

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a rostlinné produkce



**Domestikace pšenice
Bakalářská práce**

**Eliška Horáková
Rozvoj venkova**

Vedoucí práce Ing. Josef Holec, Ph.D.

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Domestikace pšenice" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 4.7.2020

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu práce, Ing. Josefu Holcovi, Ph.D. za odborný dohled, věcné připomínky a rady, které mi pomohli tuto práci zkompletovat.

Domestikace pšenice

Souhrn

Domestikace rostlin byla hlavním faktorem lidské civilizace a byla obrovským evolučním experimentem adaptace, který vytvořil počínající druhy pšenice. Pšenice je jednou z nejdůležitějších obilných plodin na světě a skládá se hlavně ze dvou typů: hexaploidní pšenice seté (*Triticum aestivum*), která představuje asi 95 % světové produkce pšenice a tetraploidní pšenice tvrdé (*Triticum durum*), která zaujímá zbývajících 5 %. Domestikace geneticky transformovala stonek, pluchy, usnadnila sklizeň zrna, ale také změnila výnosové složky v pšenici. Dosažené výsledky domestikace genetiky a důkladných výzkumných programů v genomice *Triticeae* velmi napomáhají při ochraně a využívání pšeničných klíčků a genetickém zlepšování kultivarů pšenice.

Domestikace byla výsledkem selekčního procesu, který vedl ke zvýšené adaptaci rostlin na kultivaci a využití člověkem. Bylo to provedeno primárně lidmi během posledních 10 000 let a vedlo k adaptivním syndromům odpovídajícím lidské potřebě. Lidská urbanizace, kultura a bezprecedentní populační exploze do značné míry závisely na domestikaci a souvisejících zemědělských ekonomikách. Díky domestikaci jsou všechny kultivary včetně pšenice závislé na člověku a schopné přežít pouze při kultivaci v lidských zemědělských podmínkách, proto aby vyhovovaly lidským potřebám. Pšenice je vynikajícím modelovým organismem pro evoluční teorii alopolyploidové speciace, adaptace a domestikace v rostlinách. Její domestikace způsobila podstatnou genetickou erozi a tato eroze byla posílena během moderních šlechtitelských procesů, a tak zvýšila náchylnost a zranitelnost vůči environmentálním stresům, škůdcům a chorobám. Proto je její budoucí genetické vylepšení, jakožto vysoce kvalitní potravina rozhodující pro výživu stále rostoucí lidské populace. Nejlepší strategií pro zlepšení pšenice bylo využití adaptivních genetických zdrojů divokých předků.

Hospodářský význam pšenice v posledních desetiletích spustil intenzivní cytogenetické a genetické studie, které vedly k množství informací a nástrojů, které byly použity k vývoji kultivarů pšenice se zvýšeným výnosem, zlepšenou kvalitou a zvýšenou tolerancí k biotickému a abiotickému stresu. Naproti tomu genomika v pšenici zaostávala za jinými rostlinnými druhy. V poslední době se však situace dramaticky změnila a spolupráce několika technologických vývojevů vedla k vývoji nových a účinnějších zdrojů, které podporují zavedení větších genomických programů v pšenici. Tyto nové schopnosti zajistí lepší pochopení vývoje domestikace pšenice a podpoří zlepšení agronomicky důležitých znaků u těchto základních druhů.

Klíčová slova: pšenice, neolit, úrodný půlměsíc, domestikace

Domestication of wheat

Summary

The domestication of plants was a major factor in human civilization and was a huge evolutionary experiment in adaptation that created incipient wheat species. Wheat is one of the most important cereal crops in the world and consists mainly of two types: hexaploid common wheat (*Triticum aestivum*) which accounts for about 95 % of the world's wheat production and tetraploid durum wheat (*Triticum durum*) which accounts for the remaining 5 %. Domestication genetically transformed the stem, glume, made it easier to harvest grains, but also turned the yield components into wheat. The achievements of domestic genetics and thorough research programs in Triticeae genomics are greatly instrumental in the protection and exploitation of wheat germs and the genetic improvement of wheat cultivars.

The domestication was the result of a selection process that led to increased adaptation of plants to human cultivation and exploitation. It was performed primarily by humans during the last 10,000 years and led to adaptive syndromes consistent with human need. Human urbanization, culture, and unprecedented population explosions largely depended on domestication and related agricultural economies. Thanks to domestication, all cultivars, including wheat, are dependent on humans and able to survive only when cultivated in agricultural conditions, in order to meet human needs. Wheat is an excellent model organism for the evolutionary theory of allopolyploid speciation, adaptation and domestication in plants. Domestication caused substantial genetic erosion and this erosion was reinforced during modern breeding processes and thus increased susceptibility and vulnerability to environmental stresses, pests and diseases. Therefore, her future genetic enhancement, as a high-quality food, is crucial for the nutrition of an ever-growing human population. The best strategy for improving wheat was to harness the adaptive genetic resources of wild ancestors.

The economic importance of wheat has triggered intensive cytogenetic and genetic studies in recent decades, leading to a wealth of information and tools that have been used to develop wheat cultivars with increased yield, improved quality and increased tolerance for biotic and abiotic stress. By contrast, the genomics in wheat lagged behind other plant species. Recently, the situation has changed dramatically and the collaboration of several technological developments has led to the development of new and more efficient resources that support the introduction of larger genomic programs in wheat. These new capabilities will ensure a better understanding of the evolution of wheat domestication and promote improvements in agronomically important traits in these basic species.

Keywords: wheat, neolith, fertile crescent, domestication

Obsah

1	Úvod	8
2	Cíl práce	9
3	Literární rešerše	10
3.1	Neolit	10
3.1.1	Období polo nomádského života	11
3.1.2	Zemědělství v neolitu	11
3.2	Domestikace rostlin	12
3.2.1	Domestikace a diverzifikace	12
3.2.2	Počátek domestikace	13
3.2.3	Zakladatelské plodiny	14
3.2.4	Rané zemědělské postupy	15
3.2.5	Centra domestikace rostlin	16
3.2.6	Domestikační syndrom	16
3.3	Chrakteristika a vývoj pšenice	16
3.3.1	Rod <i>Triticum</i>	17
3.3.2	Moderní kultivary pšenice	18
3.3.3	Ozimá a jarní pšenice	18
3.4	Pšenice setá	18
3.4.1	Genetický vývoj	20
3.4.2	Popis	20
3.4.3	Význam a složení zrna	21
3.4.4	Nutriční vlastnosti	21
3.4.5	Reprodukční biologie	22
3.4.6	Pšeničná tráva	22
3.5	Pšenice tvrdá	23
3.5.1	Původ	24
3.5.2	Reprodukční biologie	24
3.5.3	Nutriční vlasnosti	24
3.6	Pšenice špalda	25
3.6.1	Nutriční vlastnosti	25
3.6.2	Citlivost na poléhání	26
3.7	Pšenice jednozrnka	27
3.7.1	Původ	27
3.7.2	Nutriční vlastnosti	27
3.7.3	Divoká a domestikovaná forma	28

3.7.4	Úbytek pěstování.....	28
3.7.5	Pěstování dnes.....	29
3.8	Pšenice dvouzrnka.....	29
3.8.1	Původ.....	30
3.8.2	Divoká a domestikovaná forma.....	30
3.8.3	Význam v ekologickém zemědělství.....	31
3.8.4	Nutriční složení.....	31
3.9	Omezená genetická rozmanitost pšenice seté.....	32
3.10	Mutagenese.....	32
3.11	Molekulární markery a nové přístupy genotypizace.....	33
3.12	Genetické a biologické změny.....	33
3.12.1	Snížení genetické rozmanitosti.....	34
3.12.2	Zvýšení genetické rozmanitosti.....	34
3.12.3	Genetická a genomická analýza kvalitativních domestikačních znaků.....	35
3.12.3.1	Stonek.....	35
3.12.3.2	Pluchy.....	35
3.12.3.3	Skližeň.....	36
3.12.4	Genetická a genomická analýza kvantitativních domestikačních znaků ..	36
3.12.4.1	Velikost obilek.....	36
3.12.4.2	Doba květu.....	36
3.12.4.3	Výnos zrna a další vlastnosti.....	37
3.12.5	Potenciální spontánní hybridizace mezi druhy/rody.....	37
4	Závěr.....	39
5	Literatura.....	40
5.1	Obrázky.....	50

1 Úvod

Počátky pěstování pšenice úzce souvisejí se vznikem zemědělství v pravěkému období lidstva. Společně s ječmenem je pšenice nejstarší známou pěstovanou rostlinou. Na Blízkém Východě, Evropě a severní Africe byla nejrozšířenější, a tedy nejvýznamější pěstovanou plodinou po celé pravěké i historické období.

Podle archeologických výzkumů vzniklo zemědělství, tj. pěstování rostlin v 10. – 8. tisíciletí př. n. l. v jihozápadní Asii (náhorní oblasti severního Iráku, Íránu, Sýrie, Palestiny a Malé Asie), a to jako zákonitý výsledek předcházejícího vývoje výrobních sil.

Archeologické nálezy dokládají pěstování pšenice již od 8. tisíciletí př. n. l., a to v oblasti takzvaného úrodného půlměsíce.

Z oblastí nejstarších zemědělských civilizací se pěstování pšenice šířilo s neolitickými archeologickými kulturami do Evropy, jak přes balkánský poloostrov dunajskou kotlinou, tak z oblastí kolem kaspického moře a Zakavkazí přes území severně od Černého moře ke Karpatům. V západní Evropě působily neolitické vlivy z jihu jako pokračování cesty, kterou se šířilo pěstování rostlin pobřežními oblastmi Středozemního moře. Z oblastí předasijských se pěstování pšenice šířilo také do Egypta a na východ a jihovýchod do ostatních oblastí Asie.

2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce bylo popsat proces domestikace moderních a starověkých druhů pšeníc, které se začaly pěstovat již před 10 000 lety v oblasti úrodného půlměsíce, který zahrnuje zhruba půlměsíční oblast relativně úrodné půdy a nachází se mezi Arabskou pouští na jihu a horami Arménské vysočiny na severu, rozprostírá se od Babylonie a přilehlého Elamu (jihozápadní provincie Persie, nazývaná také Susiana) po řeky Tigris a Eufrat do Assyrie a z pohoří Zagros východně od Asýrie pokračuje na západ přes Sýrii do Středozemního moře a rozprostírá se na jih do jižní Palestiny.

Byl zde popsán přechod od lovců a sběračů k raným zemědělským skupinám, které přešly z kočovného stylu života k sedavému a jejich postup pěstování. Dále je poukázáno na proces domestikace rostlin, při kterém se divoké rostliny umělým výběrem vyvinuly na plodniny s valstnosmi užitečnými pro moderní zemědělství. V poslední části byla pozornost věnovaná genetickým změnám v průběhu procesu domestikace a diverzifikace a její přínosy pro potřeby lidí.

3 Literární rešerše

3.1 Neolit

Termín neolitické období se odkazuje na poslední fázi doby kamenné, termín vytvořený v pozdním 19. století, který zahrnuje tři různá období: paleolit, mezolit a neolit. Neolitické období je významné pro jeho megalitickou architekturu, šíření zemědělských postupů a použití leštěných kamenných nástrojů. Termín neolit nebo mladší doba kamenná se nejčastěji používá v souvislosti se zemědělstvím je to doba, kdy bylo zavedeno pěstování obilovin a domestikace zvířat. Protože se zemědělství vyvíjelo v různých časech a různých regionech světa, není pro začátek neolitu přesné datum. Na Blízkém východě vzniklo zemědělství kolem roku 9 000 př.n.l. Zemědělství se v jihovýchodní Evropě objevilo asi 7 000 př.n.l., ve střední Evropě asi 5 500 př.n.l. a v severní Evropě asi 4 000 př.n.l. (Bahn 2005).

V některých oblastech přetrvávaly po celé období neolitu skupiny lovců a sběračů, zatímco jiné regiony byly svědky vývoje nejranějších společností. Neměli bychom příliš zdůrazňovat dopad striktně ekonomických změn během neolitu na celém kontinentu, protože ke změnám došlo i v sociální organizaci, struktuře osídlení, obyvatelstvu, krajině, stravě, rituálech, ideologii, hodnotách a přesvědčení. Neolitizačním procesem byla s největší pravděpodobností ovlivněna genetická skladba, etnikum a jazyky evropských populací. Tato proměna měla na původní evropské sběrače různé dopady. V některých oblastech je zemědělci vytlačili a obsadili jejich území, zatímco v jiných regionech se farmářům podařilo postupně změnit způsob života. Předpokládá se několik teorií vztahů mezi lovci a zemědělci během dlouhého přechodu, který trval 3000 let včetně konfliktů a vzájemných sňatků.

Evropský neolit se dělí na časnou, střední a pozdní chronologickou fázi, jejich počátky a konce se napříč kontinentem liší. Například v době, kdy ve střední Evropě vzniklo rané neolitické zemědělství v jihovýchodní Evropě začalo středoneolitické hospodaření. Můžeme diskutovat o raném neolitickém obchodu a osídlování ve střední Evropě v době, kdy ve Skandinávii a v oblasti východního Baltu ještě vzkvétaly lovecké a sběratelské skupiny. V některých zemích, jako je Řecko a Německo je období neolitu rozděleno do pěti fází. Neolitické časové a prostorové rozpory v různých evropských zemích zahrnují stovky fází, skupin či kultur. Stejně jako tradiční archeologické výzkumy rozlišovaly různé paleolitické a mezolitické kultury na základě jejich kamenných nástrojů, tak neolitické kultury jsou obvykle klasifikovány podle tvaru, techniky a výzdoby jejich výrobků (Milisauskas 2002). V průběhu neolitu se postupný přechod od hledání potravy k zemědělství netýkal pouze ekonomických inovací, ale také hlubokých posunů v populační velikosti, sociální organizaci a technologii. To představuje možná nejčasnější a jistě jeden z nejranějších případů přechodu na zemědělství. Změnila se lidská demografie, zdraví, rozmanitost a došlo k šíření dominantních kultur, genů a jazyků na světě. Změnily se vztahy mezi lidmi a přírodním světem, čímž se zvýšila modifikace prostředí. To umožnilo rozvoj nových sociálních struktur a toho, jak se lidé naučili žít ve stále větších a hustě nabitých skupinách (Bellwood 2004).

3.1.1 Období polo nomádkého života

Dnes se však věří, že dopad zemědělské inovace byl v minulosti přehnaný: vývoj neolitické kultury se zdá být spíše postupnou než náhlou změnou. Kromě toho před založením zemědělství, archeologické důkazy ukázaly, že existuje období polo nomádkého života, kdy předzemědělské společnosti mohou vytvářet síť skupin a žít na různých místech podle toho, jak přírodní zdroje reagují na sezónní výkyvy. Někdy může být jedna z těchto skupin přijata jako základní tábor; lidé by zde mohli během roku trávit většinu času využíváním místních zdrojů včetně divokých rostlin a byl by to krok blíže k zemědělství. Zemědělství a hledání potravy nejsou zcela neslučitelné způsoby života. To znamená, že skupina mohla vykonávat lovecké činnosti sběračů po část roku a jiné hospodaření během zbytku. Zemědělství bylo vyvíjeno samostatně v několika regionech. Od svého vzniku je dominantním vzorem v těchto oddělených regionech šíření zemědělství a omezování loveckých a sběratelských činností do té míry, že dnes lov přetrvává pouze v okrajových oblastech, kde není možné hospodaření, jako jsou například zmrzlé arktické oblasti, hustě zalesněné oblasti nebo vyprahlé pouště. Zemědělství přineslo zásadní změny, které ovlivnily způsob organizace lidské společnosti a způsob jejího žití na zemi včetně odlesňování, pěstování kořenových plodin a obilnin, které lze po dlouhou dobu skladovat spolu s vývojem nových zemědělských technologií, jako jsou pluh a zavlažovací systémy. Intenzivnější zemědělství znamená více jídla pro více lidí, více vesnic a posun směrem ke složitější sociální a politické organizaci. Jak se hustota obyvatelstva vesnic zvyšuje, postupně se mění na města (Cunliffe 2001).

3.1.2 Zemědělství v neolitu

Určité příznaky pěstování rostlin se poprvé objevují na „oblouku“ Blízkého východu ve druhé polovině 8. tisíciletí př.n.l. a 7. tisíciletí př.n.l. Hlavní „zakládací plodiny“ objevené v časných neolitických zemědělských vesnicích na východě jsou: pšenice dvouzrnka, pšenice jednozrnka, ječmen, čočka, hrách, cizrna a len. (Hogari 1986). Po celá desetiletí archeologové považovali zrození zemědělství za dramatickou proměnu nazvanou neolitická revoluce, která přinesla města a civilizace. V tomto scénáři se zemědělství zrodilo po konci poslední doby ledové asi před 10 000 lety, kdy se lovci a sběrači usadili v malých komunitách v úrodném půlměsíci, úzkém pásmu půdy, který se šířil po Blízkém východě. Rychle se naučili vyrábět vlastní potraviny, sít obilí a pěstovat kvalitnější rostliny. Společnost pak vychovala více dětí do dospělosti, užili si přebytku potravy, seskupily se ve vesnicích a vydali se na cestu k civilizaci. Tento nový způsob života se potom šířil po Starém světě (Pringle 1998). Významný a dalekosáhlý posun v obživě a životním stylu člověka měl být v oblastech, kde byly nejprve vyvinuty a pěstovány plodiny, které se postupně zlepšovaly. V těchto oblastech byla technika lovu a sběru nejprve doplněna a poté stále více nahrazována v závislosti na výnosu z obdělávané půdy. Předpokládá se, že tento vývoj výrazně podpořil růst sídel a lze předpokládat, že zvýšená potřeba trávit více času a práce při ošetřování plodin vyžadovala více lokalizovaných obydlí. Tento trend pokračoval až do doby bronzové, což nakonec vedlo ke vzniku měst a později států, jejichž větší populace by mohla být udržena zvýšenou produktivitou z obdělávané půdy. Jednou z potenciálních výhod zvyšující se sofistikovanosti a rozvoje zemědělské technologie byla schopnost (pokud to podmínky dovolí) produkovat úrodu

plodin, která by byla nadbytečná potřebám komunity. Když byly takové přebytky vytvořeny, mohly být uchovány pro pozdější použití během období sezónních nedostatků. Je však třeba poznamenat, že raní zemědělci byli také nepříznivě zasaženi v době neúrody plodin, která mohla být způsobena suchem. V případech, kdy se zemědělství stalo převládajícím způsobem života, by citlivost na tyto nedostatky mohla být obzvláště náročná což by zasáhlo agrární populace do někdy dramatického rozsahu, který by jinak nemusel být běžně řešen bývalými komunitami lovců a sběračů. Další významnou změnou, kterou mnoho z těchto nově agrárních komunit podstoupilo byla změna příjmu stravy. Zatímco společenství lovců a sběračů obvykle mělo stravu s větším podílem živočišných bílkovin u zemědělců, jejichž možnosti a motivace k lovu se snížily může být příjem potravy z velké části odvozen pouze z výnosu z jejich pěstování rostlin. Relativní nutriční výhody a nevýhody těchto dietních změn a jejich celkový dopad na raný společenský vývoj je stále předmětem určité debaty (Bellwood 2004). Domestikace zvířat, ať už jako pracovního zvířete nebo jako zdroj potravy (hospodářská zvířata) byla další inovací, která změnila společenské charakteristiky neolitických komunit. Živočišný vedlejší produkt hnůj lze použít jako hnojivo, nebo dokonce jako stavební materiál. Kromě poskytování zdroje bílkovin a mléčných výrobků by hospodářská zvířata mohla být také použita pro směnný obchod. U komunit, kde bylo vyvinuto pasení zvířat to často znamenalo kočovnější existenci, než je tomu v případě čistě zemědělských plodin, protože zvířata byla hnána nebo migrována na sezónní pastviny známá jako sezónní pastevectví (Lubbock 1869).

3.2 Domestikace rostlin

Zemědělství začalo v období neolitu 10 000 let před současností. Od počátku zemědělství se agroekosystémy (tj. Ekosystémy ovlivněné zemědělskou praxí) rozšířily po celém světě a nyní pokrývají 38 % zemské půdy s výjimkou Antarktidy. V těchto geologicky nových prostředích se skupina rostlin, které mají symbiotické spojení s lidmi vyvinula domestikací z divokých rostlin ve Starém i Novém světě. Následně se některé z těchto rostlin staly základními potravinářskými plodinami, na které se spoléhá velká část světové populace. V dnešním světě s vysokým populačním růstem mají plodiny zjevnou agronomickou a ekonomickou hodnotu jako důležité zdroje potravin, oděvů, krmiv, medicíny a mnoha dalších produktů (Smith 1998).

3.2.1 Domestikace a diverzifikace

Darwin (1859) poukazuje na to, že plodiny představují fascinující zdroj materiálů pro evoluční biology, protože domestikace a diverzifikace plodin může sloužit jako použitelný genetický a ekologický model ke studiu interakcí mezi člověkem a rostlinou. Morfologické a fyziologické vlastnosti plodin, které v jejich divokých předcích chybí svědčí o malých úpravách, ke kterým došlo v agroekologickém prostředí. Domestikace a diverzifikace druhů je komplexní evoluční proces, ve kterém mají genetické síly mutace, selekce a genetického driftu významné role. Jak tyto síly formovaly genomy plodin a jaké genetické změny jsou zodpovědné za adaptivní transformace plodin lze hlouběji studovat pomocí jejich divokých předků (Doebly et al. 2006). Ve svém smyslu se jedná o počáteční fázi lidského snažení přetvořit formy divokých zvířat a rostlin. Základní rozdíl mezi domestikovanými zvířaty a rostlinami od jejich divokých předků

je, že jsou vytvářeny lidskou prací, aby splňovaly specifické požadavky a jsou přizpůsobeny podmínkám nepřetržité péče. Domestikace hrála obrovskou roli ve vývoji lidstva a materiální kultury. Výsledkem je novodobé zemědělství, které je rozděleno na živočišnou a rostlinnou výrobu. Právě zvířata a rostliny se staly předmětem zemědělské činnosti, které ve srovnání s jejich divokými předky prošly největšími změnami (Encyclopaedia Britannica 2018).

3.2.2 Počátek domestikace

První pokusy o domestikaci zvířat a rostlin se zjevně uskutečnily ve Starém světě v průběhu mezolitického období. První úspěšná domestikace rostlin stejně jako koz, skotu a jiných zvířat, která začala na počátku neolitu nastala někdy před rokem 9500 př.n.l. V neolitickém období se ukázalo, že primitivní zemědělství bylo jako forma společenské činnosti a domestikace zde probíhala velmi dobře. Neolitické období se vyskytlo v různých časech po celém světě, ale obecně se předpokládá, že začalo někdy mezi 10 000 a 8 000 př.n.l. Ačkoli velká většina domácích zvířat a rostlin, které stále slouží lidem byla vybrána a vyvinuta během neolitického období, tak i přesto se objevilo několik pozoruhodných případů. Například králík byl domestikován až ve středověku a cukrová řepa se pěstovala jako zemědělská rostlina produkující cukr až v 19. století. Domestikace vegetativně se rozmnožujících rostlin, jako jsou rostliny s hlízy pravděpodobně předcházely domestikaci obilnin, luskovin a zeleniny (Encyclopaedia Britannica 2018).

Domestikované rostliny poskytly vynikající podmínky pro studium evolučních procesů v důsledku dobře definovaného časového rámce, ve kterém došlo k domestikaci (z velké části za posledních 10 000 let) a přinejmenším u některých druhů přineslo jasné archeologické a historické důkazy o jejich rozšíření a historii rozmanitosti odrůd (Gross & Olsen 2010). Domestikované rostliny obvykle mají řadu zvláštností, které je odlišují od jejich divokých předků a společně tvoří „domestikační syndrom“ (Harlan & de Wet 1972). V závislosti na konkrétním druhu plodiny, mohou tyto vlastnosti zahrnovat ztrátu dormance, snížení fyzické a chemické obrany, samosprašnost, asexuální reprodukci, synchronizaci doby květu, zvětšení reprodukčních orgánů (semena nebo plody) a ztrátu mechanismů šíření semen nebo plodů (Olsen & Wendel 2013). Z těchto různých rysů domestikace je ztráta mechanismů šíření semen a plodů jednou z nejcharakterističtějších vlastností procesu domestikace. Zatímco rozptýl zrn je adaptivní u většiny divokých druhů, zadržování zralých zrn nebo plodů na kultivované rostlině umožňuje, aby byl celý výnos rostliny sklizen najednou (například sklizení srpem) s minimální ztrátou a znehodnocením vypadavých semen nebo plodů (Estornell et al. 2013). Tato změna nejen výrazně zvyšuje účinnost sklizně, ale také způsobuje, že domestikované rostliny jsou primárně závislé na člověku, čímž se vyznačuje přechod mezi divokými a domestikovanými druhy. V souladu s významem uchování semen a plodů se v domestikaci prokázaly genetické i archeologické studie jako důkaz o opakovaném konvergentním vývoji této vlastnosti v různých kulturách po celém světě (Meyer & Purugganan 2013). U semenných plodin, kde se ztráta rozptýlu semen obvykle vyznačuje tím, že zrna při plné zralosti zůstávají v klasu byl tento jev nejlépe zdokumentován na obilninách (*Poaceae*), luskovinách (*Fabaceae*) a brukvovitých (*Brassicaceae*). V případě větších plodin je obecně méně známo o genetických a vývojových základech uchování, ale některé poznatky byly

získány u druhů *Rosaceae* (např. jablek), *Solanaceae* (např. papriky, rajčata, lilek) a *Rutaceae* (citrusové plodiny) (Meyer et al. 2012). Odhaduje se, že na celém světě prošlo domestikací 2500 rostlinných druhů, přičemž více než 160 rodů přispělo k jednomu nebo více rostlinným druhům (Dirzo & Raven 2003). Většina našich znalostí o procesech, které řídí domestikaci pochází z podskupiny dobře prozkoumaných plodin zejména plodin s velkým ekonomickým významem a modelových plodin (tj. plodin, jejichž genomy byly analyzovány a jsou transformovatelné). Tyto plodiny byly rozhodující pro rozvoj našeho základního chápání domestikace jako kontinua probíhajících procesů (Duke & Terrell 1974).

3.2.3 Zakladatelské plodiny

Obiloviny jsou roční traviny pěstované pro svoje nutričně a ekonomicky významné zrno. Prvními rostlinami, které se pěstovaly na Blízkém východě byly pšenice dvouzrnka (*Triticum turgidum* sp. *dicoccum*), pšenice jednozrnka (*Triticum monococcum*) a ječmen (*Hordeum vulgare*) následované luskovinou: Hrách (*Pisum sativum*), čočka (*Lens culinares*), cizrna (*Cicer arietinum*) a vikev čočková (*Vicia ervilia*). Do této skupiny patří také len (*Linum usitatissimum*). Jedná se o takzvané zakladatelské plodiny nebo domestikáty „první vlny“ (Zohary & Hopf 2000). Kromě lnu a ječmene mají divocí předci těchto ročních rostlin poměrně omezené rozšíření, tj. úrodný půlměsíc sahající od Levanty (Izrael) přes jižní Anatolii až po hory Zagros na východě Íránu. Na severu a východě ho ohraničují zalesněné hory na západě Středoziemní moře a na jihu rozlehlé stepi a pouště. Kombinace obilovin, luskovin a lnu označuje rané zemědělské vesnice. Obiloviny patří k tzv. r-selektovaným druhům, které jsou malé, vysoce produktivní a odolné vůči nadměrnému využívání (Hayden 1990). Obiloviny jsou vysoce produktivní a rostou v hustých porostech. Divoké obiloviny se mimo jiné vyznačují opadavými zrny a křehkým stonkem, který umožňuje účinný rozptyl zrn. Obiloviny s neopadavými zrny se navíc stávají pro své přežití závislé na lidech. Hlavními indikacemi pro domestikaci obilí jsou změny v morfologii, velikosti a houževnatosti fragmentů stonku. Je třeba si uvědomit, že raná stádia domestikace (ať už rostlin nebo zvířat) mohou být „neviditelná“ a to kvůli tomu, že nemusí dojít k žádným morfologickým změnám. Zdá se tedy, že mezi prvním skutečným domestikováním a jeho zviditelněním v archeologickém záznamu je vždy časová prodleva. Na druhou stranu pokusy Hillmana a Daviese (1990) ukázaly, že u pěstovaných volně žijících druhů se po maximálně 25 letech mohou objevit morfologické změny. Dospěli k závěru, že po třech stoletích lidského pěstování mohla pšenice jednozrnka, dvouzrnka a ječmen zcela zdomácnět. Otázka monofyletického nebo polyfyletického pěstování a domestikace archeobotanisty dlouho zajímala (Zohary a Hopf 2000). Pokud jde o obilné směsi, nedávno se objevily důkazy o významných rozdílech mezi obdobími pozdní Pleistocen a raný Holocen z různých regionů. Dochází k závěru, že rozdíly jsou způsobeny lokálními rozdíly ve volně rostoucích populacích. Lze tak rozeznat geograficky nezávislé domestikační události pro různé druhy. Navíc poukazuje na to, že využívání obilovin, které nakonec vedlo k domestikaci, bylo velmi postupným (dynamickým) a dlouhodobým procesem, kdy se divoké a domestikované obiloviny vyskytovaly vedle sebe. S největší pravděpodobností se obiloviny a luskoviny pěstovaly v malých směsných systémech zejména na nížinných aluviálních půdách, ale i na vyšších kopcovitých úbočích. K zachování úrodnosti půdy mohly být použity požáry,

jednoduché záplavové zavlažování a období ponechání ladem (Harris 2002). Obiloviny, jako je pšenice dvouzrnka, pšenice jednozrnka a ječmen patřily mezi první plodiny domestikované neolitickými zemědělskými komunitami v úrodném půlměsíci. Farmáři také domestikovali čočku, cizrnu, hrách a len. Zhruba ve stejnou dobu, kdy zemědělci začali sít pšenici v úrodném půlměsíci, začali lidé v Asii pěstovat rýži a proso. Postupem času se domácí druh začal lišit od svého divokého příbuzného druhu. Neolitickí zemědělci si vybrali plodiny, které se snadno sklízí. Například zrna divoké pšenice ve zralosti padala na zem a znehodnocovala se. Brzy, ale lidé začali pěstovat pšenici, kde zrna zůstala na stonku pro snazší sklizeň (History Editors 2018).

3.2.4 Rané zemědělské postupy

K dnešnímu dni bylo identifikováno více než půl tuctu různých nezávislých center domestikace. Tato střediska obsahují slibný soubor vývojových trajektorií v tom, že se výrazně liší v řadě důležitých hledisek: jejich geografická velikost, počet a rozmanitost místně domestikovaných druhů každého regionu, jejich relativní potenciál jako zdroje potravy a způsob, jak rychle se rozvíjející ekonomiky domácího regionu původně vyvinuly a následně rozšířily do sousedních regionů. Oblast úrodného půlměsíce Blízkého východu byla svědkem domestikace pozoruhodného souboru rostlinných a živočišných druhů, které byly relativně rychle přetvořeny v mocnou a expanzivní zemědělskou síť. Ve srovnání s úrodným půlměsícem nebyla ve východní a severní Americe domestikována žádná zvířata, ze čtyř rostlin, které byly domestikovány přežila pouze letní tykev a slunečnice (Smith 1998). Ačkoli obiloviny a další polní plodiny byly pravděpodobně domestikovány v souvislosti s velkými poli ošetřované vypalováním nebo jarními povodněmi podél řek, jiné domestikáty mohly mít začátky jako plevele poblíž sezónních táborů (Anderson 1969). Lovci a sběrači často dodržovali sezónní migrační plány a každý rok navštěvovali konkrétní místa v určitých časech. Narušení přirozené vegetace v těchto lokalitách poskytlo úrodnou půdu pro typy kolonizujících druhů, které byly předky našich plodin. Zasetá semena by vyrostla do nové plodiny v době, kdy se skupina vrátí následující rok. Pokud přednostně sbírali semena a ovoce z rostlin s nejžádanějšími vlastnostmi, pak by se v průběhu času zvýšila četnost rostlin s těmito oblíbenými fenotypy v jejich zahradách. Nakonec by se neshromažďovala žádná nová divoká semena a plody a došlo by ke změně úmyslného setí. Právě popsané rané zemědělské postupy zanechaly své podpisy na vzorcích genetické rozmanitosti v genomech plodin. Protože raní zemědělci používali pouze omezený počet předků rostlinných druhů, zůstala velká část genetické rozmanitosti v různých rostlinných předcích pozadu. Navíc s každou generací během procesu domestikace příští generace tvořila pouze semena z nejlepších rostlin. Tento proces způsobil genetickou překážku, která snížila genetickou rozmanitost v celém genomu (Doebly 1989). Rozsah této ztráty diverzity závisí na velikosti populace během doby domestikace a trvání tohoto období. U genů, které neovlivňují oblíbené fenotypy (které se nazývají neutrální geny) je ztráta diverzity jednoduše funkcí síly procesu úzkého hrdla, pokud jde o velikost a trvání populace. Avšak geny, které ovlivňují žádané fenotypy prošly drastičtější ztrátou rozmanitosti, protože rostliny nesoucí zvýhodněné alely přispěly ke každé další generaci potomstva nejvíce a další alely byly z populace vyloučeny (Wright et al. 2005).

3.2.5 Centra domestikace rostlin

Centra domestikace rostlin jsou ve středu zájmu vědců různých disciplín včetně botaniky, genetiky, archeologie, antropologie a šlechtění rostlin. Šlechtitelé rostlin se o centra zajímají jako o oblasti genetické diverzity; rozmanitost je rozhodujícím faktorem při zlepšování konkrétní plodiny. De Candolle byl první, kdo roku 1886 předpokládal, že plodiny pocházejí z oblastí, kde se vyskytují jejich planě rostoucí předkové. Předpokládal, že archeologické nálezy jsou rozhodujícím důkazem pravěké existence určité plodiny v konkrétním období. Vavilov si ve 20. a 30. letech 20. století během výzkumů rostlin na Zemi všiml, že v malých izolovaných oblastech existuje v rámci určitého druhu největší genetická rozmanitost. Tyto oblasti jsou geograficky izolovány horami, řekami a pouštěmi. Zatímco na Středním Východě našel různé formy diploidní, tetraploidní a hexaploidní pšenice, v Evropě a Asii pozoroval pouze hexaploidní kultivary. Vavilov navrhl koncepci center diverzity a definoval centra původu určité plodiny jako geografickou oblast, kde se projevuje největší diverzita rostlin určitého druhu (Masarykova Univerzita 2015).

3.2.6 Domestikační syndrom

Sada znaků, která označuje odchylku plodiny od jejího divokého předchůdce je definována jako „syndrom domestikace“ (Harlan 1971). Domestikační syndrom může zahrnovat kombinace několika různých znaků včetně retence semen, zvětšení velikosti semen, změny větvení a vzrůstu, změnu reprodukční strategie a změny sekundárních metabolitů. Domestikační syndrom se může vyvíjet po tisíce generací, protože v zemědělském prostředí jsou vybírány požadované rysy v genomu plodiny. Domestikační syndrom se může také vyvinout v krátkém časovém rámci, jako v případě plodin domestikovaných přibližně za posledních 100 let např. kiwi, brusinky (Fuller 2007). Domestikace rostlin je genetická modifikace divokého druhu za účelem vytvoření nové formy rostliny upravené tak, aby vyhovovala lidským potřebám. U mnoha plodin domestikace způsobila, že rostlina byla zcela závislá na člověku, takže se již nemohla šířit v přírodě. Kukuřice a květák jsou dobrými příklady takových vysoce modifikovaných forem. Avšak jiné plodiny, jako je konopí, mrkev a hlávkový salát byly ve srovnání se svými předky méně modifikovány. Existuje společná sada znaků, která odlišuje většinu semen a plodin od jejich předků. Ve srovnání s jejich předky mají potravinářské plodiny obvykle větší plody nebo zrna, jsou celkově robustnější (robustní růst centrálního stonku ve srovnání s postranními stonky) a zrna po dozrání zůstávají v klasech. Je pozoruhodné, že plodiny mývají méně (i když větších) plodů nebo zrn než jejich předchůdci. Zahrnuty jsou také různé fyziologické změny, jako ztráta dormance semen, pokles hořkých látek v jedlých strukturách, změny citlivosti fotoperiody a synchronizované kvetení (Hammer 1984).

3.3 Charakteristika a vývoj pšenice

Pěstování pšenice (*Triticum* spp.) sahá daleko do historie. Pšenice byla jednou z prvních domácích potravinářských plodin a po 8 000 let byla základní potravinou hlavních civilizací v Evropě, západní Asii a severní Africe. Dnes je pšenice pěstovaná na větší rozloze než jakákoli

jiná komerční plodina a je i nadále pro člověka nejdůležitějším zdrojem potravinového zrna (Nuttonson 1955).

3.3.1 Rod *Triticum*

Rod *Triticum* se skládá ze šesti druhů: *Triticum monococcum* L. (AA genom); *Triticum urartu* Tumanian ex Gandilyan (AA genom); *Triticum turgidum* L. (AABB genom); *Triticum timopheevii* Zhuk. (AAGG genom); *Triticum aestivum* L. (genom AABBDD); a *Triticum zhukovskyi* Menabde & Ericz. (AAAAGG genom). Tyto druhy jsou seskupeny do tří sekcí: Monococcon (sestávající z diploidních druhů), Dicoccoidea (sestávající z tetraploidních druhů) a *Triticum* (sestávající z hexaploidních druhů). Z těchto druhů *T. urartu* existuje pouze v divoké formě zatímco *T. aestivum* a *T. zhukovskyi* existují pouze jako kultivované formy. Ostatní druhy, *T. monococcum*, *T. turgidum* a *T. timopheevii* mají divokou i domestikovanou formu. Všechny druhy *Triticum* jsou původem z „úrodného půlměsíce“ Blízkého východu, který zahrnuje východní Středomoří, jihovýchodní Turecko, severní Irák a západní Irán, a také jeho sousední regiony jako Zakavkazsko a severní Irán. Alopolyloidizace prostřednictvím hybridizace s druhem rodu *Aegilops* byla hlavní silou vedoucí k diverzifikaci během vývoje druhu *Triticum* (Tsunewaki 2009). Důkazy založené na morfologických, cytologických a genetických studiích naznačují, že po divergenci *T. monococcum* a *T. urartu* se tetraploidní druhy genomu AABB a AAGG vyvinuly před méně než 0,5 milionem let hybridizací mezi *T. urartu* a druhem, který patřil k linii současných druhů divoké trávy *Aegilops speltoides* (SS genom). V tomto procesu se předpokládá, že došlo k nejméně dvěma nezávislým hybridizačním událostem: první je spojená s původem *T. turgidum* (AABB genom) a druhá s původem *T. timopheevii* (AAGG genom) (Kilian et al. 2007).

Geneze tetraploidních druhů genomu AABB a AAGG vytvořila půdu pro další diverzifikaci. Během vývoje zemědělství v úrodném půlměsíci před 10 000 lety byly domestikovány *T. turgidum* a *T. timopheevii* a objevily se jejich kultivované formy (Feldman 2001). Diploid *T. monococcum* byl také domestikován ve stejné oblasti (Kilian et al. 2007). Po tomto období se objevila hexaploidní pšenice hybridizací mezi tetraploidními kultivary a diploidními druhy *Aegilops* a *Triticum*. Má se za to, že *T. aestivum* (genom AABBDD) vznikla hybridizací *T. turgidum* s divokou pšenicí druhu *Aegilops tauschii* Coss. (DD genom) (Kihara 1994). *T. zhukovskyi* (AAAAGG genom) vznikl hybridizací *T. timopheevii* s kultivovaným druhem *T. monococcum* v Zakavkazsku. Dosud nejsou známy žádné divoké formy ani pro *T. aestivum*, ani pro *T. zhukovskyi*. Samostatný původ tetraploidních druhů genomu AABB a AAGG poskytuje rámec pro vývoj rodu *Triticum*. V rodu jsou dvě polyploidní linie: linie *T. turgidum* (sestávající z *T. turgidum* a *T. aestivum*) a linie *T. timopheevii* (sestávající z *T. timopheevii* a *T. zhukovskyi*). *T. timopheevii* má omezené rozšíření a její kultivary jsou endemické pro Zakavkazsko. Nicméně bylo provedeno relativně málo evolučních studií o této zajímavé skupině pšenic a zbývá ještě mnoho záležitostí, které je třeba řešit, pokud jde o podrobnosti jejich domestikace a diverzifikace. Naproti tomu, pšenice setá (*T. aestivum* L. subsp. *aestivum*) a jiné kultivary *T. turgidum* linie jsou velmi rozšířené a nyní se pěstují na celém světě. Kromě toho *T. turgidum* a *T. aestivum* byly důležitými materiály pro

cytologická, genetická a šlechtitelská studia a hlavní část našich současných znalostí o vývoji polyploidní pšenice pochází ze studií na těchto druzích (Kihara 1966).

3.3.2 Moderní kultivary pšenice

Pšenice má dlouhou historii domestikace plodin, což revolucionalizovalo lidský kulturní vývoj a vedlo ke vzniku lidské civilizace (Carver 2009). Moderní kultivary pšenice se skládají hlavně ze dvou polyploidních druhů, které jsou hexaploidní pšenice setá (*Triticum aestivum*) a tetraploidní pšenice tvrdá (*Triticum turgidum*) používané pro výrobu těstovin a pečiva. Další kulivovaný druh je diploidní pšenice jednozrnka (*Triticum monococcum*) která se pěstuje především v některých středomořských hornatých regionech. Přibližně 95 % veškeré pšenice, která se v současnosti pěstuje je hexaploidní pšenice setá a zbývajících 5 % tvoří převážně tetraploidní pšenice tvrdá (Shewry 2009). Je to jedna z nejlepších obilovin a poskytuje lidem více výživy než jakýkoli jiný zdroj potravy. Pšenice je hlavní složkou stravy z důvodu agronomické přizpůsobivosti, snadného skladování zrna a snadnosti přeměny zrna na mouku pro výrobu jedlých, chutných a zajímavých potravin (Orth & Shellenberger 1988). Pšenice je ve většině zemí nejdůležitějším zdrojem uhlohydrátů, pšeničný škrob je snadno stravitelný stejně jako většina pšeničného proteinu. Pšenice obsahuje minerály, vitamíny a tuky s malým množstvím přidaného živočišného nebo luskovinového proteinu a je vysoce výživná (Johnson et al. 1978).

3.3.3 Ozimá a jarní pšenice

K identifikaci pšenice, jako je ozimá pšenice a jarní pšenice se často používají cykly setí a pěstování (Carver 2009). Zrno se skládá z bakterií v zárodku (klíčku) 2 % - 3 %, otrub 13 % - 17 % a endospermu 80 % - 85 % (Šramková et al. 2009). Pšeničné klíčky jsou bohaté na bílkoviny (25 %) a lipidy (8 % - 13 %) a jsou také důležitým zdrojem vitamínu E. Pšeničné otruby poskytují jádru ochrannou vrstvu a zabírají více než 8 % celkové hmotnosti jádra. Endosperm tvoří hlavní část (80 % - 85 % hmotnosti) obilky a skládá se z proteinové a škrobové matrice. Obsah pšeničného proteinu se obvykle pohybuje od 10 % - 18 % z celkové sušiny. Pšenice je v současné době dominantní surovinou pro výrobu bioethanolu v Evropě, zatímco pšeničná sláma jako jeden z nejhojnějších zemědělských odpadů má velký potenciál pro výrobu kapalných nebo plynných biopaliv. V posledních letech je produkce pšenice více než 700 milionů tun a pěstuje se na více než 240 milionech ha, plocha je větší než u jakékoli jiné plodiny a světový obchod je větší než u všech ostatních plodin (Brancoli et al. 2018).

3.4 Pšenice setá

Pšenice setá (*Triticum aestivum* L.) je jednou z nejdůležitějších potravinářských plodin na světě spolu s rýží a kukuřicí. Hojně se pěstuje v zavlažovaném prostředí a deštivém klimatu polosuchých oblastí. Výnos pšenice je omezen kvůli několika ekologickým stresům, které ovlivňují růst rostlin v různých fázích. Výnos obilí je složitá vlastnost, k níž přispívá více výnosových složek a řídí se několika geny, které vzájemně komunikují s okolím (Quarrie et al. 2005). U pšenice je velké množství morfologických a fyziologických znaků spojeno s tolerancí na sucho (del Pozo et al. 2012), které vykazují silné enviromentální interakce. Zvýšení odolnosti

vůči stresu ze sucha se stalo hlavním cílem programu šlechtění pšenice zejména s ohledem na dlouhotrvající období sucha v důsledku klimatických změn (Wehner et al. 2015). Ačkoli je plodina nejúspěšnější mezi šířkami 30 ° a 60 ° S a 27 ° a 40 ° J (Nuttonson 1955), může být pěstována i za těmito limity od polárního kruhu až po vyšší body v blízkosti rovníku. Výzkum vývoje Mezinárodního střediska pro zlepšení kukuřice a pšenice (CIMMYT) během posledních dvou desetiletí ukázal, že produkce pšenice v mnohem teplejších oblastech je technologicky proveditelná (Saunders & Hettel 1994). Plodina se pěstuje i v nadmořské výšce více než 3 000 m n.m. a v Tibetu byla hlášena v 4 570 m n.m. (Percival 1921). Pšenice (*Triticum aestivum* L.) je základní potravina pěstovaná na celém světě dodávající uhlohydráty, bílkoviny, minerály, vitamíny, jakož i vlákninu a antioxidanty. Upravené zrno se používá převážně jako mouka. Zrna jsou také dobrým zdrojem antioxidantních sloučenin, jako jsou karotenoidy, tokoferoly, tokotrienoly, fenolové kyseliny, fytoová kyselina, fytosteroly a flavonoidy (Abdel-Aal & Rabalski 2008).



Obrázek č.1 – Pšenice setá, Soufflet Agro, 2019

Optimální růstová teplota je asi 25 ° C s minimální růstovou teplotou 3 ° až 4 ° a maximální růstovou teplotou 30 ° až 32 ° C (Briggle 1980). Pšenice je přizpůsobena širokému spektru vlhkostních podmínek od xerofytních po litorální. Přestože zhruba tři čtvrtiny půdy, na které se pěstuje pšenice přijímají v průměru 375 až 875 mm ročních srážek lze ji pěstovat na většině míst, kde se srážky pohybují od 250 do 1 750 mm. Optimální produkce vyžaduje dostatečný zdroj vlhkosti během vegetačního období. Příliš mnoho srážek však může vést ke ztrátám výnosu, a to díky nemocím a problémům s kořeny (Leonard & Martin 1963).

Klasifikace na jarní nebo ozimou pšenici je běžná a tradičně se týká období, během kterého je plodina pěstována. U ozimé pšenice je růst opožděn, dokud rostliny nezažijí období chladných zimních teplot (0 ° až 5 ° C). Na podzim začínají klíčit a vyvíjí se mladé rostlinky, které zůstávají v období zimy ve vegetativní fázi a obnovují růst na jaře. Jarní pšenice, jak název napovídá se obvykle pěstuje na jaře a zraje na konci léta, ale lze ji vysévat na podzim v zemích, které zažívají mírné zimy například v jižní Asii, severní Africe, na Středním východě a v nižších zeměpisných šířkách (Hanson et al. 1982).

3.4.1 Genetický vývoj

Pšenice setá je hexaploid (AABBDD) s celkem 42 chromozomy ($2n = 42$) (Feldman 1976). Hexaploidní pšenice setá (*Triticum aestivum* L. ssp. *Aestivum*) tvoří tři genomy (A, B a D) od tří diploidních divokých předků: *Triticum urartu* Tumanian ex Gandylian, *Aegilops speltoides* Tausch a *Ae. tauschii* Coss. Tito tři předci a další trávy z rodu *Triticeae* jsou spolu příbuzní (Marcussen et al. 2014). Každý z předků zřejmě prošel starodávnými polyploidizačními událostmi následovanými reverzí k diploidním stavům. Genomu A přispěl *T. urartu* (A^u A^u) ačkoli *T. urartu* sama nikdy nebyla součástí amfiploidizační události, která proběhla před více než 0,5 milionem let. Během této akce přispěl genom B člen skupiny *Aegilops*. Výsledkem počáteční hybridizační události byla tetraploidní pšenice *T. turgidum* ssp. *dicoccoides* (Körn.) Thell. Pěstovaná tetraploidní dvouzrnka *T. dicoccum*: (syn *T. dicoccon*) a později pšenice tvrdá *T. turgidum* ssp. *durum*. Kultivovaný diploid *T. monococcum* ssp. *monococcum* byl odvozen od *T. monococcum* ssp. *boeoticum* blízký příbuzný *T. urartu* a je dnes považován za reliktní plodinu, protože byl do velké míry nahrazen agronomicky lepšími pšenicemi (Kilian et al. 2007).

Asi před 8 000 lety se uskutečnila druhá hybridizační akce mezi domestikovanou pšenicí dvouzrnkou a dárcem genomu D *Ae. tauschii* což vedlo k moderní pšenici seté. Předpokládá se, že k této události došlo, když se pěstování domestikované pšenice dvouzrnky rozšířilo do přirozeného pásma výskytu *Ae. tauschii*. Další druh domestikované hexaploidní pšenice špaldy (*T. aestivum* ssp. *spelta*) byl široce pěstován v Evropě až do 20. století, kdy byla z velké části nahrazena pšenicí setou kvůli agronomické nadřazenosti. Špalda se však ve střední Evropě stále omezeně pěstuje, zejména na okrajové půdě a může být cenným zdrojem pro budoucí vylepšení pšenice seté. Je všeobecně známo, že pšenice setá vznikla z hybridizační události mezi pšenicí dvouzrnkou (*tg-A1 / tg-A1*; *tg-B1 / tg-B1*; *QQ*) a *Ae. tauschii* (*Tg-D1 / Tg-D1*), to znamená, že špalda může být přímým předkem pšenice seté. Z důkazů však vyplývá, že evropská špalda pochází ze sekundární hybridizace hexaploidní pšenice a tetraploidní pšenice. Na rozdíl od špaldy evropské může asijská špalda představovat mezistupeň mezi tetraploidní pšenicí a hexaploidní pšenicí. Přítomnost *Tg-D1* a *Q* alel podporuje tuto hypotézu; nicméně, *Tg-B1* existuje také v genofondu asijské špaldy což je v rozporu s touto hypotézou (Blattner et al. 2004).

3.4.2 Popis

Rod *Triticum* pochází z čeledi lipnicovité (*Poaceae*) běžně známé jako trávy. Z pěstovaných pšenic je pšenice setá ekonomicky zdaleka nejdůležitější. Pšenice setá, jak popisuje Lersten

(1987) je středně vysoká jednoletá tráva s plochými listy a koncovým květenstvím skládajícím se z květů. Stébla obsahují pět až sedm uzlů se třemi až čtyřmi listy. Klásky rostou na hlavní ose a jsou odděleny krátkými internodii. Pšeničné kvítky obsahují tři tyčinky s velkými prašníky a pestík, který obsahuje jeden vaječník.

3.4.3 Význam a složení zrna

Hlavním produktem pšenice jsou obilná zrna, která většině světové populace dodávají proteiny, energii, minerály a vitamíny. Pšeničné zrno se používá k výrobě mouky, která má řadu využití (chléb, sušenky, nudle a těstoviny), proteiny a škrob převážně určují kvalitu mouky. Proteiny pšeničného zrna lze klasifikovat jako monomerní (albuminy, globuliny a gliadiny) a polymerní (gluteniny) na základě jejich rozpustnosti (Hurkman et al. 2009). Rovnováha těchto dvou proteinů určuje reologické vlastnosti, viskozitu a elasticitu mouky (Labuschagne 2009). Gliadiny určují viskozitu, zatímco gluteniny jsou obecně spojovány s elasticitou těsta. Další hlavní složkou mouky je škrob, který hraje důležitou roli v kvalitě potravinářských výrobků. Poskytuje uhlík během kvašení kvasinek což je užitečné při zadělávání chleba a retrogradaci během skladování (Erbs 2010). Struktura a kvalita produktů pro konečné použití, jako je mouka by mohla být pozměněna tím, že bude obsahovat větší množství škrobu (Larsson & Eliasson 1997). Pšeničná zrna jsou dobrým zdrojem bílkovin, aminokyselin, uhlohydrátů, lipidů a minerálů (Shewry 2009), ty také objasňují nutriční hodnotu pšeničného zrna. Pšenice je široce pěstovaná plodina v deštivém podnebí polosuchých oblastí, kde se množství a četnost srážek během fází růstu obilí mění což vedlo ke změně kvality zrna. Období růstu zrn je kritickou fází růstu, kdy nepříznivé podmínky prostředí vedou k negativnímu vlivu na kvalitu zrna (Jiang 2010). Účinek by však mohl být minimalizován výběrem vhodných míst, vhodných genotypů a úpravou v době setí (Motzo 2007). Datum výsevu ovlivňuje kvalitu zrna hlavně stanovením tepelných podmínek během období růstu, protože genotypy pozdního setí obvykle kvetou déle čímž doba zrání probíhá za vysokých teplot a malého množství srážek. Tyto vysoké teploty a málo vody mohou vést k významnému vlivu na vlastnosti zrna, zvýšená teplota a stres ze sucha během období růstu vedly k předčasné zralosti a zkrácení doby syntézy gluteninu což snížilo jejich pevnost (Labuschagne 2009). Výsledky dřívějšího výzkumného pracovníka uváděly zvýšený obsah bílkovin v pšeničných zrnech pod vodním stresem (Deng 2006). Kvalita bílkovin a lepku jsou dva nejdůležitější parametry, které jsou významně ovlivněny změnou doby setí. Environmentální dopad na kvalitu zrna pšenice by mohl být ovlivněn vhodným výběrem doby setí a proměnlivými klimatickými polohami (Wardlaw & Moncur 1995).

3.4.4 Nutriční vlastnosti

Celosvětově není pochyb o tom, že počet lidí, kteří se v podstatné části stravy spoléhají na pšenici dosahuje několika miliard. Proto by se výživový význam pšeničných bílkovin neměl podceňovat zejména v méně rozvinutých zemích, kde chléb a jiné výrobky mohou poskytovat podstatnou část stravy. Pšenice poskytuje téměř 55 % sacharidů a 20 % potravinářských kalorií. Obsahuje sacharidy 78,1 %, bílkoviny 14,7 %, tuky 2,1 %, minerály 2,1 % (zinek a železo) a značné podíly vitaminů (thiamin a vitamin B). Pšenice je také dobrým zdrojem stopových minerálů, jako selen a hořčík což jsou živiny nezbytné pro dobré zdraví (Adams et al. 2002). V endospermu semene je uloženo asi 72 % bílkovin, které tvoří 8-15 % celkové hmotnosti

bílkovin na jedno zrno. Pšeničná zrna jsou také bohatá na kyselinu pantothenovou, riboflavin, některé minerály a cukry. Zrno pšenice je složeno z živin nezbytných pro lidskou stravu. Endosperm je asi 83 % hmotnosti zrna a je zdrojem bílé mouky, obsahuje největší podíl bílkovin v celém zrně, sacharidy, železo a také mnoho B-komplexních vitamínů, jako je riboflavin, niacin a thiamin. Zrno je ze 14,5 % tvořeno otrubami (Blechl et al. 2007), které jsou obsaženy v celozrnné mouce a z živin otruby obsahují malé množství bílkovin, a také větší množství výše uvedených B-komplexních vitamínů a stopové minerály. Zárodek pšenice je poměrně bohatý na bílkoviny, tuk a několik B-vitamínů (Adams et al. 2002). Vnější vrstvy endospermu a aleuronu obsahují vyšší koncentraci bílkovin a vitamínů než vnitřní endosperm. Vnitřní endosperm obsahuje většinu škrobu a bílkovin v pšenici. Pšeničné klíčky jsou bez sodíku a cholesterolu a jsou bohaté na vitamin E, hořčík, kyselinu pantothenovou, fosfor, thiamin, niacin a zinek. Jsou také zdrojem koenzymu Q10 (ubichinon) a PABA (kyselina paraaminobenzoová), a také plně vlákniny a obsahují přibližně 1 gram vlákniny na jednu lžičku. Dieta s vysokým obsahem vlákniny může být užitečná při regulaci funkce střev a může být doporučena pacientům s rizikem onemocnění tlustého střeva, srdečních onemocnění a cukrovky (Shewry 2009).

3.4.5 Reprodukční biologie

Rozmnožování *Triticum aestivum* je známo pouze v souvislosti s kultivací v závislosti na člověku, který je schopný sklízet a šířit semeno. Pšenice je převážně samosprašná, ale obecně může být výskyt cizosprašení u jakéhokoli druhu, který je primárně samosprašný až 10 % nebo vyšší, kde se toto množství liší mezi populacemi, genotypy a různými podmínkami prostředí (Jain 1975). Populace trav, které normálně vykazují míru cizosprašení menší než 1 %, vykazovaly v některých letech míru 6,7 % (Adams & Allard 1982).

V případě pšenice Hucl (1996) zjistil, že frekvence cizosprašení pro 10 kultivarů se lišila podle genotypu, kde frekvence byla vždy nižší než 9 %. Dobu, po kterou zůstávají pšeničné kvítky otevřené je v rozmezí 8 až 60 minut v závislosti na genotypu a podmínkách prostředí (Heslop-Harrison 1979). První klásek v květu je většinou ve střední třetině stonku, kvetení postupuje poměrně rychle, tyčinky jsou menší a produkují méně pylových zrn ve srovnání s jinými obilninami (deVries 1971).

3.4.6 Pšeničná tráva

Mladé pšeničné rostliny ve věku 6–14 dnů nazývané pšeničná tráva jsou také považovány za vynikající zdroj bioaktivních látek, jako jsou vitamíny (A, B, C a E), minerály jako železo, vápník, hořčík a kyselina ferulová (Akrbas 2017). Hlavním využitím pšeničné trávy je výroba šťávy, která se spotřebovává surová obvykle bezprostředně po přípravě, ale komerčně existují i sušené prášky nebo tobolky na bázi pšeničné trávy. Zvýšení bioaktivního obsahu v surovině nabízí možnost produktů se zlepšenými výživovými a terapeutickými vlastnostmi a zájem o tyto produkty je patrný (Miller & Welch 2013).

3.5 Pšenice tvrdá

Pšenice tvrdá (*Triticum turgidum* ssp. *durum*) je jednoděložná rostlina patřící do rodu *Triticum*. Pro komerční produkci a lidskou spotřebu je tvrdá pšenice druhým nejdůležitějším druhem rodu *Triticum* vedle pšenice seté (*Triticum aestivum* L.). Pšenice tvrdá je středně vysoká jednoletá tráva s plochými listy (Bozzini 1988), stonek je válcový, vztyčený a obvykle dutý (Clarke et al. 2002). Stébla vycházejí z pomocných pupenů v bazálních uzlech a počet stébel závisí na odrůdě, podmínkách pěstování a hustotě výsevu. Za obvyklých polních podmínek může rostlina kromě hlavního výhonku produkovat celkem tři stébla, i když ne všechny musí nutně produkovat zrna. Stejně jako u jiných trav jsou listy složeny z bazální části listů, které obklopují stonek a koncové části, které jsou lineárně rovnoběžné s vrcholem. U pláště listu je tenká průhledná membrána (ligule). Hlavní stonek a každé stéblo produkuje terminální květenství, květ obsahuje tři tyčinky s bilokulárními prašníky a pestík. Zralý pyl je fusiformní, obvykle obsahující tři jádra. Každé semeno obsahuje endosperm a zploštělé embryo umístěné na vrcholu semene a v blízkosti květu. Nejlépe se přizpůsobí regionům s relativně suchým podnebím s horkými dny a chladnými nocemi během vegetačního období typickými pro středomořské a mírné podnebí. Klíčení semen nastává již při 2 °C, ale optimální teplota je 15 °C (Bozzini 1988).



Obrázek č.2 – Pšenice tvrdá, Tasaco, 2001

3.5.1 Původ

Divoké tetraploidní druhy pšenice se původně vyskytovaly na Blízkém východě, když je lidé v přírodě začali sklízet a pěstovat (Bozzini 1988). Pšenice tvrdá má původ v dnešním Turecku, Sýrii, Iráku a Íránu (Feldman et al. 2001) a je alotetraploid (dva genomy: AABB) s celkem 28 chromozomy ($2n = 4x = 28$) obsahující plný diploidní komplet chromozomů z každého ze svých předků. Každý chromozomový pár v genomu A jako takový má homologický chromozomový pár v genomu B, ke kterému je úzce spjat. Avšak během meiózy je chromozomové párování genetickou aktivitou inhibitorových genů omezeno na homologní chromozomy (deVries 1971).

Na základě cytologické a molekulární analýzy se předpokládá, že pšenice tvrdá pochází z přirozené hybridizace *Triticum monococcum* L. subsp. *boeoticum* (Boiss.) (synonymum: *Triticum urartu*: AA) a neznámým druhem diploidní pšenice obsahující genom B (Feldman 1976). Kimber a Sears (1987) navrhli, že jeden nebo více z pěti diploidních druhů v sekci *Sitopsis* z *Triticum* (*Aegilops*) může být dárce genomu B, molekulární důkazy naznačují, že genom *Aegilops speltoides* je nejpravděpodobnějším dárce. (Talbert et al. 1995). Analýza DNA chloroplastů dále naznačuje, že *A. speltoides* je pravděpodobně mateřským dárce genomu pšenice tvrdé (Wang et al. 1997). Výsledkem této přirozené hybridizace byla divoká pšenice dvouzrnka (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccoides* (Korn.) Thell), která byla později domestikována na (*Triticum turgidum* ssp. *dicoccum*) (Schrank) Thell), pšenice se rozšířila z Blízkého východu do velkých oblastí Středomoří a Středního východu včetně Egypta a Etiopie (Bozzini 1988). Tisíce let kultivace a selekce vedly k obrovské variabilitě tetraploidních pšenic získaných z divoké pšenice dvouzrnky. V důsledku toho bylo charakterizováno množství poddruhů primárně založených na morfologických vlastnostech:

T. turgidum ssp. *paleocolchicum*, *T. turgidum* ssp. *polonicum*, *T. turgidum* ssp. *turanicum*, *T. turgidum* subsp. *carthlicum* a *T. turgidum* ssp. *turgidum* a *T. turgidum* ssp. *durum*. Ze všech kultivovaných tetraploidních pšenic je *T. turgidum* ssp. *durum* zdaleka nejdůležitější (van Slageren 1994).

3.5.2 Reprodukční biologie

Pšenice tvrdá je převážně samosprašná rostlina, během kvetení zůstávají květy uzavřené a po prasknutí prašníků se uvolní pyl nebo se květy mohou otevřít před uvolněním pylu. deVries (1971) uvedl dobu, po kterou zůstávají pšeničné kvítky otevřené, a ta je v rozmezí 8 až 60 minut v závislosti na genotypu a podmínkách prostředí.

3.5.3 Nutriční vlastnosti

Na celém světě je pšenici tvrdou oseto přibližně 18 milionů hektarů, přičemž produkce činí v průměru asi 30 milionů tun ročně. Evropská unie (hlavně Itálie, Španělsko a Řecko) je největším producentem v průměru s osmi miliony tun ročně. Kanada je druhým největším producentem s 4,6 miliony tun ročně následovaná Tureckem (4 miliony tun) a USA (3,5 milionu tun). Pšenice tvrdá je samostatný druh a má jedinečné kvalitativní vlastnosti, které ji od ostatních forem pšenice odlišují. Má nejtěžší zrno ze všech pšenic s vysokým obsahem bílkovin a lepku a je preferovanou volbou zpracovatelů pro výrobu těstovin. Zrna jsou jantarově

zbarvená a větší než obilky ostatních forem pšenice. Pro pšenici tvrdou je také unikátní její žlutý endosperm, který dává těstovinám jejich zlatou barvu a se silnými vlastnostmi lepku tvoří nelepivé těsto ideální právě pro výrobu těstovin (Clarke et al. 2005).

3.6 Pšenice špalda

Pšenice špalda (*Triticum spelta* L., *Triticum aestivum* skupina *Spelta*) ($2n = 6x = 42$, AABBDD) je jednou z nejstarších druhů pšenice, pěstovala se již 7000–8000 př.n.l. v neolitickém období. Pravděpodobně pochází z jihovýchodní Asie a rozšířila se do severní a střední Evropy, kde se stala základní obilovinou. Špalda pravděpodobně pocházela z několika křížení mezi *T. compactum* (*T. aestivum* subsp. *compactum*) a tetraploidní *T. dicoccum* v oblasti úrodného půlměsíce. Špalda se rozšířila do Evropy včetně Rakouska, jižního Německa, Švýcarska a podél pobřeží Černého moře a Dunaje (Andrews 1964). V Evropě špalda nahradila *T. monococcum* a *T. dicoccum*, ale v prvním tisíciletí n.l. byla nahrazena *T. aestivum*. Navzdory výše uvedenému se špalda nadále pěstovala a přežila až do moderního období (Nesbitt & Samuel 1995). Ve druhé polovině 20. století byl zájem o špaldu obnoven z důvodu zdravotních výhod, vysoké nutriční hodnoty a vhodnosti pro šlechtitelské programy zaměřené na vývoj odrůd charakterizovaných vysokou kvalitou zrna a vysokou odolností vůči patogenům.

V současné době se špalda pěstuje hlavně v Německu (80 000–100 000 ha), Rakousku (12 511 ha v roce 2018) a Švýcarsku (5454 ha v roce 2018) (Lobiz 2018). Ozimá špalda je převládající kultivovaná forma v Evropě. Jarní špalda se vyznačuje vysokou odolností vůči nepříznivým biotickým a abiotickým faktorům, nízkými nároky na výživu a vysoce kvalitním zrnem, které se používá při výrobě potravin a krmiv. Špalda má jedinečné genetické složení a z těchto důvodů se používá v mnoha šlechtitelských programech, jako zdroj důležitých výkonnostních znaků pro šlechtění moderních odrůd *T. aestivum*. Tradiční křížení genetickou rekombinací je obecně považováno za nejlepší metodu zvyšování genetické rozmanitosti (Arzhani & Ashraf 2017).

3.6.1 Nutriční vlastnosti

Zájem o špaldovou pšenici byl nedávno obnoven díky vývoji alternativních zemědělských technik a úsilí zaměřenému na zachování biologické rozmanitosti zemědělských ekosystémů. Plocha, na které se pěstuje špalda se zvýšila v reakci na nadprodukcii základních obilovin zavedením ekologických metod pěstování a rostoucí poptávkou po nových potravinách s vlastnostmi podporujícími zdraví (Biel et al. 2016). Podle Kohajdové & Karovicové (2008) má špaldová pšenice vysokou nutriční hodnotu z důvodu jejího složení a vysokého obsahu bílkovin, lipidů a surové vlákniny. Špaldové zrna je hojnější v obsahu železa, zinku, mědi, hořčíku, draslíku, sodíku a selenu než u pšenice seté (Ruibal-Mendieta et al. 2005).



Obrázek č.3 – Pšennice špalda, Kateřina Lulková, 2019

Potraviny na bázi špaldy přinášejí větší přínos pro zdraví než potraviny vyrobené z moderních odrůd pšenice (Frakolaki et al. 2018). Špalda má uplatnění v mnoha oblastech potravinářského průmyslu a ve většině případů jako přísada v pekařském průmyslu. Přestože má špalda velký potenciál pro výrobu piva a nápojů stále se považuje za specializovaný produkt. Bylo provedeno několik výzkumných projektů za tímto účelem (Krahl et al. 2008). Obecně může špalda obsahovat vyšší hladinu bílkovin než ječmen a jiné pšenice pohybující se mezi 11,0 až 18,3 % sušiny; tento rozdíl se připisuje větší aleuronové vrstvě. Zkoumání špaldových proteinů bylo použito pro několik aplikací. Analýzou složení proteinových frakcí někteří autoři zkoumali původ evropské špaldy a její genetickou rozmanitost a analyzovali její pekařské vlastnosti. Údaje o distribuci frakcí ve špaldě jsou protichůdné. Uvádí se, že gliadiny jsou nejhojnějšími proteiny ve špaldě (61,5–67,6 %) následuje albuminová a globulinová frakce (19,9–22,8 %) a poslední gluteninová frakce (12,5–17,4 %). V jiné studii byl stanoven jako nejhojnější bílkovina špaldy glutenin (54,6–49,4 %) následně gliadiny (28,6–30,6 %), a pak albuminová a globulinová frakce (16,5–20 %) (Yan et al. 2003).

3.6.2 Citlivost na poléhání

Poléhání stébel je jednou z hlavních příčin ročních výkyvů produkce. Většina komerčních odrůd se vyznačuje dlouhými a slabými stébly, a tedy vysokým rizikem poléhání (Koutroubas et al. 2012). Poléhání obilnin je vážným problémem zemědělské výroby, jelikož snižuje výnosy, zhoršuje kvalitativní parametry a brání mechanické sklizni. Závažné ztráty výnosů byly zaznamenány v různých částech světa (Berry et al. 2004). V posledních desetiletích bylo hlavním cílem šlechtění snížit výšku rostlin a minimalizovat poléhání. Zájem o špaldovou pšenici byl obnoven v 70. a 80. letech 20. století zejména v Německu, Švýcarsku a Belgii. Ve výše uvedených zemích se šlechtitelské programy zaměřovaly na snížení výšky rostlin z různých odrůd pšenice seté. Oberkulmer rotkorn německý ozimý kultivar se stébly delšími než

140 cm byl referenčním standardem při analýze citlivosti na poléhání a určil, že by špalda neměla být nižší než 100–120 cm (Longin & Würschum 2014).

3.7 Pšenice jednozrnka

Domestikovaná pšenice jednozrnka poddruh *Triticum monococcum* L. ssp. *monococcum* L. ($2n = 14$) je jediným diploidním kultivovaným druhem pšenice. Považuje se za jednu z nejstarších plodin, protože byla domestikována asi před 9500 lety a ovlivnila tak neolitickou revoluci (Harlan & Zohary 1966). Po staletí se jednozrnka převážně používala jako potrava a krmivo pro zvířata v různých oblastech včetně Blízkého východu, Balkánu, Kavkazu, Jižní Afriky, střední a středomořské Evropy. Od doby bronzové byla postupně nahrazována kultivovanými polyploidními druhy, jako je třeba pšenice tvrdá a pšenice setá. Díky své dlouhé kultivační historii v různých geografických a environmentálních oblastech je stále považována za důležitý genetický zdroj pro zlepšení moderní pšenice zejména pro geny rezistence proti různým biotickým a abiotickým stresům (Zaharieva & Monneveux 2014). Diploidní povaha a menší velikost genomu spolu s její snadnou kultivací činí z tohoto druhu užitečný model pro pochopení biologie a genomiky rodu *Triticum* (Rawat et al. 2012). Genomika a kombinace genomických zdrojů z pšenice jednozrnky a jiných kultivovaných pšenic mohou pomoci objevit nové alely a urychlit pokrok v genomovém šlechtění moderní pšenice (Wang et al. 2015).

3.7.1 Původ

Jednozrnka je jednou ze starověkých pšenic pěstovaných v Turecku, na Balkáně, jižní Itálii, Německu, Švýcarsku, jižní Francii, Španělsku a Maroku. Byla domestikována přibližně před 10 000 lety v tureckém regionu Karacadağ. Vznik zemědělství v jihozápadní Asii a jeho rozšíření do Evropy bylo klíčovým faktorem pro rozvoj civilizací těchto regionů (Diamond 1997). Jednou z nejranějších domestikátů byla pšenice jednozrnka a další rané plodiny jako pšenice dvouzrnka, ječmen a luskoviny, jako je čočka a hrách. Spolupráce archeologů a vědců v oblasti plodin za posledních 40 let objevila, že divocí předci těchto raných plodin rostou hlavně v oblasti známé jako "úrodný půlměsíc", táhnoucí se od Levanty po jihovýchodní Turecko a iránské hory Zagros. Nejranější neolitické zemědělské vesnice známé ze Starého světa, ve kterých byly nalezeny důkazy o těchto plochách se nacházely v úrodném půlměsíci již před 10 000 lety (Zohary & Hopf 1993).

3.7.2 Nutriční vlastnosti

Zrna jsou bohatým zdrojem proteinů, lipidů (obecně nenasycené mastné kyseliny) a minerálů zejména zinku a železa ve srovnání s *Triticum turgidum* ssp. *durum* a *Triticum aestivum* L. Dále obsahuje karotenoidy, konjugované fenoly a vysoký obsah antioxidantů. Obecně je odolnější vůči suchu, chorobám a je vhodná pro pěstování v ekologickém zemědělství. Může být důležitá pro vývoj nových nebo speciálních potravin, jako jsou pekárenské výrobky, kojenecká výživa nebo obohacené potraviny s vysokým obsahem bílkovin, vlákniny a karotenoidů (Hidalgo & Brandolini 2014).



Obrázek č.4 – Pšenice jednozrnka, Pavol Eliáš, 2007

3.7.3 Divoká a domestikovaná forma

Obě formy jsou morfologicky velmi podobné. Divoká forma pšenice je rozšířena v primárních, relativně nenarušených stanovištích na jihovýchodě Turecka a v severním Iráku a méně hojně se vyskytuje v západním Turecku a v horách Zagros v Íránu (Harlan & Zohary 1966). Divoká forma je hojná na sekundárních plevelných stanovištích v celém středním a západním Turecku a na velké části Balkánu. Pravděpodobně se rozšířila do těchto druhotných stanovišť postupným šířením zemědělství. Domestikovaná forma se vyskytuje na několika raných zemědělských místech na jihu Turecka a severní Sýrie. Z blízkého východu se rozšířila na východ a stala se významnou plodinou ve střední Asii a významnou obilovinou, i když obvykle podružnou oproti ječmenu a pšenici dvouzrnce (van Zeist & de roller 1991).

3.7.4 Úbytek pěstování

Ve východním Turecku byla nahrazena na počátku doby bronzové (cca. 3000 př.n.l.), dokazuje to její absence v archeobotanickém záznamu po tomto datu. Ve střední době bronzové (1900–1700 př.n.l.) byla pšenice setá více pěstovaná než pšenice jednozrnka (Nesbitt 1995). Studie rostlinných pozůstatků z Troje (nacházející se v provincii C 'anakkale v severovýchodní Anatolii) identifikovala velké množství zrn jednozrnky což naznačuje, že tato plodina byla v tomto regionu pěstována ještě během 2. tisíciletí př.n.l. (Schiemann 1951). Na Středovýchodě se *T. monococcum* stala sekundární obilovinou během 3. tisíciletí př.n.l. a téměř zmizela během 2. tisíciletí př.n.l. (Miller 1991). Byla považována za hlavní základní plodinu v období neolitu

v Turkmenistánu (Harris & Gosden 1996) a v této oblasti byla z velké části pěstována kolem roku 2000 př.n.l. (Nesbitt 1995). Na Ukrajině a v Moldavsku byla důležitá až do doby železné, ale v období pozdního středověku byla nahrazena. Na Balkáně zůstala hlavní obilovinou až do doby bronzové (Marinova 2006). V Rumunsku historické prameny dokumentují významné pěstování během 15. století. Plodina během 17. století zcela zmizela z Karpatské pánve s výjimkou Transylvánie, kde se její pěstování udržovalo až do 20. století (Sakamoto & Kobayashi 1982). Ve střední Evropě se zaznamenalo v 1. tisíciletí progresivní nahrazování (Zohary & Hopf 2000). Ve Skandinávii byl v 60. letech 20. století hlášen zbytkový výskyt na ostrově Gotland ve Švédsku. V Maroku se zrna vyskytovala ve velkém množství ve středověké části města Volubilis (Fuller & Stevens 2009) a poté se plodina rozptýlila do horských a izolovaných oblastí (Nesbitt 1995). Tyto informace naznačují různé úbytkové vzorce s pozdějším pěstováním na Balkáně a ve střední Evropě (Garrard 1999).

3.7.5 Pěstování dnes

Díky její rustikálnosti a adaptaci na drsné podnebí přežila v deštivých podmínkách pěstování (Zaharieva 1993). Pěstování bylo nedávno znovu zavedeno na Rhodopech a Balkánských horách a nyní se prodává jako dietní potravina (Elmazov 2012). V Jugoslávii zůstala důležitou obilovinou až do první světové války v oblasti Danilovgrad a Cernogori. Jednozrnka byla pěstována až do 70. let ve východní Hercegovině, jihovýchodní Bosně, východním Srbsku, některých částech Černé Hory a na svazích Sinjajeviny (Pavićević 1975). V Řecku se pěstovala v omezeném měřítku v oblasti Thráka a Makedonie až do 30. let 20. století a její přítomnost byla hlášena na konci 20. století na ostrově Gavdos na jihu Kréty (Perrino et al. 1996). V Rumunsku se o její přítomnosti v různých regionech během druhé poloviny 20. století zmiňovali Sakamoto a Kobayashi (1982). Pěstování plodiny mezi lety 1950–1960 prudce pokleslo a v dnešní době se pěstuje v pohoří Apuseni a v Transylvánii. Sběrné výzkumy uskutečněné v letech 1997, 1998 a 1999 rovněž hlásily přítomnost v malé oblasti centrálního Rífu. Nedávný průzkum ukázal, že pěstování je soustředěno v západním Rífu v pohoří Jbala v okolí oblasti Chefchaouen a v malé části oblasti Larache. Tyto malé regiony tvoří součást větší distribuční oblasti, kterou již dříve popsali Pen 'a-Chocarro et al. (2009).

3.8 Pšenice dvouzrnka

Kultivovaná *Triticum turgidum* subsp. *dicoccum* je jednou z nejstarších plodin a po tisíciletí byla hlavní plodinou. Byla to jedna ze základních rostlin v neolitickém zemědělství a její domestikace byla určujícím faktorem pro začátek zemědělství v řadě zemí (Zohary & Hopf 1993). V současnosti je kultivována především v izolovaných, okrajových oblastech, kde nelze ekonomicky pěstovat žádnou jinou plodinu. V oblastech, kde její typické vlastnosti, jako je schopnost přizpůsobit se chudým a kamenitým půdám, odolnost vůči nízkým teplotám, značná schopnost regulovat plevele a odolnost k chorobám jsou výhodou. Představuje cenný genetický zdroj ke zlepšení odolnosti vůči biotickým faktorům a abiotickým stresům u pšenice seté a pšenice tvrdé (Dorofeev et al. 1979). Některé starověké pšenice mají jedinečné složení, jako jsou karotenoidy a škrob, které hrají roli jako funkční složky potravin. Kulturní forma je zvláště

ceněná pro svůj obsah rezistentního škrobu, vlákniny, karotenoidů a antioxidačních sloučenin (Serpen et al. 2008).



Obrázek č.5 – Pšenice dvouzrnka, cruydthoeck, 2016

3.8.1 Původ

Domestikovaná forma (*Triticum turgidum* subsp. *dicoccum*) ($2n = 4x = 28$; genom: AABB) se objevila asi v období 8000 až 9000 př.n.l. a byla používána jako základní potravina prehistorickými, etruskými a římskými populacemi, dokud nebyla během pozdní římské říše do značné míry nahrazena moderní pšenicí setou (D'Antuono 1994). V malé míře se pěstovala v podhorských a horských oblastech na Kavkaze, v Baskyrsku, na Balkáně, ve Španělsku, Turecku, Íránu, Jemenu, Indii, Maroku a Etiopii (Galterio et al. 1994). Uvádí se, že se vyvinula z divoké formy pšenice jednozrnky, která vznikla hybridizací diploidní pšenice (AA) a druhu rodu *Aegilops* (Darlington 1969). V Itálii se obecně nazývá „farro“ (Szabo & Hammer 1996). V Indii je znám jako „samba“, „javegodí“, „sadaka“ nebo „khopli“ (Agrawal 1963). Ve velké míře byla využívána pro výrobu chleba ve starověkém Egyptě (Shewry 2009). Kvůli doporučeným zdravotním přínosům a její vhodnosti pro ekologické zemědělství se vrací zpět na pole. Chléb se z ní vyrábí ve Švýcarsku a v Itálii, ale uvádí se, že se obsah a složení bioaktivních sloučenin liší v závislosti na zeměpisné poloze (Cooper 2015).

3.8.2 Divoká a domestikovaná forma

Divoká pšenice dvouzrnka (*Triticum turgidum* subsp. *dicoccoides*) je roční tráva. Rozšíření volně vyskytujících se divokých forem v úrodném půlměsíci je nesouvislé a v povodí severního Jordánského údolí mezi Golanskými výšinami a Galilejskými horami je druh nejběžnější a tvoří

husté porosty (Zohary 1969). Na úpatí hory Hermon na počátku 20. století Aaronsohn & Schweinfurth (1906) objevil divokou formu. Další populace se vyskytují v Izraeli, severozápadním Jordánsku, západní Sýrii, jihovýchodní Anatolii, severním Iráku a západním Íránu. Přírodní porosty v těchto regionech jsou méně husté a poloizolované až izolované (Nevo & Beiles 1989). Různé faktory, jako například přemnožení plevelů významně ovlivňuje volně rostoucí porosty divoké formy, jak již uvedli Harlan a Zohary (1966). V důsledku toho může být rozmístění a vzhled divokých porostů zavádějící. Divoká forma obývá prostředí se specifickými klimatickými podmínkami, vyskytuje se ve výšce 100 m pod mořem kolem Galilejského moře a dosahuje nejvyšší nadmořské výšky v pohoří Zagros ve výšce 1600 m n.m. (Zohary et al. 2012). Předpokládá se, že roční srážky 350 mm představují minimální množství srážek nezbytné pro úspěšný růst (Oppenheimer 1963). Daří se jí na bazaltických, vápencových a dolomitických podkladech (Zohary 1969). Hlavním stanovištěm je bylinný podrost z dubového pásu, který se vyznačuje druhem *Quercus ithaburensis* v Levantě a *Quercus brantii* v jihovýchodní Anatolii a pohoří Zagros. Kromě toho obývá srovnatelné ekosystémy bez stromů, jimž dominují bylinné druhy. Vedlejší stanoviště jako zemědělská pole se kolonizují jen zřídka. Proto není divoká forma považována za plevelnou rostlinu jako např. divoká pšenice jednozrnka (Aaronsohn & Schweinfurth 1906). Zatímco na západě jsou populace doprovázeny divokým ječmenem (*Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum*) a divokým ovsem (*Avena sterilis*), severní a východní populace jsou spojeny s *Triticum timopheevi* subsp. *armeniacum* subsp. *araraticum*, *Triticum urartu*, *Triticum monococcum* subsp. *boeoticum* a také *Hordeum spontaneum* (Zohary et al. 2012). Dnes je úroda ekonomicky nedůležitá a pěstují ji pouze ekologičtí zemědělci, a to v okrajovém prostředí, jako v severovýchodním Turecku. Je méně odolná vůči mrazu než *Triticum monococcum* subsp. *monococcum*, ale produkuje téměř dvojnásobnou sklizeň (Körber-Grohne 1995).

3.8.3 Význam v ekologickém zemědělství

Ekologické zemědělství v posledních letech získalo na významu v rozvinutých zemích a získalo na popularitě i v rozvojových zemích světa, protože je šetrné k životnímu prostředí a poskytuje výživnější potraviny, které obsahují méně nebo žádná rezidua pesticidů. Pšenice dvouzrnka může růst na půdách s omezenými živinami (D'Antuono 1989), dokonce i v chladném podnebí (Sherma et al. 1981). Pokusy o fyziologickou odolnost vůči suchu u pšenice dvouzrnky a dalších primitivních pšenic ukázaly, že dvouzrnka byla středně odolná vůči vlhkosti (Chinoy 1961). Odolnost vůči rzi byla u dvouzrnky zaznamenána i různými pracovníky (Mithal & Koppa 1990). Dobře se přizpůsobuje vysokoteplotnímu stresu (Hejcman a Hejcmanová 2015). Rostoucí pozornost na udržitelné zemědělství a poptávka po ekologických potravinách obnovila zájem o dvouzrnku (Galterio et al. 2003). Byla zkoumána zejména jako alternativní nízko výnosná obilovina, která je vhodná pro okrajové oblasti a ekologické zemědělství, díky své vysoké odolnosti vůči chorobám, nízkým potřebám dusíku, vody a vysoké konkurenceschopnosti proti plevelům ve srovnání s pšenicí setou (Marino et al. 2009).

3.8.4 Nutriční složení

Bylo zjištěno, že dvouzrnka má vysokou výživnou hodnotu a je bohatá na bílkoviny, uhlohydráty, minerály, chudá na tuky, a proto je považována za velmi zdravou

obilovinu. Obsah vlhkosti se pohybuje mezi 8,3 % do 16,3 %. Bylo zaznamenáno, že jarní odrůda má vyšší obsah vlhkosti ve srovnání s podzimní (Giacintucci et al. 2014). Obecně mají obiloviny nízký obsah tuku. Hrubý obsah tuku je uváděn v rozmezí od 1,14 % do 3,8 %. Suchowilska et al. (2009) uvedli složení mastných kyselin v dvouzrnce pěstované v Polsku a zjistili, že obsahuje kyselinu palmitovou (C16; 16,9 %), kyselinu olejovou (18:1; 24,8 %) a kyselinu linolovou (C18: 2; 51,9 %) tyto kyseliny jsou převládající a tvoří asi 94 % celkového tuku s poměrem polynenasycených mastných kyselin a mononenasycených mastných kyselin. Ve srovnání s jinými druhy měla vyšší koncentrace Se, Fe a Zn (Galterio et al. 2003). Supekar et al. (2005) uváděli obsah Fe 4,3 až 9,8 mg / 100 g a obsah Zn 3,3 až 6,9 mg / 100 g v různých odrůdách.

3.9 Omezená genetická rozmanitost pšenice seté

U pšenice se zjistilo, že ve srovnání s většinou ostatních plodin má omezenou genetickou variabilitu (Charmet 2011). Je to z několika důvodů: pšenice je allohexaploid vzniklý z tří vysoce vzájemně propojených diploidních druhů a poplyploidizace což omezuje genetickou variabilitu, dalším důvodem je málo původních druhů rostlin, které se podílely na tvorbě pšenice což také omezovalo její počáteční genetickou variabilitu (Dubcovsky et al. 2007). Je to mladý druh a pro akumulaci mutací nebo pro příjem genů a alel přirozeným nebo umělým mezidruhovým křížením je doba jeho existence nedostačující (Cox 1997). Staletí kultivace a moderního šlechtění dále omezily genetickou variabilitu několika kultivovaných druhů a mezi nimi je i pšenice (Fu & Somers 2009). Je důležité si uvědomit, že pšenice byla jedním z prvních druhů, které byly domestikovány a pěstovány což od té doby dále snižovalo její variabilitu v důsledku konstantních selekčních cyklů (Charmet 2011). Dopad snížení variability pšenice je patrný prostřednictvím současných projekcí, které ukazují, že obilovina nemusí uspokojit poptávku během několika desetiletí, pokud nebudou přijata opatření za účelem rozšíření její genetické základny. K rozšíření genetické rozmanitosti dostupné pro šlechtění pšenice bude nutné použít různé techniky včetně indukce mutace, genetické transformace, editace genomu a introgrese z druhů sekundárních a terciálních genových zdrojů (Ray et al. 2013).

3.10 Mutagenese

Indukce mutace, ať už prostřednictvím chemických nebo fyzikálních mutagenů byla široce používána za účelem zvýšení genetické variability u několika kultivovaných druhů včetně pšenice. Polyploidní povaha pšenice poskytuje určitý druh pufrového efektu, ve kterém mohou být mutace v jednom z jejích genomů kompenzovány homoologními geny zakrývajícími jejich účinek což ztěžuje jejich detekci (Parry et al. 2009). Naštěstí se metody TILLING (metoda v molekulární biologii, která umožňuje přímou identifikaci mutací ve specifickém genu) s vysokým rozlišením ukázaly jako účinné pro detekci mutací v různých genomech hexaploidní pšenice (Slade et al. 2005).

V letech 1960 až 2017 bylo mutagenesí v různých zemích vytvořeno 256 kultivarů pšenice a byly zaregistrovány v databázi FAO / IAEA. V tomto úložišti jsou popsány všechny kultivary s informacemi o tom, jak byly mutace indukované a zaměřuje se na atributy s přidanou

hodnotou. Mezi mnoho příkladů agronomicky důležitých mutací patří rezistence na herbicidy skupiny imidazolinonů a zvýšení obsahu amylozy (Slade et al. 2012).

3.11 Molekulární markery a nové přístupy genotypizace

Používání molekulárních markerů pro QTL mapování (kvantitativní znakový lokus (QTL) je lokus (část DNA), který koreluje s variací kvantitativní vlastnosti v fenotypu populace organismů a selekcí pomocí markerů MAS (umožňuje výběr genů, které kontrolují určité vlastnosti), jako je například rezistence vůči fusáriím a suchu, hromadění dat generovaných během posledních desetiletí nám umožnilo provádět různé metaanalýzy (Gupta et al. 2017). Od 90. let do roku 2000 byly AFLP (používá se k detekci polymorfismů v DNA, pokud nejsou známy žádné informace o genomu), RFLP (technika, která využívá variací homologních sekvencí DNA, známých jako polymorfismy, za účelem rozlišení jednotlivců, populací a druhů nebo určení polohy genů v sekvenci) a SSR (používají se pro výzkum genové duplikace) nejpoužívanějšími markery (Hospital 2009). Nedávno však došlo k revoluci, ve které se věda změnila za použití několika markerů z výše uvedených typů na tisíce markerů s jednoduchým nukleotidovým polymorfismem SNP (sekvence DNA, variace vyskytující se, když jeden nukleotid adenin, thymin, cytosin nebo guanin se liší mezi členy druhu nebo párovými chromozomy u jedince) využívajících vysoce výkonné platformy. Bylo to zahájeno pomocí markerů DArT (používané v molekulární genetice k vývoji sekvenčních markerů pro genotypizaci a dalších technik pro genetickou analýzu) (Akbari et al. 2006) a poté pomocí SNP vyhodnocených pomocí genotypových polí, jako je Illumina 9 K iSelect Beadchip Assay, Illumina iSelect 90 K SNP Assay a Axiom 820 K SNP, ve kterém lze v jedné analýze vyhodnotit 9000 až téměř 820 000 SNP. Také pomocí genotypizace sekvenování GBS (používá restriční enzymy ke snížení složitosti genomu a genotypu u více vzorků DNA), díky příchodu technologií nové generace pro sekvenování byly pro pšenici vygenerovány mapy obsahující lokusy 20 až 450 (Saintenac et al. 2013). Podobně jako u jiných plodin se genetické mapování vyvinulo také z mapování populací generovaných křížením mezi pouze dvěma kontrastními rodiči až po asociační studie genomu GWAS (studie genetických variant celého genomu u různých jedinců, aby se zjistilo, zda je některá varianta spojena s určitou vlastností), ve kterých se při každé studii vyhodnocují stovky různých přístupů což umožňuje zachytit větší genetickou rozmanitost a hlubší pohled na příčinnou změnu mezi agronomicky zajímavými fenotypy (Arruda et al. 2016).

3.12 Genetické a biologické změny

Moderní studie molekulární biologie poskytly vhled do genetické podpory selekce během domestikace a diverzifikace rostlin. V důsledku toho bylo dosaženo lepšího porozumění původu hlavních obilovin, jako je rýže, ječmen, pšenice a kukuřice, které byly domestikovány z jejich divokých předků, aniž by procházely změnami ploidie. Na rozdíl od toho je ještě mnoho, co se učí o původu a vývoji jiných plodin. Kultivovaný tetraploid a hexaploid pšenice, jako je domestikovaná pšenice dvouzrnka, tvrdá pšenice a pšenice obecná poskytují příklady těch plodin, které vyžadují nové přístupy ke studiu jejich domestikace a diverzifikace. Obrázek

vývoje polyploidní pšenice je výrazný v tom, že při její diverzifikaci měla významnou roli přirozená hybridizace a specializace alopolyploidů (Doebly et al. 2006)

3.12.1 Snížení genetické rozmanitosti

Domestikace rostlin obvykle vede ke snížení genetické rozmanitosti zahrnující celý genom (Fu & Somers 2009). Domestikát získává zlepšenou způsobilost k lidskému využití často na úkor přežití v přírodě a procesem domestikace se vyvíjí vzájemný vztah mezi lidmi a plodinami (Gepts 2004). Jednou z korelovaných změn v genomu jsou následné jevy, jako je ztráta diverzity a adaptivní diverzifikace (Brown 2010). Během domestikace pšenice z pšenice dvouzrnky došlo k několika demografickým a selektivním událostem. Haudry analyzoval nukleotidovou diverzitu na 21 lokusech u divokých, domestikovaných a kultivovaných formách pšenice a odhalil, že diverzita byla dále snižována i v již kultivovaných formách během domestikace o 69 % v pšenici seté a o 84 % v pšenici tvrdé (Haudry et al. 2007). Demografické události mohou mít dramatický dopad na dlouhodobě efektivní velikost populace N_e (vyjadřuje velikost ideální panmiktické populace, ve které by genetické procesy např. změny ve frekvenci alel vlivem selekce či driftu probíhaly stejnou rychlostí jako v dané reálné populaci). Snížení N_e obvykle vedlo ke snížení úrovně diverzity v kultivovaných plodinách vzhledem k jejich divokým předkům (Buckler et al. 2001).

3.12.2 Zvýšení genetické rozmanitosti

Vysoká míra mutací spolu s tlumícími účinky způsobenými polyploidii by měla umožnit hexaploidní pšenici zvýšit rozmanitost. Průzkum 75 kultivarů pšenice seté vyšlechtěných v letech 1845 až 2004 zkoumaných pomocí 370 markerů SSR ukázal, že alelická redukce nastala v každé části genomu pšenice a většina redukovaných alel zůstala pouze v několika starších kultivarech. Snížení celkové variace SSR v 20 nejmladších kultivarech bylo 17 % (Fu & Somers 2009). Na základě rozsáhlé analýzy jednoduchého nukleotidového polymorfismu SNP Akhunov (2010) naznačuje, že původní druhy jsou primárním zdrojem genetické rozmanitosti mladých polyploidních druhů pšenice seté. Nízká účinná rekombinace vyplývající ze samoopylení a genetického mechanismu zakazujícího homeologické párování chromozomů během meiózy může způsobit ztrátu diverzity ve velkých chromozomálních oblastech. Hromadění nových mutací u starších polyploidních druhů, jako je divoká pšenice dvouzrnka má za následek zvýšenou rozmanitost a rovnoměrnější distribuci v celém genomu. Na základě haplotypové analýzy místa dimorfismu Dvořák (2011) věří, že pšenice setá si ve východní Asii zachovala genovou zásobu ve větším množství než jinde a rozšíření původní pšenice ze Zakavkazska nebo z jihozápadního Kaspického moře na západ do východního Turecka by mělo za následek možné křížení s divokou pšenicí dvouzrnkou a potenciál pro tok genů z divoké pšenice dvouzrnky do pšenice seté. Takový tok genů by nevyhnutelně zvýšil genetickou rozmanitost v pšenici seté a modifikoval geografický vzorec genetické rozmanitosti pšenice.

Analýzy vazebné nerovnováhy LD (náhodné sdružení alel v různých lokusech v dané populaci) a variace SNP ukázaly, že šlechtění a selekce měly různý dopad na každý genom

pšenice v rámci populací i mezi nimi a odhalily nejvyšší rozsah LD v genomu pšenice což pravděpodobně odráží introgresní a populační překážky doprovázející původ hexaploidní pšenice (Chao et al. 2010). Dominantní mechanismus snižování počtu chromozomů způsobený inverzemi a translokacemi v travinách mohl urychlit vývoj genomu v polyploidech *Triticeae* a je nezbytné zavést genetickou rozmanitost do programů pěstování pšenice (Luo et al. 2009).

3.12.3 Genetická a genomická analýza kvalitativních domestikčních znaků

Nedávné genetické a genomické studie jsou shrnuty pro následující kvalitativní znaky, které byly podrobeny selekci domestikace u pšenice.

3.12.3.1 Stonek

Uvolnění semen při plné zralosti je klasickým znakem divokých forem pšenice. Tato vlastnost je zemědělsky nežádoucí, a proto transformace stonku byla snad prvním symbolem v domestikaci pšenice (Peng et al. 2003). Ztráta uvolňování semen byla klíčovou událostí v domestikaci hlavních obilovin (Konishi et al. 2006). Modifikace rysů stonku byla zlomová pro vznik zemědělských a usedlých společností. V přírodě se klasy u divokých forem rozpadají při zrání prostřednictvím fragmenatce stonku klasového větene. Tento mechanismus je nezbytný pro uvolnění semen (Zohary & Hopfs 2000). U pevného stonku je tvorba frakturních zón potlačena, dokud nejsou zralé klasy sklizeny člověkem. Předpokládá se, že klasy mutovaných rostlin byly vědomě vybrány ranými zemědělci a že jejich výskyt se v kultivovaných polích neustále zvyšoval (Willcox et al. 2008). Charakter rozpadavého klasového větene je mapován na homeologickém chromozomu. V pšenici jednozrnce je tato vlastnost pod kontrolou dvou genů (Watanabe et al. 2002). Cao (1997) identifikoval jediný dominantní gen **Br1** zodpovědný za rozpadavost klasů v divoké formě pšenice seté z Tibetu. Gen byl později lokalizován na chromozomu 3DS, jak bylo podpořeno studii křížení pšenice dvouzrnky a pšenice seté. Tento hlavní rozlišovací znak rozpadavého klasového větene mezi divokou a domestikovanou pšenicí dvouzrnkou je řízen dvěma hlavními geny **Br2** a **Br3** na krátkých ramenech chromozomů 3A a 3B.

3.12.3.2 Pluchy

Přilnavost pluch (květních obalů) je další klíčová vlastnost úzce spojená s návykem na sklizení a je modifikována procesem domestikace v pšenici (Gill et al. 2007). Zrno divoké pšenice je tzv. pluchaté, pevně kryto pluchami, které způsobují, že zrno se obtížně uvolňuje, zatímco kultivované pšenice mají volné pluchy a obilky jsou snadno uvolňovány. Hlavní a drobné mutace byly zapojeny do vývoje návyku sklizení u hexaploidní pšenice seté. Nedávná studie ukázala, že gen měkkých obalů (**so**) u příbuzné diploidní pšenice jednozrnky se nachází blízko centromery na chromozomovém ramenu 2AS, ale gen přilnavého obalu (**Tg**) pšenice seté byl lokalizován v nejbližší oblasti chromozomového ramene 2DS. Různé pozice naznačují, že mutace mají různé evoluční původy (Sood et al. 2009).

3.12.3.3 Sklizeň

Odrůdy prvních domestikovaných druhů pšenice byly charakterizovány zrny pevně uzavřenými v pluchách, která vyžadovala odstranění z obalu (pluchaté pšenice). Když zemědělci vybrali druhy charakterizované nízkým stupněm pluchatosti a snadnou sklízni, sklizeň obilí se stala účinnou. Snáze skliditelné pšenice mají tenčí obal, který umožňuje včasné uvolnění zrn. Po sklizni se volná zrna uloží a použijí k mletí. Odrůdy snadno skliditelné, jako je tetraploidní pšenice tvrdá a hexaploidní pšenice setá představují poslední kroky domestikace pšenice. Hlavní gen *Q* umístěný na rameni chromozomu 5AL inhibuje speltoidii, ale má také pleiotropní účinky na pevnost klasového větve a přilnavost obalů. Všechny divoké pšenice, které nejsou dobře skliditelné nesou recesivní alelu *q* a všechny snáze skliditelné tetraploidní a hexaploidní pšenice mají dominantní alelu *Q*. Rozrušení genu *Q* generuje mutantní fenotyp *q*, známý jako speltoidní typ, protože mutanti *q* mají přilnavé obaly podobné. Linie pšenice seté, které obsahují alely *Q* a *q* mají přechodné fenotypy (Gill et al. 2007). *Tg* gen řídí fenotyp speltoid a inhibuje expresi *Q*. Předpokládá se, že potlačení charakteru sklízni je způsobeno částečně dominantní *Tg* alelou na chromozomu 2D, odvozenou od *Aegilops tauschii* což vede k přilnavosti obalu. Závěr je takový, že hexaploidy, které jsou snáze skliditelné, mají genotyp *tg⁺q⁺QQ* (Villareal et al. 1996).

3.12.4 Genetická a genomická analýza kvantitativních domestikačních znaků

Kvantitativně se dědí vlastnosti upravené během domestikace a následného šlechtitelského procesu: např. výnos zrna, velikost obilek a výška rostliny. Šíření domestikované pšenice z úrodného půlměsíce vyžadovalo přizpůsobení novým prostředím podporovaným příznivými alelami v genetických lokusech (Kilian et al. 2009).

3.12.4.1 Velikost obilek

Počáteční zvýšení velikosti zrna se mohlo vyvinout během prvních staletí kultivace, možná během 500–1 000 let (Fuller 2007). Velikost obilek byla vybrána ve všech domestikovaných obilovinách a je pod komplexní polygenní kontrolou. Geny byly mapovány na sedmi nebo osmi chromozomech (Gegas et al. 2010).

3.12.4.2 Doba květu

Divoké trávy krátkého dne byly transformovány do domestikátů, ve kterých doba květu nebyla ovlivněna délkou dne (Buckler et al. 2001). Doba květu je důležitým kritériem pro regionální přizpůsobení všech obilovin. Divoký předek domácích obilovin je dobře přizpůsoben převládajícím podmínkám prostředí v úrodném půlměsíci. První obiloviny domestikované v této oblasti pravděpodobně vykazovaly fotoperiodické a vernalizační fenotypy předků. Během procesu domestikace a šíření zemědělství z úrodného půlměsíce byly vybrány nové adaptivní vlastnosti vhodné pro nová prostředí. Vývoj jarních typů z převážně ozimého rodového stavu je klíčovou událostí v postdomestikačním šíření obilovin (Cockram et al. 2009).

3.12.4.3 Výnos zrna a další vlastnosti

Primárním cílem domestikace byly pravděpodobně geny, které usnadnily sběr a umožnily kolonizaci nových prostředí. Výnos se stal prioritou, minimalizovala se pracovní síla a potřeba půdy. Pomocí pokročilého mapovacího softwaru QTL, MultiQTL bylo identifikováno osm QTL výnosu umístěných v pěti chromozomech (Campbell et al. 2003). Během procesu domestikace zahrnujícího kvalitativní a kvantitativní vlastnosti popsané výše bylo starými zemědělci společně vybráno mnoho dalších kvantitativních znaků. Výška rostlin je mimořádně důležitým cílovým znakem moderního šlechtění pšenice, jelikož „zelená revoluce“ v obilovinách byla dosažena snížením výšky rostlin, a tím i schopností k zvýšení výnosu zrna (Hedden 2003).

Odrůdy trpasličí pšenice byly používány pouze v komerční produkci po šedesátých letech. Starověcí farmáři nepěstovali trpasličí pšenici, ale vysoké mutanty, kteří měli během domestikace větší biomasu a výnosový potenciál (Peng et al. 2003).

Počet klasů je jednou z nejdůležitějších složek výnosu a je vysoce korelován se schopností pšenice odnožovat. Travnatá divoká pšenice např. pšenice dvouzrnka má obvykle silnou odnožovací schopnost a může být použita jako zdroj k zvýšení odnožovací kapacity nebo počtu klasů pšeničných kultivarů (Spielmeyer & Richards 2004).

3.12.5 Potenciální spontánní hybridizace mezi druhy/rody

Při zvažování možného dopadu na životní prostředí po případném nekontrolovaném uvolňování geneticky modifikované *Triticum aestivum* L. je důležité pochopení možného vývoje hybridů prostřednictvím mezidruhových a mezirodových křížení mezi plodinou a příbuznými druhy. Vývoj hybridů by mohl mít za následek introgresi nových rysů do příbuzných druhů, což by znamenalo:

- příbuzné druhy se stávají plevelnější
- zavedení nové vlastnosti do příbuzného druhu s potenciálem pro narušení ekosystému.

Pšenice je primárně samosprašná plodina, a proto existuje jen několik zpráv o přirozené hybridizaci s příbuznými druhy a rody. Hybridizace v rodu *Triticum* byla přezkoumána (Kimber & Sears 1987) a zatímco hybridizace mezi pěstovanou pšenicí a příbuznými druhy může nastat existuje mnoho příkladů úspěšného klasického křížení v genomové linii *Triticum aestivum*. Hybridizace je možná mezi všemi členy hexaploidní linie (*T. aestivum* ssp. *vulgare*, *T. compactum*, *T. sphaerococcum*, *T. vavilovii*, *T. macha* a *T. spelta*), protože genomy jsou identické (Körber-Grohne 1988).

Stabilita hexaploidního genomu *Triticum aestivum* je výsledkem genů (tj. Lokus Ph1 a další geny), které potlačují homologní párování. V důsledku toho je deaktivace lokusu Ph1 důležitým nástrojem pro šlechtitele rostlin provádějící mezidruhové a mezirodové křížení. Toho lze dosáhnout použitím mutantů, jako je Ph3a a Ph3b. Dobře známá mezirodová kombinace zahrnující pšenici je tritikále odvozené z křížení a amfidiploidie mezi pšenicí a žitem (*Secale*

cereale). Nebyly zaznamenány žádné zprávy o tom, že tritikále slouží jako most pro hybridizaci s jinými druhy divoké trávy. Pšenice byla předmětem značné práce zahrnující široké křížení (Lukaszewski & Gustafson 1987).

4 Závěr

Lidská civilizace byla již od svého počátku velmi závislá na pěstování obilnin. Přibližně před deseti tisíci lety proběhla jedna z nejvýznamnějších změn v lidských dějinách. V té době přešli lidé od lovu zvěře a sběru rostlin k pěstování rostlin. Postupně tak vzniklo zemědělství, které umožnilo usedlejší způsob života. Z literárních zdrojů a informací bylo zjištěno, že první zmínky o pěstování pšenice byly zaznamenány v období neolitu v oblasti úrodného půlměsíce na Blízkém východě.

Bylo provedeno mnoho studií k identifikaci genů spojených s domestikací a archeologické práce poskytly jasné pochopení dynamiky lidských kultivačních praktik v období neolitu. Společně poskytly lepší porozumění selektivním tlakům, které doprovázejí domestikaci pšenice. Došlo k velkému rozdílu mezi divokými předky a moderními kultivary pšenice. Proces domestikace byl zprvu neuvědomělý a teprve později pak cílený výběr semen z nejvhodnějších rostlin, disponujících výhodnými vlastnostmi. Tak bylo během mnoha generací dosaženo postupné přeměny z planého druhu na produktivní kulturní plodinu. V průběhu domestikace došlo ke změnám, které měly za následek změnu vlastností pšenice a byly zásadní pro vývoj dnešního zemědělství. Domestikace rostlin vedla k velkolepým fenotypovým změnám za účelem zlepšení výnosu.

5 Literatura

- Aaronsohn A, Schweinfurth G. 1906. Die Auffindung des wilden Emmers (*Triticum dicoccum*) in Nordpalästina. *Altneuland* **8**:213-220.
- Abdel-Aal ESM, Rabalski I. 2008. Bioactive compounds and their antioxidant capacity in selected primitive and modern wheat species. *Open Agric J.* **2**:7–14.
- Adams ML, Lombi E, Zhao FJ, McGrath SP. 2002. Evidence of low selenium concentrations in UK bread-making wheat grain. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **82**:1160.
- Adams WT, Allard RW. 1982. Mating system variation in *Festuca microstachys*. *Evolution* **35**:591-595.
- Agrawal NS. 1963. Wheat characteristics in relation to utilization. *Bull Grain Technol* **1**:16.
- Akbari M, Wenzl P, Caig V. 2006. Diversity arrays technology (DArT) for high-throughput profiling of the hexaploid wheat genome. *Theor Appl Genet* **113**:1409.
- Akbas E, Kilercioglu M, Nur OO, Koker A, Soyler B, Oztop MH. 2017. Wheatgrass juice to wheat grass powder: Encapsulation, physical and chemical characterization. *J Funct Foods*. **28**:19–27.
- Akhunov ED, Akhunova AR, Anderson OD, Anderson JA, Blake N, Clegg MT, Coleman-Derr D, Conley EJ, Crossman CC, Deal R, Dubcovsky J, Gill BS, Gu YQ, Hadam J, Heo H, Huo N, Lazo GR, Luo MC, Ma YQ, Matthews DE, McGuire PE, Morrell PL, Qualset CO, Renfro J, Tabanao D, Talbert LE, Tian C, Toleno DM, Warburton ML, You FM, Zhang W, Dvorak J. 2010. Nucleotide diversity maps reveal variation in diversity among wheat genomes and chromosomes. *BMC Genomics* **11**:702. Anderson E. 1969. *Plants, man and life*. University of California Press. Berkeley.
- Andrews AC. 1964. The genetic origin of spelt and related wheats. *Züchter* **34**:17–22.
- Arruda MP, Brown P, Brown-Guedira G. 2016. Genome-wide association mapping of Fusarium head blight resistance in Wheat using genotyping-by-sequencing. *Plant Genome* **9**:3.
- Bahn P. 2005. *The New Penguin Dictionary of Archaeology Paperback*. Penguin Books. London.
- Bellwood P. 2004. *First Farmers: The Origins of Agricultural Societies*. Blackwell Publishers. Oxford.
- Berry PM, Sterling M, Spink JH, Baker CJ, Sylvester-Bradley R, Mooney SJ, Tams AR, Ennos AR. 2014. Understanding and reducing lodging in cereals. *Adv. Agron* **84**:217.
- Bhullar NK, Gruissem W. 2013. Nutritional enhancement of rice for human health: The contribution of biotechnology. *Biotechnol Adv* **31**:50.
- Biel W, Stankowski S, Jaroszewska A, Pużyński S, Boško P. 2016. The influence of selected agronomic factors on the chemical composition of spelt wheat (*Triticum aestivum* ssp. *spelta* L.) grain. *J. Integr. Agric* **15**:1763.
- Blechl A, Lin J, Nguyen S, Chan R, Anderson OD, Dupont FM. 2007. Transgenic wheats with elevated levels of Dx5 and/or Dy10 high molecular weight glutenin subunits yield doughs with increased mixing strength and tolerance. *Journal of Cereal Science* **45**:172.
- Bogard A. 2004. *Neolithic farming in central Europe*. Routledge. Oxon.
- Borlaug, N.E. & Dowsell, C.R. 1996. The acid lands: one of agriculture's last frontiers. *Plant-Soil Interactions at Low pH*. The Brazilian Soil Science Society. Belo Horizonte.

- Bouis HE, Welch, RM. 2010. Biofortification—A sustainable agricultural strategy for reducing micronutrient malnutrition in the global south. *Crop Sci* **50**:20.
- Bozzini A. 1988. Origin, distribution, and production of durum wheat in the world. In Fabriani G and Lintas C (ed). *Durum: Chemistry and Technology*. AACCC. Minnesota.
- Brancoli P, Ferreira JA, Agnihotri S, Bolton K, Taherzadeh MJ. 2018. A review of integration strategies of lignocelluloses and other wastes in 1st generation bioethanol processes. *Process Biochemistry* **75**:173.
- Briggle LW. 1980. Origin and botany of wheat. In E. Häfliger, ed. *Wheat documenta cibageigy*. Basle.
- Brown AHD. 2010. Variation under domestication in plants: 1859 and today. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **365**:2523.
- Buckler ES, Thornsberry JM, Kresovich S. 2001. Molecular diversity, structure and domestication of grasses. *Genet Res* **77**:213–218.
- Campbell B, Baenziger PS, Gill KS, Eskridge KM, Budak H, Erayman M, Dweikat I, Yen Y. 2003. Identification of QTLs and environmental interactions associated with agronomic traits on chromosome 3A of wheat. *Crop Science* **43**:1493–1505.
- Cao W, Scoles GJ, Hucl P. 1997. The genetics of rachis fragility and glume tenacity in semi-wild wheat. *Euphytica* **94**:119–124.
- Carver M. 2009. *The Archaeology of Britain*. Routledge. Oxon.
- CIMMYT. 1996. *World wheat facts and trends: understanding global trends in the use of wheat diversity and international flows of wheat genetic resources*. CIMMYT. Mexico.
- Clarke FR, Clarke JM, Knox, RE. 2002. Inheritance of stem solidness in eight durum wheat crosses. *Can. J. Plant Sci* **82**:661.
- Clarke JM, McCaig TN, DePauw RM, Knox RE, Ames NP, Clarke FR, Fernandez MR, Marchylo BA, Dexter JE. 2005. Commander Durum Wheat. *Can. J. Plant Sci* **85**:901.
- Cockram J, Norris C, O’Sullivan DM. 2009. PCR-based markers diagnostic for Spring and Winter seasonal growth habit in barley. *Crop Science* **49**:403–410.
- Cook RJ, Veseth RJ. 1991. *Wheat Health Management*. The American Phytopathological Society. Minnesota.
- Cooper R. 2015. Re-discovering ancient wheat varieties as functional foods. *J Tradit Complement Med* **5**:138.
- Cox TS. 1997. Deepening the Wheat Gene Pool. *J Crop Prod*. **1**:1–25.
- Covington L. 2020. What is Einkorn. Dothdash. New York. Available from <https://www.thespruceeats.com/what-is-einkorn-and-how-do-you-use-it-4705416> (accessed February 2020).
- Cunliffe B. 2001. *The Oxford Illustrated History of Prehistoric Europe*. Oxford University Press. Oxford.
- Curtis BC. 1982. Potential for a yield increase in wheat. National Association of Wheat Growers Foundation. Washington.
- D'Antuono LF. 1989. Il farro: Areali di coltivazione, caratteristiche agronomiche, utilizzazione e prospettive colturali. *Inf Agrar* **24**:49.
- D'Antuono LF. 1994. Obsolete wheats in Italy: an overview on cultivation, use and perspectives for their conservation. In: S Padulosi, H Ager, E Frison, editors. *Report of the IPGRI Workshop on Conservation and Use of Underutilized Mediterranean Species*. International

- Plant Genetic Resources Institute. Italy.
- D'Antuono LF, Minelli M. 1998. Yield and yield components analysis of emmer wheat (*Triticum dicoccum*) landraces from Italy. In: AA Jaradat, editor. *Proceedings of the 3rd International Triticeae Symposium*. Science Publisher. USA.
- Darlington D. 1969. The silent millennia in the origin of agriculture. In: PJ Ucko, GW Dimbleby, editors. *The domestication and exploitation of plants and animals*. Duckworth Publishers. London.
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle of Life*. Murray J. London.
- del Pozo A, Castillo D, Inostroza L, Matus I, Mendez AM, Morcuende R. 2012. Physiological and yield responses of recombinant chromosome substitution lines of barley to terminal drought in a Mediterranean-type environment. *Annals of Applied Biology* **160**: 157–167.
- Deng ZY, Tian JC, Hu RB, Zhou XF, Yong-xiang Z. 2006 Effect of genotype and environment on wheat main quality characteristics. *Acta Ecologica Sinica* **26**:2757.
- Different mechanisms control lipoxygenase activity in durum wheat kernels. *Journal of Cereal Science* **52**:121.
- deVries AP. 1971. Flowering Biology of Wheat, Particularly in View of Hybrid Seed Production-A Review. *Euphytica* **20**:152-170.
- Dhaka V, Gulia N, Khatkar BS. 2012. Anwendung von Mixolab zur Bewertung der Brotherstellung der Weizensorte. Longdom Publishing. Barcelona.
- Diamond J. 1997. *Guns, Germs and Steel: The Fates of Human Societies*. Jonathan Cape. London.
- Diaz JR, de Las Cagigas A, Rodriguez R. 2003. Micronutrient deficiencies in developing and affluent countries. *Eur. J. Clin. Nutr* **57**:70–72.
- Dirzo R, Raven PH. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* **28**:137.
- Doebley J. 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants D. Soltis, P. Soltis (Eds.), *Isozymes in Plant Biology*. Dioscorides Press. Portland.
- Doebley JF, Gaut B, Smith BD. 2006. The molecular genetics of crop domestication. *Cell* **127**:1309-1321.
- Dorofeev VF, Filatenko AA, Migushova EF, Udachin RA, Jakubziner MM. 1979. *Flora of cultivated plants*. Kolos. Leningrad.
- Dubcovsky J, Dvorak J. 2007. Genome plasticity a key factor in the success of Polyploid Wheat under domestication. *Science* **316**:1862–6.
- Duke JA, Terrell EE. 1974. Crop diversification matrix: introduction. *Taxon* **23**:759.
- Dvořák J, Luo MC, Akhunov ED. 2011. NI. Vavilov's theory of centers of diversity in light of current understanding of wheat diversity, domestication and evolution. *Czech J Genet Plant Bree*.
- Elmazov E. 2012. *The bread of the origins. Einkorn, the wild wheat of Antiquity*. Heliopol, Bulgaria.
- Erbs M, Manderscheid R, Jansen G, Seddig S, Pacholski A, Weigel HJ. 2010. Effects of free-air CO₂ enrichment and nitrogen supply on grain quality parameters and elemental composition of wheat and barley grown in a crop rotation. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **136**:59–68.

- Estronell LH, Augustí J, Merelo P, Talon M, Tdeo FR. 2013. Elucidating mechanisms underlying organ abscission. *Plant Sci* **200**:48-70.
- Ethicha F, Belay G, Bekele E. 2006. Artenvielfalt in Weizenlandschaften aus zwei Regionen Äthiopiens. *Genetische Ressourcen und Fruchtentwicklung* **53**:387.
- Feldman M, Bonjean AP, Angus WJ. 2001. Origin of cultivated wheat, *The World Wheat Book*, Intercept Limited. Andover.
- Feldman M. 1976. Taxonomic Classification and Names of Wild, Primitive, Cultivated, and Modern Cultivated Wheats. *Evolution of Crop Plants*. Longman, London.
- Frakolaki G, Giannou V, Topakas E, Tzia C. 2018. Chemical characterization and bread making potential of spelt versus wheat flour. *J. Cereal Sci* **79**:50.
- Fu YB, Somers DJ. 2009 Genome-wide reduction of genetic diversity in wheat breeding. *Crop Science* **49**:61.
- Fuller DQ. 2009. Silence before sedentism and the advent of cash-crops. *Ndp journals*. New Delhi.
- Fuller DQ. 2007 Contrasting patterns in crop domestication and domestication rates: recent archaeobotanical insights from the Old World. *Annals of Botany* **100**:903–924.
- Fuller DQ, Stevens CJ. 2009. Agriculture and the development of complex societies: an archaeobotanical agenda. In: Fairbairn A, Weiss E (eds) *From foragers to farmers: papers in honour of Gordon C. Hillman*. Oxbow Books. Oxford.
- Morozova GS. 2005. A review of Holocene avulsions of the Tigris and Euphrates rivers and possible effects on the evolution of civilizations in lower Mesopotamia. *Geoarchaeology* **20**:401-423.
- Galterio G, Cappelloni M, Desiderio E, Pogna NE. 1994. Genetic, technological and nutritional characteristic of three Italian populations of farrum (*Triticum turgidum ssp. dicoccum*). *J Genet Breed* **48**:391.
- Galterio G, Codianni P, Giusti B, Pezzarosa B, Cannella C. 2003. Assessment of the agronomical and technological characteristics of *Triticum turgidum ssp. dicoccum* Shrank and *spelta*. *Nahrung/Food* **47**:54.
- Garrard A. 1999. Charting the emergence of cereal and pulse domestication in south-east Asia. *Env Archaeol* **4**:67.
- Gepts P. 2004. Crop domestication as a long-term selection experiment. *Plant Breed Rev* **24**:1.
- Giacintucci V, Guardeno L, Puig A, Hernando I, Sacchetti G, Pittia P. 2014. Composition, protein contents, and microstructural characterization of grains and flours of emmer wheats (*Triticum turgidum ssp. dicoccum*) of the central Italy type. *Czech J Food Sci* **32**:115.
- Gill BS, Li W, Sood S, Kuraparthy V, Friebe Simons KJ, Zhang Z, Faris JD. 2007. Genetics and genomics of wheat domestication-driven evolution. *Israel Journal of Plant Sciences* **55**:223–229.
- Gross BL, Olsen KM. 2010. Genetic perspectives on crop domestication. *Trends Plant Sci* **15**:529-537.
- Gupta P, Balyan H, Gahlaut V. 2017. QTL analysis for drought tolerance in Wheat: present status and future possibilities. *Agronomy* **7**:5.
- Hammer K. 1984. Das Domestikation ssyndrom. *Kulturpflanze* **32**:11.
- Hanson H, Borlaug NE, Anderson RG. 1982. *Wheat in the third world*. Westview Press. Boulder, USA.

- Harris DR. 2002. Development of the agro-pastoral economy in the Fertile Crescent during the Pre-Pottery Neolithic period. In Cappers, R. T. J., and Bottema, S. (eds.), *The Dawn 274 Verhoeven of Farming in the Near East, Studies in Early Near Eastern Production, Subsistence, and Environment. Ex oriente* **6**:73.
- Harlan JR. 1971. Agricultural Origins: Centers and Non-Centers. *Science* **174**:468.
- Harlan JR, De Wet JMJ. 1972. A Simplified Classification of Cultivated Sorghum. *Crop.*
- Harlan JR, Zohary D. 1996. Distribution of wild wheats and barley. *Science* **153**:107.
- Haudry A, Cenci A, Ravel C, Bataillon T, Brunel D, Poncet C, Hochu I, Poirier S, Santoni S, Gle'min S, David J. 2007. Grinding up wheat: a massive loss of nucleotide diversity since domestication. *Molecular Biology and Evolution* **12**:172-176.
- Hayden B. 1990. Nimrods, piscators, pluckers, and planters: The emergence of food production. *Journal of Anthropological Archaeology* **9**:31.
- Hedden P. (2003). The genes of the green revolution. *Trends in Genetics* **19**:5–9.
- Hejcman M, Hejcmanova P. 2015. Yield and nutritive value of grain, glumes and straw of *Triticum dicoccum* produced by prehistoric technology in comparison to *T. aestivum* produced by modern technology. *Interdisciplinaria Archaeologica Nat Sci Archaeol* **6**:31.
- Heslop-Harrison J. 1979. An Interpretation of the Hydrodynamics of Pollen. *American Journal of Botany* **66**:737-743.
- Hidalgo A, Brandolini A. 2014. Nutritional properties of einkorn wheat (*Triticum monococcum* L.). *Journal of the Science of food and Agriculture* **94**:601.
- Hillman GC, Davies MS. 1990. Measured domestication rates in wild wheats and barley under primitive cultivation. *Journal of World Prehistory* **4**:157.
- History Editors. 2018. Neolithic revolution. A&E Television Networks. Available from <https://www.history.com/topics/pre-history/neolithic-revolution> (accessed November 2019).
- Hospital F. 2009. Challenges for effective marker-assisted selection in plants. *Genetica* **136**:303.
- Hucl P. 1996. Out-crossing Rates for Ten Canadian Spring Wheat Cultivars. *Canadian Journal of Plant Science* **76**:423-427.
- Hurkman WJ, Vensel WH, Tanaka CK, Whitehand L, Altenbach SB. 2009. Effect of high temperature on albumin and globulin accumulation in the endosperm proteome of the developing wheat grain. *Journal of Cereal Science* **49**:12.
- Chao S, Dubcovsky J, Dvořák J, Luo MC, Baenziger SP, Matnyazov R, Clark DR, Talbert LE, Anderson JA, Dreisigacker S, Glover K, Chen J, Campbell K, Bruckner PL, Rudd JC, Haley SD, Carver BF, Perry S, Sorrells ME, Akhunov ED. 2010 Population- and genome-specific patterns of linkage disequilibrium and SNP variation in spring and winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genomics* **11**:727.
- Charmet G. 2011. Wheat domestication: lessons for the future. *C R Biol* **334**:212.
- Chinoy J. 1961. The physiology of drought resistance in wheat II. Evaluation of drought resistance in eight varieties of wheat on the basis of growth analysis. *Phyton* **16**:131.
- Jain SK. 1975. Population structure and the effects of breeding system. Cambridge University Press. Cambridge.

- Jiang D, Yue H, Wollenweber B, Tan W, Mu H, Bo Y. 2009. Effects of Post-Anthesis drought and waterlogging on accumulation of high-molecular-weight glutenin subunits and glutenin macropolymers content in wheat grain. *Journal of Agronomy and Crop Science* **195**:89.
- Johnson VA, Briggles LW, Axtel, JD, Bauman LF, Leng ER, Johnston TH. 1978. *Grain crops*. AVI Publishing. Westport, USA.
- Kihara H. 1944. Discovery of the DD-analyser, one of the ancestors of *Triticum vulgare* (abstr) (in Japanese). *Agric. Hortic* **19**:889
- Kihara H. 1966. Factors affecting the evolution of common wheat. *Indian J. Genet.* **26**:14.
- Kilian B, Özkan H, Deusch O, Effgen S, Brandolini A, Kohl J. 2007. Independent wheat B and G genome origins in outcrossing *Aegilops* progenitor haplotype. *Mol. Biol. Evol.* **2**:217
- Kilian B, Özkan H, Pozzi C, Salamini F. 2009. Domestication of the Triticeae in the Fertile Crescent. *Molecular Biology and Evolution* **24**:2657–2668.
- Kimber G, Sears ER. 1987. *Evolution in the Genus Triticum and the Origin of Cultivated Wheat*. American Society of Agronomy. Madison.
- Kohajdová Z, Karovicová J. 2008. Nutritional value and baking applications of spelt wheat. *Acta Sci. Pol. Technol. Aliment* **7**:5.
- Konishi S, Izawa T, Lin SY, Ebana K, Fukuta Y, Sasaki T, Yano M. 2006. An SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* **312**:1392–1396.
- Körber-Grohne K. 1988. *Nutzpflanzen in Deutschland - Kulturgeschichte und Biologie*. Theiss Verlag. Stuttgart, Germany.
- Körber-Grohne U. 1995. *Nutzpflanzen in Deutschland von der Vorgeschichte bis heute*. Nikol. Hamburg.
- Koutroubas SD, Fotiadis S, Damalas CA. 2012. Biomass and nitrogen accumulation and translocation in spelt (*Triticum spelta*) grown in Mediterranean area. *Field Crop Res* **127**:1.
- Krahl M, Hagel C, Zarnkow M, Back W, Kreis S. 2008. Changes of the content of water-soluble bioactive compounds during the malting process of spelt wheat (*Triticum aestivum* var. *spelta*). *Brew. Science* **61**:169.
- Labuschagne MT, Elago O, Koen E. 2009. Influence of Extreme Temperatures during Grain Filling on Protein Fractions, and Its Relationship to Some Quality Characteristics in Bread, Biscuit, and Durum Wheat. *Cereal Chemistry Journal* **86**:61-66.
- Larsson H, Eliasson AC. 1997. Influence of the starch granule surface on the rheological behaviour of wheat flour dough. *Journal of Texture Studies* **18**:487.
- Leonard WH, Martin JH. 1963. *Cereal crops*. MacMillan Publishing. New York.
- Lersten, NR. 1987. Morphology and Anatomy of the Wheat Plant. In: Heyne, E.G. (ed). *Wheat and Wheat Improvement*. American Society of Agronomy, Madison.
- Linnaeus C. 1797. *Species plantarum: Exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Impensis G. C. Nauk. Berlin.
- Lobiz R. 2018. Urgetreide—Mehr Schein als Sein. *Ernährung Fokus* **3**:114.
- Longin CFH, Würschum T. 2014. Genetic variability, heritability and correlation among agronomic and disease resistance traits in a diversity panel and elite breeding material of spelt wheat. *Plant Breed* **133**:459.

- Lukaszewski AJ, Gustafson JP. 1987. Cytogenetics of Triticale. *Plant Breeding Reviews* **5**:41-94.
- Luo MC, Yang ZL, You FM, Kawahara T, Waines JG, Dvořák J. 2007. The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication. *Theoretical and Applied Genetics* **114**:947–959.
- Marino S, Tognetti R, Alvino A. 2009. Crop yield and grain quality of emmer populations grown in central Italy, as affected by nitrogen fertilization *Eur J Agron* **31**:233.
- Marinova E. 2006. Archaeobotanical studies of the Bulgarian Neolithic. The current state of research and perspectives for future studies. In: Gatsov I, Schwarzberg H (eds) *Aegean-Marmara-Black Sea: the present state of research on the early Neolithic*. Beier and Beran. Langenweissbach.
- Masarykova Univerzita. 2015. Původ kulturních rostlin. Masarykova Univerzita, Brno. Available from https://is.muni.cz/el/1431/jaro2015/Bi7240/um/Puvod_kulturnich_rostlin_text_IS_2015.pdf?lang=cs (accessed March 2015).
- Meyer RS, Purugganan MD. 2013. Evolution of crop species: genetics of domestication and diversification. *Nature Reviews Genetics* **12**:52
- Meyer KD, Saletore Y, Zumbo P, Elemento O, Mason CE, Jaffrey SR. 2012. Comprehensive analysis of mRNA methylation reveals enrichment in 3' UTRs and near stop codons. *Cell Press* **7**:46.
- Milisauskas S. 2002. *Early Neolithic the First Farmers in Europe, 7000-5500/5000 BC*. Interdisciplinary Contributions to Archeology. Boston.
- Miller DD, Welch RM. 2013. Food system strategies for preventing micronutrient malnutrition. *ESA Working Paper* **13**:1–34.
- Miller NF. 1991. The origins of plant cultivation in the Near East. In: Cowan CW, Watson PJ, Benco NL (eds) *The origins of agriculture: an international perspective*. University of Alabama Press, Tuscaloosa
- Mithal SK, Koppar MN. 1990. Evaluation and conservation of wheat genetic resources in India. In: JP Srivastava, AB Damania, editors. *Wheat genetic resources: meeting diverse needs*. John Wiley. Chichester.
- Motzo R, Fois S, Giunta F. 2007. Protein content and gluten quality of durum wheat (*Triticum turgidum* subsp. durum) as affected by sowing date. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **87**:1480.
- Nesbitt M. 1995. Plants and people in ancient Anatolia. *Biblical Archaeol* **58**:68.
- Nevo E, Beiles A. 1989. Genetic diversity of wild emmer wheat in Israel and Turkey. *Theoretical and Applied Genetics* **77**:421-455.
- Nesbitt M, Samuel D. 1995. From staple crop to extinction? The archaeology and history of the hulled wheats. In *Hulled wheat*. IPGRI. Roma.
- Nuttonson MY. 1955. Wheat-climatic relationships and the use of phenology in ascertaining the thermal and photothermal requirements of wheat. *American Institute of Crop Ecology*. Washington, DC.
- Olsen KM, Wendel JF. 2013. A bountiful harvest: genomic insights into crop domestication

- phenotypes. *Annual Review of Plant Biology* **64**:47-70.
- Oppenheimer HR. 1963. Ecological relationship of wild emmer in Israel and A. Aaronsohn's contribution to the theory of the origin of cultivated wheat. *Genetica Agraria* **17**:249.
- Orth RA, Shellenberger JA. 1988. Origin, production, and utilisation of wheat. American Association of Cereal Chemists. St Paul, USA.
- Parry MAJ, Madgwick PJ, Bayon C. 2009. Mutation discovery for crop improvement. *J Exp Bot* **60**:2817.
- Pavic'evic' L. 1975. Tetraploid and diploid wheat in Montenegro and neighboring areas. *Acta Biol* **7**:217.
- Peng JH, Ronin Y, Fahima T, Röder MS, Li YC, Nevo E, Korol A. 2003. Domestication quantitative trait loci in *Triticum dicoccoides*, the progenitor of wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**:2489–2494.
- Percival J. 1921. *The wheat plant A monograph*. Dutton & Company. New York.
- Peña-Chocarro L, Zapata L, Gonza'lez Urquijo JE, Iba'ez JJ. 2009. Einkorn (*Triticum monococcum* L.) cultivation in mountain communities of the western Rif (Morocco): an ethnoarchaeological project. In: Fairbairn AS, Weiss E (eds) *From foragers to farmers*. Oxbow. Oxford.
- Perrino P, Laghetti G, D'Antuono LF, Al Ajlouni M, Kanbertay M, Szabo' AT, Hammer. 1996. Ecogeographical distribution of hulled wheat species. In: Padulosi S, Hammer K, Heller J (eds) *Hulled wheats, promoting the conservation and used of underutilized and neglected crops*. IPGRI. Rome.
- Piergiovanni AR, Rizzi R, Pannacciulli E. 1997. C. Mineral composition in hulled wheat grains: A comparison between emmer (*Triticum dicoccon* Schrank) and spelt (*T. spelta* L.) accessions. *Int. J. Food Sci. Nutr* **4**:381–386.
- Pringle H. 1998. Science. American association for the Advancement of Science. Washington.
- Quarrie SA, Steed A, Calestani C, Semikhodskii A, Lebreton C, Chinoy C, Steele N, Pljevljakusic D, Waterman E, Weyen J, Schondelmaier J, Habash DZ, Farmer P, Saker L, Clarkson DT, Abugalieva A, Yessimbekova M, Turuspekov Y, Abugalieva S, Tuberosa R, Sanguineti MC, Hollington PA, Aragues R, Royo A, Dodig D. (2005). A high-density genetic map of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) from the cross Chinese Spring × SQ1 and its use to compare QTLs for grain yield across a range of environments. *Theoretical and Applied Genetics* **110**:865–880.
- Quintaes KD, Barberá R, Cilla A. 2017. Iron bioavailability in iron-fortified cereal foods: The contribution of in vitro studies. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr* **57**:2028.
- Rawat N, Sehgal SK, Joshi A, Rothe N, Wilson DL, McGraw N, 2012. A diploid wheat TILLING resource for wheat functional genomics. *BMC Plant Biol* **12**:205.

- Ray DK, Mueller ND, West PC. 2013. Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLoS One* **8**:66.
- Reif JC, Zhang P, Dreisigacker S, et al. 2005. Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding. *Theor Appl Genet* **110**:859.
- Ruibal-Mendieta NL, Delacroix DL, Mignolet JMP, Marques C, Rozenberg R, Petitjean G, Habib-Jiwan JL, Meurens M, Qeentin-Leclerc J, Delzenne NM. Spelt (*Triticum aestivum* ssp. *spelta*) as a source of bread making flours and bran naturally enriched in oleic acid and minerals but not phytic acid. *J. Agric. Food Chem.* **53**:2751–2759.
- Saintenac C, Jiang D, Wang S, Akhunov E. 2013. Sequence-based mapping of the Polyploid Wheat genome. *G3: Genes Genomes Genetics* **3**:1105.
- Sakamoto S, Kobayashi H. 1982. Variation and geographical distribution of cultivated plants, their wild relatives and weeds native to Turkey, Greece and Romania. In: Tani Z (ed) Preliminary report of comparative studies on the agrico-pastoral peoples in Southwestern Eurasia. Kyoto University. Kyoto.
- Saunders DA, Hettel GP. 1994. *Wheat in heatstressed environments: irrigated, dry areas and rice-wheat farming systems*. CIMMYT.Mexico.
- Serpen A, Gökmen V, Karagöz A, Köksel H. 2008. Phytochemical quantification and total antioxidant capacities of emmer (*Triticum dicoccon* Schrank) and einkorn (*Triticum monococcum* L.) wheat landraces. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* **56**:7285.
- Sherma HC, Waines JG, Foster W. 1981. Variability in primitive and wild wheats for useful genetic characters. *Crop Sci* **21**:555.
- Shewry P. 2009. Wheat. *J Exp Bot* **60**:1537–39.
- Shewry PR. 2009. The HEALTHGRAIN programme opens new opportunities for improving wheat for nutrition and health. *Nutrition Bulletin* **34**:225.
- Schiemann E. 1951. Emmer in Troja. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **64**:155.
- Slade AJ, Fuerstenberg SI, Loeffler D. 2005. A reverse genetic, nontransgenic approach to wheat crop improvement by TILLING. *Nat Biotechnol* **23**:75.
- Slade AJ, McGuire C, Loeffler D. 2012. Development of high amylose wheat through TILLING. *BMC Plant Biol.* **12**:69.
- Smith BD. 1998. *The emergence of agriculture*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Sood S, Kuraparthi V, Bai G, Gill BS. 2009. The major threshability genes soft glume (*sog*) and tenacious glume (*Tg*), of diploid and polyploid wheat, trace their origin to independent mutations at non-orthologous loci. *Theoretical and Applied Genetics* **119**:341–351.
- Spielmeyer W, Richards RA (2004) Comparative mapping of wheat chromosome 1AS which contains the tiller inhibition gene (*tin*) with rice chromosome 5S. *Theor Appl Genet* **109**:1303–1310.

- Suchowilska E, Wiwart M, Boresjszo Z, Packa D, Kandler W, Krska R. 2009. Discriminant analysis of selected yield components and fatty acid composition of chosen *Triticum monococcum*, *Triticum dicoccum* and *Triticum spelta* accessions. *J Cereal Sci* **49**:310.
- Supekar DT, Patil SR, Munjal SV. 2005. Comparative study of some important aestivum, durum and dicoccum wheat cultivars for grain, flour quality and suitability for chapatti making characteristics. *J Food Sci Technol* **42**:488.
- Szabo' TA. 1981. Problems of genetic erosion in Transylvania. *Kulturpflanze* **29**:47.
- Šramková Z, Gregová E, Šturdík E. 2009. Chemical composition and nutritional quality of wheat grain. *Acta chimica Slovenica*. Slovenia.
- Talbert LE, NK Blake, EW Storlie, M Lavin. 1995. Variability in wheat based on low-copy DNA sequence comparisons. *Genome* **38**:951.
- The Editors of Encyclopaedia Britannica. 2018. Domestikace. Encyclopaedia Britannica. Available from <https://www.britannica.com/science/domestication#accordion-article-history> (accessed December 2018).
- Thuillet AC, Bataillon T, Poirier S, Santoni S, David JL. 2005. Estimation of long-term effective population sizes through the history of Durum wheat using microsatellite data. *Genetics* **169**:1589–1599.
- Tolonen M. 1990. Vitamins and Minerals in Health and Nutrition. Woodhead Publishing Limited. Cambridge.
- Tsunewaki K. 2009. Plasmon analysis in the *Triticum Aegopolis* complex. *Breed. Sci* **59**:455-470.
- van Slageren MW. 1994. Wild wheats: a monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (Poaceae). Wageningen Agriculture University Papers. Wageningen.
- van Zeist W, de Roller GJ. 1991. The plant husbandry of aceramic Cayonii, SE Turkey. *Palaeohistoria* **34**:65.
- Villareal R, Mujeeb-Kazi A, Rajaram S. 1996. Inheritance of threshability in synthetic hexaploid by *T. aestivum* crosses. *Plant Breed* **115**:407–409.
- Wang M, Wang S, Xia G. 2015. From genome to gene: a new epoch for wheat research *Trends Plant Sci* **20**:380.
- Wardlaw I, Moncur L. 1995. The Response of wheat to high temperature following anthesis. I. The rate and duration of kernel filling. *Functional Plant Biology*. **22**:391.
- Wang GZ, NT Miyashita, K Tsunewaki. 1997. Plasmon analyses of *Triticum* (wheat) and *Aegilops*: PCR-single-strand conformational polymorphism (PCR-SSCP) analyses of organellar DNA. *PNAS* **94**:14570.
- Watanabe N, Sogiyama K, Yamagashi Y, Skata Y. 2002. Comparative telosomic mapping of

- homoeologous genes for brittle rachis in tetraploid and hexaploid wheats. *Hereditas* **137**:180-185.
- Wehner GG, Balko CC, Enders MM, Humbeck KK, Ordon FF. 2015. Identification of genomic regions involved in tolerance to drought stress and drought stress induced leaf senescence in juvenile barley. *BMC Plant Biology* **15**:125.
- Whatham A, Bartlett H, Eperjesi F, Blumenthal C, Allen J, Suttle C, Gaskin K. 2008. Vitamin and mineral deficiencies in the developed world and their effect on the eye and vision. *Ophthalmic Physiol* **28**:12.
- WHO. 2006. Guidelines on Food Fortification with Micronutrients. World Health Organization. Geneva.
- Willcox G, Fornite S, Herveaux L. 2008. Early Holocene cultivation before domestication in Northern Syria. *Vegetation history and archaeobotany*. **17**:313–325.
- Wright SI, Bi IV, Schroeder SG, Yamasaki M, Doebley JF, McMullen MD, Gaut BD. 2005. The effects of artificial selection. *Genome Science* **308**:1310-1314.
- Yan Y, Hsam S, Yu J, Jiang Y, Ohtsuka I, Zeller F. 2003. HMW and LMW glutenin alleles among putative tetraploid and hexaploid European spelt wheat (*Triticum spelta* L.) progenitors. *Theor. Appl. Genet* **107**:1321.
- Zaharieva M. 1993. Aegilops species in Bulgaria—their ecogeography and distribution. In: Damania AB (ed) Biodiversity and wheat improvement. Wiley. Chichester.
- Zaharieva M, Monneveux P. 2014. Cultivated einkorn wheat (*Triticum monococcum* L. subsp. *monococcum*): the long life of a founder crop of agriculture. *Genet Resour Crop Ev.* **61**:677.
- Zapata L, Pena-Chocarro L, Perez-Jorda G, Stika HS. 2014. Early Neolithic Agriculture in the Iberian Peninsula. *Journal of World Prehistory* **18**:4.
- Zohary D. 1969. The progenitors of wheat and barley in relation to domestication and agricultural dispersal in the Old World. In: Ucko, P. J. & Dimbleby, G. W. (eds.), *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals*. Duckworth. London.
- Zohary D, Hopf M. 1993. *Domestication of Plants in the Old World. The Origin and Spread of Cultivated Plants in West Asia, Europe, and the Nile Valley* (2nd edn). Clarendon Press. Oxford.
- Zohary D, Hopf M. 2000. *Domestication of plants in the old world*. Oxford University Press. Oxford.
- Zohary D, Hopf M, Weiss E. 2012. *Domestication of plants in the Old World*, 4th edn. Oxford University Press. Oxford.

5.1 Obrázky

Obrázek č.1 – Pšenice setá. 2019. SouffletAgro available from <http://www.soufflet-agro.cz/>

cs/osiva/psenice (accessed January 2020).

Obrázek č.2 – Pšenice tvrdá. 2001. Tasaco. Available from <https://www.tasaco.com/Seed.aspx?cesit=44> (accessed March 2020).

Obrázek č.3 – Pšennice špalda. 2019. Kateřina Lulková. Available from <https://www.aadravi.cz/spalda-jaky-vliv-ma-tento-prastary-druh-psenice-zdravi/> (accessed March 2020).

Obrázek č.4 – Pšenice jednozrnka. 2007. Pavol Eliáš. Available from <https://botany.cz/cs/triticum-monococcum/> (accessed January 2020).

Obrázek č.5 – Pšenice dvouzrnka. 2016. Cruydhoeck. Available from <https://www.cruydhoeck.nl/winkel/oude-granen/triticum-dicoccum-witte-emmer/p4548> (accessed March 2020).