

Mendelova univerzita v Brně
Agronomická fakulta
Ústav pěstování, šlechtění rostlin a rostlinolékařství



**Osmotické přizpůsobení rekombinantních linií ječmene jarního s vyšší
tolerancí k suchu a jeho hodnocení v polních podmínkách**
Diplomová práce

Vedoucí práce:
Dr. Ing. Pavlína Smutná

Vypracoval:
Bc. Baláž David

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem práci: Osmotické přizpůsobení rekombinantních linií ječmene jarního s vyšší tolerancí k suchu a jeho hodnocení v polních podmínkách vypracoval samostatně a veškeré použité prameny a informace uvádím v seznamu použité literatury. Souhlasím, aby moje práce byla zveřejněna v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách ve znění pozdějších předpisů a v souladu s platnou *Směrnici o zveřejňování vysokoškolských závěrečných prací*.

Jsem si vědom/a, že se na moji práci vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., autorský zákon, a že Mendelova univerzita v Brně má právo na uzavření licenční smlouvy a užití této práce jako školního díla podle § 60 odst. 1 autorského zákona.

Dále se zavazuji, že před sepsáním licenční smlouvy o využití díla jinou osobou (subjektem) si vyžádám písemné stanovisko univerzity, že předmětná licenční smlouva není v rozporu s oprávněnými zájmy univerzity, a zavazuji se uhradit případný příspěvek na úhradu nákladů spojených se vznikem díla, a to až do jejich skutečné výše.

V Brně dne:.....

.....
podpis

PODĚKOVÁNÍ

Tímto si dovoluji poděkovat vedoucímu mé diplomové práce Dr. Ing. Pavlíně Smutné za pomoc při výběru a řešení tématu. Dále děkuji RNDr. Ludmile Holkové, Ph.D. za poskytnutí potřebných materiálů a cenných rad a Ing. Janu Brotanovi za poskytnutá data o počasí. Práce byla vypracována za podpory projektu NAZV QJ1310055.

ABSTRAKT

Práce se zabývá působením sucha a jeho vlivy na růst, morfologii a výnos ječmene. Dále se zabývá hodnocením fyziologických mechanismů na úrovni osmotického přizpůsobení rostlin pěstovaných na dvou vláhově odlišných lokalitách. Hodnocení těchto mechanismů bylo provedeno v souboru 20 RIL linií odvozené z křížení jarního ječmene sladovnické odrůdy Jersey se syrskou krajovou odrůdou Tadmor, která byla použita jako donor zvýšené odolnosti k suchu. Potomstvo reciprokého křížení bylo porovnáváno z hlediska výnosových (hmotnosti tisíce semen, výnos na rostlinu a podíl zrna nad 2 mm) a kvalitativních parametrů (obsahu škrobu a dusíkatých látek v zrně). Fyziologický stav rostlin byl vyhodnocen pomocí parametrů RWC, osmotického potenciálu a obsahu prolinu jako osmoticky aktivní látky. U rodičovských odrůd i jednotlivých linií byly vyhodnoceny rozdíly ve sledovaných parametrech v závislosti na lokalitě. V rámci testovaného souboru byly vybrány linie, které vykazovaly relativně vysokou stabilitu výnosových i kvalitativních parametrů na obou lokalitách. Nebyla však prokázána korelace mezi těmito parametry a hodnotami souvisejícími s mechanismem osmotického přizpůsobení (RWC, OP obsah prolinu). Snížení OP a zvýšení obsahu prolinu u rostlin pěstovaných na sušší lokalitě Žabčice většinou odpovídalo zvýšené úrovni vadnutí, uplatňoval se tedy pasivní mechanismus zvyšující OP rostlin, který nepřispívá k vyšší odolnosti k suchu.

Klíčová slova: ječmen, abiotické stresory, kompatibilní soluty, prolin, osmotický potenciál, sucho.

ABSTRACT

The thesis deals with the role of drought and the effects on growth, morphology and yield of barley. The evaluation of the physiological mechanisms at the level of the osmotic adjustment of plants was done at two locations differing in the soil water regime. These mechanisms were studied on a group of 20 recombinant inbred lines (RIL) derived from crosses between spring barley Jersey (spring malting cultivar) and Syrian landrace Tadmor, which was used as a donor of drought tolerance. The progeny derived from reciprocal crosses were evaluated for yield parameters (thousand grain weight, grain yield per plant, the proportion of grains over 2 mm) and qualitative parameters (starch content and nitrogen content). The physiological status of the plants was evaluated using relative water content, osmotic potential (OP) and proline content as an osmotically active substance. The effect of location on all above mentioned parameters was estimated on parental varieties as well as on RIL lines. According to the results several lines were selected which exhibit relatively high stability of yield and qualitative parameters at both locations. The relationship between the yield parameters and values associated with the mechanism of osmotic adjustment (RWC, OP and proline content) was not clearly demonstrated. Decrease of OP and increase of proline content in plants cultivated under dry conditions at location Žabčice mostly corresponded to increased level of plant wilting, therefore it is possible that only passive mechanism for OP was involved. This mechanism did not affect the drought tolerance.

Keywords: barley, abiotic stresses, compatible solutes, proline, osmotic potential, drought.

OBSAH:

| | |
|--|-----------|
| 1 ÚVOD..... | 7 |
| 2 LITERÁRNÍ PŘEHLED | 8 |
| 2.1 JEČMEN | 8 |
| 2.2 PROSTŘEDÍ A PRŮBĚH POČASÍ..... | 8 |
| 2.3 ABIOTICKÝ STRES | 9 |
| 2.4 SUCHO | 11 |
| 2.5 ŠLECHTĚNÍ..... | 14 |
| 2.6 VODNÍ POTENCIÁL $\Psi\Omega$ | 17 |
| 2.7 KOMPATIBILNÍ SOLUTY (OSMOPROTEKTANTY)..... | 21 |
| 3 CÍL PRÁCE..... | 26 |
| 4 MATERIÁL A METODY..... | 27 |
| 4.1 RODIČOVSKÝ MATERIÁL | 27 |
| 4.2 ZALOŽENÍ POKUSU | 28 |
| 4.3 STATISTICKÉ VYHODNOCENÍ DAT..... | 30 |
| 4.4 PRŮBĚH POČASÍ NA LOKALITÁCH | 31 |
| 5 VÝSLEDKY A DISKUSE..... | 33 |
| 5.1 VÝNOSOVÉ A KVALITATIVNÍ PARAMETRY ZRNA | 33 |
| 5.2 FYZIOLOGICKÉ PARAMETRY OSMOTICKÉHO PŘIZPŮSOBENÍ..... | 39 |
| 6 ZÁVĚR | 46 |
| 7 ZDROJE | 48 |
| 8.1 SEZNAM OBRÁZKŮ..... | 65 |
| 8.2 SEZNAM TABULEK..... | 66 |
| 8.3 SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK..... | 66 |

1 ÚVOD

Přibližně 1/3 světové obhospodařované půdy je postižena redukcí výnosu kvůli opakujícímu se suchu nebo jeho mimořádným epizodám (Chaves a Oliveira, 2004). Ječmen patří mezi nejrozšířenější kultivované plodiny. V nepříznivých okrajových oblastech bez možnosti závlahy patří mezi nejběžnější plodinu, především díky jeho velice dobré adaptaci k abiotickým stresům (Baum et al., 2007). Zároveň je ječmen zajímavý objekt pro studium genetické podstaty adaptace vůči stresu u rozdílných genotypů. Adaptace vůči stresu je příkládána plasticitě a morfologickým rozdílům v akumulaci biomasy, růstu a počtu odnoží (Korff et al., 2009; Shakhathreh et al., 2010).

2 LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1 Ječmen

Ječmen (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*) patří mezi nejstarší a nejdůležitější plodiny světa, díky jeho dobré adaptaci k širokému spektru prostředí. V některých regionech jako je Etiopie, Peru a Tibet představuje ječmen stále hlavní složku jako zdroj obživy, nicméně největší podíl světové produkce (85 %) představuje ječmen krmný, následovaný sladovnickým ječmenem pro produkci piva a whisky (Esser et al., 2007). Po morfologické stránce je ječmen velice podobný pšenici (*Triticum aestivum* L.). V příznivých podmínkách je pšenice preferována před ječmenem jako kvalitnější zdroj lidské potravy a také díky vyššímu výnosovému potenciálu. Nicméně v oblastech s ročním úhrnem srážek pod 400 mm je upřednostňován ječmen z důvodu jeho lepší adaptace k suchým podmínkám (Cossani et al., 2007). Ječmen je přirozeně samosprašná plodina. V současnosti je většina odrůd založena na tvorbě čistých linií, ale jsou dostupné i hybridní odrůdy ječmene (Longin et al., 2012). I když je ječmen samosprašný, bylo identifikováno přes 50 recesivních lokusů spojovaných s genetickou pylovou sterilitou (Bewley et al., 2006). Jarní ječmen vyžaduje vegetační dobu o délce od 90 do 130 dní, ozimé formy vyžadují délku vegetační doby 180 až 250 dní (Steduto, 2012).

2.2 Prostředí a průběh počasí

Výběr plodiny je dán dvěma hlavními kritérii, délkou vegetačního cyklu a schopností odrůdy zachovat dobré hodnoty produktivity a efektivity využití zdrojů za podmínek stresu (Vastola et al., 2015). Voda představuje významnou limitující složku jak zemědělské produkce, tak přirozených ekosystémů (Procházka et al., 1998). Nedávné extrémní klimatické jevy v souvislosti s probíhající klimatickou změnou poukazují na to, že nedostatek vody nepředstavuje problém jen v suchých oblastech, ale odráží se stále více i v mírném klimatu Evropy (Ciais et al., 2005; Collins et al., 2009). Rozmanité požadavky evropského klimatu vyžadují šlechtění odrůd adaptovaných

k širokému spektru prostředí, kdy dochází ke střídání období srážek a nedostatku vody (Hatzig et al., 2014). I když mnoho studií srovnává jednotlivé klimatické proměnné, jako je nejvyšší teplota měsíce, nesleduje souhru různých fenoménů počasí během růstu. Podle posledních studií průběh klimatu ovlivňuje výnos polních plodin v České republice nejzávažněji od dubna do června (Hlavinka et al., 2009). Různorodost klimatických regionů v České republice a jejich charakteristické sumy srážek a teplot dávají výnosový předpoklad, který je značně ovlivněn suchem (Rožnovský et al., 2014). Vyšší teploty v květnu a červnu mají sklon negativně ovlivnit kvetení a zkrátit fotosyntetickou periodu. Urychluje se vývoj rostlin, zvyšuje se stres ze sucha a rychlost respirace (Porter a Gawith, 1999; Semenov a Shewry, 2011). V nejsušších oblastech jsou preferovány druhy, které tolerují vodní stres. Patří sem především ječmen, oves a žito, které jsou tolerantnější než pšenice jarní a tvrdá (Vastola et al., 2015). Sucho představuje hlavní abiotický faktor omezující výnos plodin (Araus et al., 2002). Aby bylo možné se vyhnout snížení zemědělské produktivity v období nedostatku vody, šlechtění k suchu tolerantních odrůd by mělo být prvořadé (Hatzig et al., 2014).

2.3 Abiotický stres

Abiotické stresory silně ovlivňují růst a vývoj rostlin. Je odhadováno, že se podílí na více než 50% ztrát výnosů plodin. Zároveň aktivují geny zodpovědné za změnu ve složení proteinů a akumulaci primárních a sekundárních metabolitů (Rodziewicz et al., 2014). Selektce na rostliny tolerantní k abiotickému stresu v polních podmínkách je velice obtížná kvůli variabilitě v poškození, načasování a délce trvání stresoru. Na poli plodiny zpravidla ovlivňuje několik stresorů najednou (nedostatek živin, napadení patogeny), což vyúsťuje v selekci na kumulativní účinky těchto stresových faktorů a jejich interakce s odpovědí rostliny (Fleury et al., 2010).

Přehled abiotických stresů (podle Cramer et al., 2011)

Světlo:

- nízká intenzita,
- vysoká intenzita.

Teplotní:

- ochlazení,
- chlad,
- mráz,
- vysoké teploty nebo vedra.

Vodní:

- deficit nebo sucho,
- záplavy nebo anoxie.

Chemické/půdní:

- zasolení,
- minerální deficiencie nebo nízká úrodnost půdy,
- minerální toxicita,
- kyselé půdy,
- vzdušné znečištění.

Atmosférické znečištění:

- ozón, oxid siřičitý, oxidy dusíku, zvýšená koncentrace CO₂ a další.

2.4 Sucho

V mnoha regiónech sveta je sucho hlavný faktor limitujúci výnos zrnin. Sucho snižuje bilanciu CO₂ v rastlině, prostredníctvom omezení zachycování světla a tím dochází ke snížení potenciálu fotosynteticky aktivní radiace (Blum, 1996). Podľa (Earl a Davis, 2003) sucho redukuje výnos zrnin třemi hlavními mechanismy, snížením absorpční plochy pro fotosynteticky aktivní radiaci, kvůli limitované expanzi listů, rolování listů a jejich předčasné senescenci. Sucho snižuje potenciál fotosyntézy a redukuje sklizňový index, především sušinu zrna. U obilnin trpících stresem z nedostatku vláhy dochází k redukcii výnosu a znehodnocení zrna. Závažnost poškození se odvíjí od konkrétní fáze vývoje rostliny, která je zasažena suchem (Dolferus et al., 2011). Suzuki et al. (2014) definuje poškození suchem a vliv vysokých teplot na růst a vývoj obilnin. Typickým příznakem suchem zasažených rostlin je snížená výška porostu, pokles v počtu klasů a snížená hmotnost semen. Vysoká teplota ovlivňuje tvorbu pylu, dochází ke zhoršení opylení a vytváří se nižší počet semen. Dále pak nedostatek vody snižuje příjem živin rostlinami (Baligar et al., 2001).

Tabulka 1: Tabulka hlavních fází BBCH [*Hordeum vulgare*] (Lancashire et al., 1991).

| Růstová fáze | BBCH | Růstová fáze | BBCH | Růstová fáze | BBCH |
|---------------------------|----------------------|---------------------------|-----------------------|---------------------------|-----------------------|
| <i>Vegetativní</i> | <i>0 - 29</i> | <i>Reprodukční</i> | <i>30 - 69</i> | <i>Plnění zrna</i> | <i>71 - 99</i> |
| Klíčení | 0 | Sloupkování | 30 | Zrání | 71 |
| Vzcházení | 10 | Naduřování listové pochvy | 41 | Vosková zralost | 83 |
| První listy | 11 | Metání | 51 | Plná zralost | 89 |
| Odnožování | 20 | Kvetení | 61 | Sklizeň, produkt | 99 |

Zrno

Zrno ječmene je složeno ze tří částí, obalových vrstev, endospermu a klíčku. Zbarvení obilky je různé od světle žluté až po fialové, hnědé až modročerné. Plně vyzrálá obilka obsahuje 12 – 14 % vody. Hlavní složku zrna představuje endosperm. Endosperm obklopuje aleuronová vrstva obsahující zásobní bílkoviny, tuk a menší počet škrobových zrn pro aktivitu enzymů (Zimolka et al., 2006). U mladých klíčnicích rostlin je vlivem abiotických stresů nejvíce ovlivněn kořenový systém. Dobře vyvinuté kořeny představují základní aspekt tvorby kvalitního osiva většiny zemědělských plodin. Horší kvalita osiva může zpomalit růst díky menšímu kořenovému systému, kvalitu ale i zdravotní stav porostu (Bláha a Hnilička, 2006).

Vegetativní fáze

Klíčovým prvkem pro maximalizaci výnosového potenciálu jarního ječmene je optimální počet plodných stébel na plochu a vysoká produktivita klasu (Klem, 2008). Tvorba odnoží ječmene v polních podmínkách probíhá v charakteristické struktuře. V průběhu prvních týdnů od vyklíčení dochází k nárůstu počtu odnoží. Maximální počet odnoží je dosažen brzy na začátku přechodu rostliny do generativní fáze. Poté tvorba odnoží zpravidla ustává a počet odnoží se stabilizuje až do sklizně (García del Moral et al., 1984). Zpomalení vývoje rostliny po vzejití způsobuje prodloužení doby odnožování, čímž dochází k větší tvorbě odnoží i kořenů. Počet odnoží totiž ovlivňuje tvorbu adventivních kořenů (Petr et al., 1980). Pěstitel by neměl usilovat o nejvyšší počet odnoží, protože zhoršují kvalitativní parametry zrna. Odnože vyšších řádů zvyšují nerovnoměrnost dozrávání zrna a jeho zasychání. To se poté projevuje v množství předního zrna a navýšení obsahu dusíkatých látek v zru (Klem, 2008). Schopnost odnožování umožňuje ječmeni využít prostředí pro maximalizaci výnosu generativních orgánů. Představuje tedy hlavní prvek autoregulace porostu. A zároveň dokáže eliminovat nepříznivé vlivy napadení patogeny, počasí, ale i agrotechnické nedostatky (Petr et al., 1980).

Reprodukční fáze

Pokud nastane sucho při kvetení, snižuje se plodnost kvítků, tím pádem i množství zrna, a dochází k celkovému snížení výnosu. Sucho působící během vývoje semen redukuje výnos zrna hlavně snížením hmotnosti obilky (HTS) (Jamieson et al., 1995; Barnabás et al., 2008). Kvetení představuje jednu z nejdůležitějších etap rostlinného vývoje. Výskyt vodního deficitu v průběhu kvetení vážně ovlivňuje konečný výnos plodiny (Dolferus et al., 2011). Pěstování ječmene v suchých oblastech s vodou dostupnou pouze ze srážek jej obvykle vystavuje nedostatku vláhy v průběhu plnění zrna (Blum, 2009).

Dopad sucha na rostliny

Funkce stomat

Uzavírání průduchů je indikátorem rostlinné odpovědi ke stresu. Bez ochlazování transpirací dochází k zvýšení teploty listů na teplotu okolního vzduchu (Morison et al., 2008; Munns et al., 2010; Berger et al., 2010). Pokud jsou svěrací buňky vystaveny silnému suchu, obtížně si udrží svou funkci po obnovení turgoru, protože vadnutí po určité hranici denaturuje škrob ve svěracích buňkách a také v mesofilu buněk (Padley a Sinha, 2006). Při nedostatku vody se ABA dokáže navázat na vnější povrch plazmalemy svěracích buněk průduchů a prostřednictvím změny toku iontů z membrán dokáže změnit turgor svěracích buňek, které nasávají vodu a dochází k jejich uzavírání (Procházka et al., 1998).

Metabolismus sacharidů v listech

Prvním efektem sucha na metabolismus sacharidů v listech je odbourání škrobu ze zvadlých listů a současné akumulaci sacharidů v souvislosti s poklesem půdní vlhkosti. Mírný projev sucha stimuluje aktivitu amylázy a glykogenfosforylázy. Pokud je poškození suchem mírné, dochází k obnově škrobu. Pokud je poškození vyšší, zvyšuje se rozklad polysacharidů (Padley a Sinha, 2006).

Fotosyntetická aktivita

Nedostatek vody ovlivňuje difúzi CO₂ sevřením průduchů a tím redukuje fotosyntetickou aktivitu chloroplastů (Padley a Sinha, 2006). Podle Ali et al., (2007) exogenní aplikace prolinu zvyšuje v rostlině intenzitu výměny plynů, rychlost asimilace, transpirace a stomatální vodivosti. Nicméně vliv prolinu se odvíjí od jeho koncentrace (Ashraf a Foolad, 2007).

Biochemie

Stres ze sucha ovlivňuje řadu metabolických procesů a aktivitu různých enzymů, které mají značný dopad na růst a výnos plodin (Allen et al., 1998). Nedostatek vody hluboce pozměňuje chemické složení rostliny. Škrob je štěpen na sacharidy, zvyšuje se obsah nitrátového dusíku a nerozpustného organického dusíku. Dále je ovlivněna syntéza proteinů. Dalším ukazatelem je hladina ABA, která se zvyšuje u rostlin vystavených stresu. Dále se zvyšuje produkce ethylenu (Padley a Sinha, 2006).

2.5 Šlechtění

Většinu šlechtitelských metod využívaných u samosprašných rostlin lze využít k tvorbě nových odrůd ječmene a při optimálních podmínkách je možné vytvořit až 5 generací za rok (Bewley et al., 2006). Analýzou fyziologických příčin a vztahu výnosu k dostupnosti vody v rostlině je možné ve šlechtění zajistit vyšší výnosový potenciál a výnosovou stabilitu. Je třeba vybírat znaky zajišťující potlačení stresu, vyhnutí se nebo tolerující stres (Araus et al., 2002). Tvorba genotypů lépe tolerujících stres představuje cestu zmírňující dopad abiotických stresorů. Vzhledem k nepředvídatelnému charakteru abiotického stresoru je nejvhodnějším řešením tvorba takové tolerantní odrůdy, která zachová výnos v podmínkách stresu, ale i za optimálních hodnot prostředí (Hossain et al., 2012). Plané formy nedosahují řady agronomických vlastností současných odrůd. Přesto několik studií zjistilo, že 30 – 50 % žádaných alel

v množitelských liniích bylo získáno z původních forem (Xiao et al., 1998; Thomson et al., 2003; Pillen et al., 2003; Frary et al., 2004; Korff et al., 2006; Swamy a Sarla, 2008; Nevo a Chen, 2010). Podle studií (Ellis et al., 2000), se v současných odrůdách vyskytuje pouze 40% alel z původních forem ječmene. A proto se stalo nezbytností pro šlechtitele vyhledávat příznivé alely u primitivních předků dané plodiny a začlenit je do současných odrůd, aby se rozšířila jejich výkonnost v různě náročných prostředích (Tanksley a McCouch, 1997). Dnešní odrůdy jsou charakteristické především omezeným souborem genů následkem cílené selekce šlechtitelských programů, čímž dochází k ochuzení od žádaných genů spojených s tolerancí k suchu. Zpětné křížení kulturních ječmenů s jeho předchůdcem *Hordeum vulgare ssp. spontaneum* s požadovanými vlastnostmi představuje možnost introdukce nových k suchu tolerantních alel (Kumlehn et al., 2014). Hlavním přínosem krajových odrůd ve šlechtění jsou užitečné znaky, které mohou zajistit lepší příjem a využití živin. Jedná se o geny spojené s adaptací k vodnímu stresu, zasolení a vysokým teplotám (Newton et al., 2010). Nešlechtěné ječmeny vykazují vysokou toleranci vůči působení jak biotických tak abiotických stresů (Nevo a Chen, 2010). Introdukce genů zodpovědných za syntézu prolinu, betainu a polyolů v rostlinách napomáhá toleranci vůči abiotickému stresu (Rathinasabapathi, 2000; Chen a Murata, 2002).

Půda a kořeny

Půda představuje komplexní systém díky různorodému obsahu organické hmoty v různém stádiu rozkladu a společenstvu mikroorganismů. Tento systém zadržuje velké množství vody, která je poté dostupná rostlinám (Ness et al., 2003). Kořeny rostlin jsou v užší vazbě s prostředím než nadzemní orgány. A kořeny jsou nuceny reagovat na nedostatek vody svými morfologickými a fyziologickými charakteristikami podstatně dříve. Kořeny zároveň reagují na působení stresu tvorbou různých signálů, které předávají rychle ostatním částem rostliny, buď pomocí změny koncentrace látek v xylému nebo syntézou ABA. Nejvíce ovlivňuje kořenový systém sucho, nízké a vysoké pH, vysoká teplota, zasolení, deficiencie živin, anoxie a kombinace několika stresorů (Bláha a Hnilička, 2006). Zásoba vody pro růst a vývoj je omezena množstvím vody obsaženým v půdě v době setí a na následujícím rozložení srážek do sklizně. K hlavním ztrátám dochází přímou evaporací vody z povrchu půdy

a vertikálním odtokem vody mimo dosah kořenů. Za vedlejší ztráty lze považovat ztrátu půdy a vody vodní erozí (Batchelor et al., 2002). Příjem iontů přes membránu je zajišťován třemi mechanismy, prostou difúzí, usnadněnou difúzí a aktivním transportem. Prostá a usnadněná difúze představuje pasivní proces bez nutnosti energie z buněk. Aktivní transport vyžaduje dodání energie z ATP buňkou (Ness et al., 2003). Nejčastější reakce kořenů, které nejsou přizpůsobeny k suchu, je prodlužovací růst kořenů. Tato odpověď je typická hlavně u jednoletých rostlin. Pokud dojde k výskytu sucha během vegetace, rostlina omezuje růst postranních kořenů a prodlužuje délku hlavního kořene. Dále sucho ovlivňuje rychlost růstu, výměnu plynů, hromadění prolinu a toxických látek, koncentraci ABA, stavbu kutikuly a počet průduchů (Bláha a Hnilička, 2006). Protože má osmotické přizpůsobení kladný efekt na udržení turgoru buněk, na kterém závisí růst kořenů, zlepšuje kořenovou kapacitu pro příjem vody (Chimenti et al., 2006, Blum, 2009). Bez ohledu na způsob utilizace iontů do kořenového cytosolu je výsledkem nastolení osmotického potenciálu napříč membránou, a proto příjem iontů kořenovými buňkami vytváří nižší osmotický potenciál v cytosolu, než je v půdním roztoku, a voda putuje přes membránu do buňky (Ness et al., 2003).

Aklimatizace

Jednotlivé rostliny reagují na změny v prostředí přímým přizpůsobením svojí fyziologie nebo morfologie, aby zajistily přežití a reprodukci. Pokud se reakce individuální rostliny zlepšuje po opakovaném vystavení environmentálnímu stresoru, pak se jedná o aklimatizaci. To představuje přechodnou změnu ve fyziologických a morfologických znacích, které jsou vratné, pokud dojde ke změně environmentálních podmínek (Taiz et al., 2015).

Adaptace

Krajové odrůdy, které lépe tolerují abiotický stres, jsou nezbytné ke zlepšení potravinové a výživové jistoty. Krajové odrůdy poskytují zdroj nových genů pro zlepšení adaptace plodin k abiotickému stresu (Corral et al., 2007).

Avoidance

Vyvarování se dehydratace představuje klíčový faktor v adaptaci rostlin k suchu. Může se jednat o regulaci ve velikosti listů, rolování listů, stomatální vodivosti a osmotickém přizpůsobení (Blum, 2011; Kadioglu et al., 2012). Růstové změny spojené se stresem jsou typickým příkladem strategie stresové avoidance. Díky těmto změnám je rostlina schopná udržet homeostázi bez ohledu na stres v prostředí. Ječmen je velice rozmanitý ve fyziologických znacích, jako je relativní obsah vody a fluorescence chlorofylu za působení stresu (Oukarroum et al., 2007; Ahmed et al., 2012).

2.6 Vodní potenciál Ψ_w

Voda je nezbytnou složkou růstu rostlin a tvoří 75 až 95 % rostlinných tkání. Denně rostlinou prochází velké množství vody. Většina této vody je využita pro transpiraci. Pouze 1 až 2 g z 1000 g vody rostlina pomocí oxidu uhličitého přetváří na sacharidy a další komplexnější látky (Procházka et al., 1994). Dále představuje ideální médium pro přenos živin. Zároveň je zodpovědná za ochlazování rostlin, ale i za mechanickou funkci díky buněčnému turgoru (Ashraf a Harris 2005). Vodní potenciál představuje hnací sílu transportu vody (Procházka et al., 1998). Rostliny si vyvinuly mnoho strategií pro udržení buněčného růstu za omezené dostupnosti vody. Jednou z nich je zlepšený příjem vody. Díky akumulaci osmoticky aktivních látek a minerálních živin za nedostatku vody mohou rostliny udržet turgor a metabolickou aktivitu i příjem vody za podmínek snižujícího se vodního potenciálu (Hummel et al., 2010). Všechny ve vodě rozpustné látky snižují vodní potenciál roztoku. Malé zvýšení

koncentrace látky rozpuštěné v zředěném roztoku způsobuje logaritmickou změnu aktivity vody a tedy i vodního potenciálu (Procházka et al., 1998). Rostlinná buňka má zpravidla vodní potenciál 0 MPa nebo nižší. Záporná hodnota značí, že volná energie vody v buňce je nižší než čisté vody při pokojové teplotě, atmosferickém tlaku a stejné výšce. Jakmile dojde ke změně vodního potenciálu roztoku obklopujícího buňku, voda vstupuje nebo vystupuje z buněk pomocí osmózy (Taiz et al., 2015). Zároveň vypovídá o tom, zda rostlina trpí stresem ze sucha. Zdravé, zavlažované rostliny dosahují vodního potenciálu od -0,2 do -0,6 MPa, naopak rostliny, které jsou vystaveny působení sucha, dosahují hodnot vodního potenciálu od -2 do -5 MPa (Procházka et al., 1998).

Osmotický potenciál Ψ_s

Osmotický potenciál je měrnou jednotkou prostupnosti vody přes polopropustnou membránu, v důsledku rozdílné koncentrace roztoků. Rozpuštěné látky ve vodě snižují její osmotický potenciál, voda se vždy pohybuje z místa s nižší koncentrací látky (vyšší osmotický potenciál) do té strany membrány s vyšší koncentrací látky (nižší osmotický potenciál) (Ness et al., 2003). Osmotické přizpůsobení, jakožto proces aktivní akumulace rozpuštěných látek za podmínek sucha, může představovat složku odolnosti k suchu (Blum et al., 1988). Osmotické přizpůsobení představuje zároveň efektivní mechanismus rostliny k toleranci vůči zasolení a stresu z nízkých teplot, protože oba faktory zahrnují komponent vodního deficitu (Blum et al., 1988). Odolnost k nízkým teplotám souvisí s tvorbou osmoticky aktivních látek, především aminokyselin (prolin, hydroxyprolin, arginin, glutamin, asparagin, threonin, γ -aminomáselná kyselina), cukrů (fruktosa a sacharosa), nenasycených mastných kyselin a dalších stresových proteinů, fytohormonů, polyfenolických sloučenin (Staszková a Tábořský, 2005).

Tlakový potenciál Ψ_p

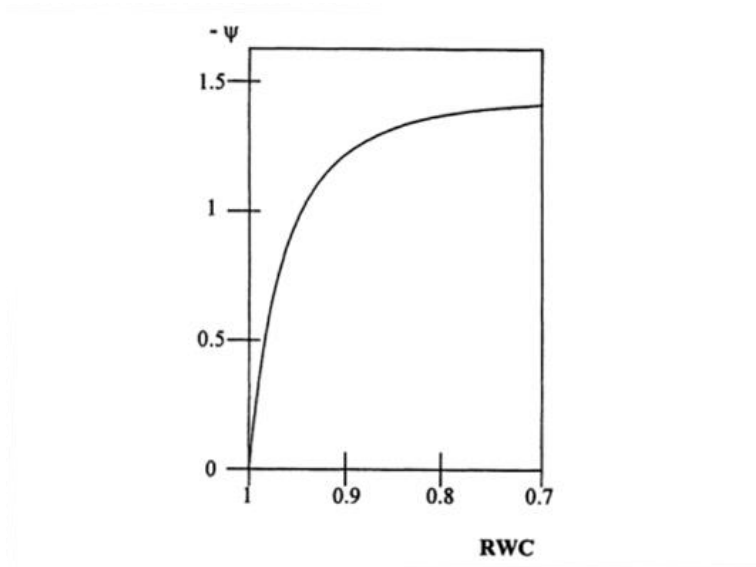
Tlakový potenciál nabývá pozitivních nebo negativních hodnot v závislosti na rozdílu od atmosférického tlaku, může tedy být pozitivní nebo negativní. Voda na povrchu půdy má vodní potenciál roven nule. Negativní tlak v xylému dosahuje hodnot 0 až v extrémních případech -8 MPa. Další důležitou složku tvoří turgorový tlak buňky, který je pozitivní a pohybuje se kolem 0,5 MPa (Procházka et al., 1998).

Gravitační potenciál Ψ_g

Gravitační potenciál je dán vzorcem $\Psi_g = h \cdot \rho \cdot g$ (výška h , tíhové zrychlení g , hustota roztoku ρ). Představuje asi 0,01 MPa na jeden metr výšky. Obvykle se zanedbává (Procházka et al., 1998).

Relativní obsah vody (RWC)

Obsah vody v buňce lze vyjádřit více způsoby. Relativní obsah vody představuje užitečný indikátor stavu vodní rovnováhy rostliny, díky tomu, že vyjadřuje absolutní hmotnost vody, kterou rostlina vyžaduje pro dosažení úplné saturace. Zároveň existuje vztah (obr.1) mezi RWC a vodním potenciálem, který je silně ovlivněn povahou a stářím rostlinného materiálu (Roger 2001).



Obrázek 1: Vztah mezi vodním potenciálem a relativním obsahem vody (Roger 2001)

Hydrostatický tlak (Turgor)

Koncentrace rostlinných metabolitů je závislá na stresu suchem. Rostlina tyto látky akumuluje, aby ochránila buněčný turgor (Seki et al., 2007; Rodziewicz et al., 2014). Draslík představuje hlavní kationt přispívající k udržení buněčného turgoru rostlin (Grabov, 2007).

Vakuola

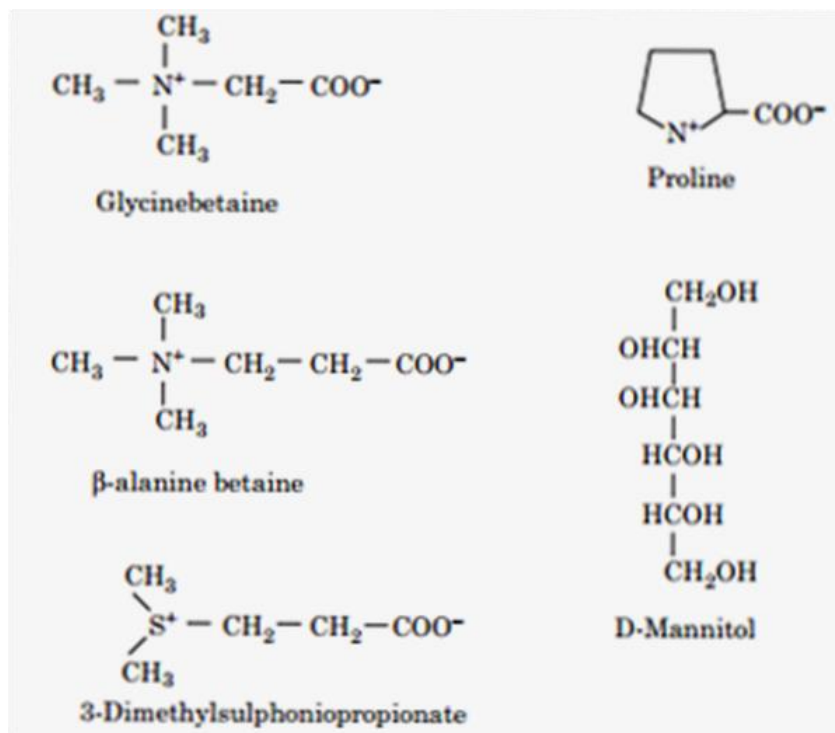
V dospělých buňkách rostlin zaujímá vakuola 80 % až 90 % objemu buňky. Vakuola obsahuje vysoké množství hydrolytických a biosyntetických enzymů, anorganických iontů, rozpustných sacharidů, organických kyselin, aminokyselin, sekundárních metabolitů a xenobiotik (Martinoia et al., 2002; Russell et al., 2016).

Osmotické přizpůsobení

Důležitým faktorem pro přežití a regeneraci rostlin zastižených suchem je osmotické přizpůsobení. Osmotický potenciál cytosolu buněk může být snížen, díky aktivní akumulaci rozpuštěných látek (kompatibilních solutů) dochází ke snížení osmotického potenciálu buňky. Případně se osmotický potenciál snižuje pasivně pomocí dehydratace. Osmotické přizpůsobení je charakterizováno jako celková akumulace rozpuštěných látek, tedy látek aktivně akumulovaných nezávisle na dehydrataci (Turner, 2006).

2.7 Kompatibilní soluty (Osmoprotektanty)

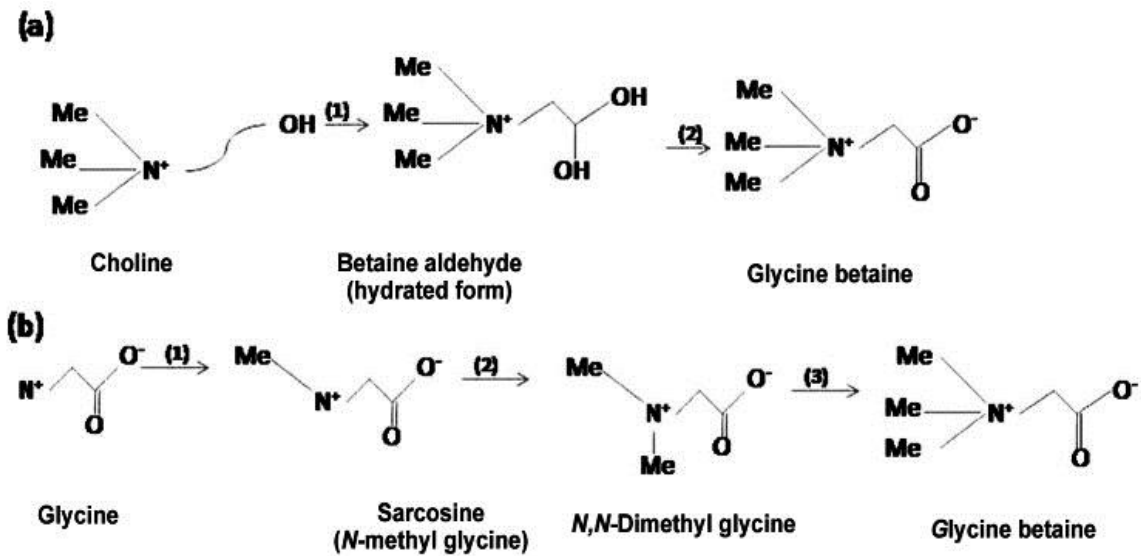
Rostliny mohou regulovat osmotický stres akumulací vysokých koncentrací kompatibilních solutů v cytoplazmě. Existují 4 hlavní skupiny kompatibilních solutů. Obsahující dusík (prolin, glycin betain), sacharidy (sacharóza, rafinóza), polyoly (mannitol a sorbitol) a alicyklické (cyklické) polyhydričné alkoholy (Hare et al., 1998; Chen a Murata, 2002; Munns, 2005). Kompatibilní soluty představují skupinu malých molekul, které se chovají jako osmolity a pomáhají organismům přežít vysoké hodnoty osmotického stresu (Lang, 2007). Akumulace osmoticky aktivních látek je často zmiňována jako reakce na negativní dopad vodního deficitu v rostlinné produkci. Osmotická akumulace v rostlinných buňkách snižuje osmotický potenciál buněk a tím přímo ovlivňuje vodní absorpci a buněčný turgor, které mohou pomoci udržet fyziologické procesy jako je otevírání průduchů, fotosyntéza a dlouhivý růst (Serraj a Sinclair, 2002). Zvýšené množství prolinu, rozpustných sacharidů a glycin betainu způsobuje osmotické přizpůsobení znovunastolením buněčného turgoru (Ahmed et al., 2012).



Obrázek 2: Strukturální vzorce některých kompatibilních solutů (Rathinasabapathi, 2000)

Glycin betain

N,N,N-trimethyl-glycin se uplatňuje v ochraně proti stresu suchem, původně byl objeven u cukrové řepy (*Beta vulgaris*) (Taiz et al., 2015). Syntéza a akumulace glycin betainu byla popsána u zástupců čeledi lipnicovitých (*Poaceae*) kukuřice a ječmene. Dále u čeledi merlíkovitých (*Chenopodiaceae*) špenátu a cukrové řepy. U těchto rostlin dochází k biosyntéze betainu pomocí dvou krokové oxidace cholinu přes meziproduct betain aldehyd, který je dále katalyzován cholin monooxygenázou a betain aldehyd dehydrogenázou (Brouquisse et al., 1989; Rhodes a Hanson, 1993). Podle Ahmeda et al. (2012) se úroveň glycin betainu významně zvýšila po vystavení rostlin stresu suchem, nebo kombinovanému stresu ze sucha a zasolení.

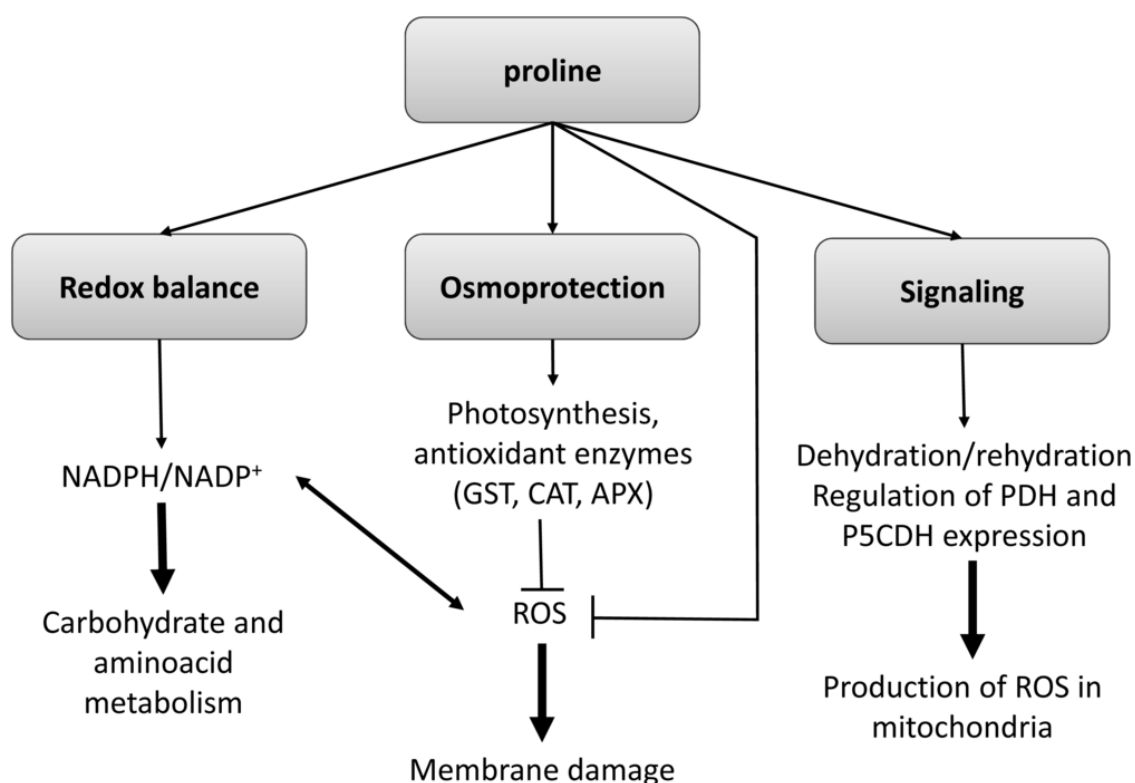


Obrázek 3: Cesta syntézy Glycine betainu (Sakamoto a Murata, 2002)

Prolin

Je zřejmé, že rostliny postižené suchem vykazují rozmanité fyziologické, biochemické a molekulární změny, aby mohly prosperovat za podmínek nedostatku vody (Arora et al., 2002). U vyšších rostlin má akumulovaný prolin mnoho důležitých funkcí (Yoshida et al., 1997). Jeho rezervy mohou sloužit rostlině jako zdroj dusíku (Hare et al., 1998). Prolin může chránit strukturu proteinů a membrán před poškozením a snížit enzymatickou denaturaci (Iyer a Caplan, 1998; Rajendrakumar et al., 1994; Saradhi et al., 1995; Bohnert a Jensen, 1996). Dále může fungovat jako regulační nebo signální molekula a aktivovat řadu metabolických odpovědí rostliny (Maggio et al., 2002). Samotná akumulace prolinu obecně koreluje s tolerancí vůči stresům, protože tolerantní druhy akumulují více prolinu ve srovnání s citlivými. Například k suchu tolerantní pšenice nahromadila více prolinu než citlivé odrůdy (Nayyar a Walia, 2003). Při působení různých abiotických stresorů prostředí je přirozenou reakcí většiny rostlin vysoká akumulace prolinu (Öztürk a Demir, 2002; Hsu et al., 2003; Kishor et al., 2005). K akumulaci prolinu dochází za podmínek zasolení, sucha, vysokých teplot, nízkých teplot, působením těžkých kovů, napadení chorobami, nedostatku živin, atmosferického znečištění a UV záření (Verbruggen a Hermans, 2008). U cizrnky bylo zjištěno zvýšení obsahu prolinu v listech za působení sucha. Obsah prolinu závisí na stáří rostliny nebo

listu, jeho postavení nebo části, z které se odebírá vzorek (Chiang a Dandekar, 1995). V rostlinách existují dva různé prekurzory pro syntézu prolinu. Prvním prekurzorem syntézy prolinu je glutamát, který je přeměněn na prolin dvěma po sobě jdoucími redukcemi katalyzovanými P5CS a P5CR. Dalším prekurzorem je ornitin, který může být transaminován do P5C pomocí Orn- δ -aminotrasferasy (Verbruggen a Hermans, 2008). Podle Bluma et al. (1999) je hlavní rolí prolinu udržet turgor cytoplazmy v rostlině. Podle Chen a Murata, (2002) zvýšená akumulace prolinu zvyšuje schopnost přežití rostliny v podmínkách zasolení a zároveň snižuje množství volných radikálů v důsledku osmotického stresu. Cesta syntézy z glutamátu tvoří hlavní cestu syntézy za působení osmotického stresu. Avšak u mladých rostlin *Arabidopsis thaliana* se zpočátku podílí i ornitinová cesta (Verbruggen a Hermans, 2008).



Obrázek 4: Funkce prolinu v rostlině (Szabados a Saviouré, 2010)

Sacharóza

Představuje hlavní sloučeninu, díky které rostliny transportují asimiláty z listů do vyvíjejících se semen. Zároveň se uplatňuje při klíčení a je tedy významným komponentem při procesu výroby sladu. Enzym sacharosynthasa (EC 2.4.1.13) se liší v expresi při klíčení zrna předních sladovnických ječmenů a méně kvalitních sladovnických odrůd (Potokina et al., 2002; Potokina et al., 2004).

Rafinóza

Je syntetizována ze sacharózy a galactinolu, kdy vzniká produkt myo-inositol a rafinóza. Zároveň je udržován difúzní gradient pro sacharózu. Díky její velikosti není rafinóza schopná difundovat zpět do mezofilu, ale pokračuje z průvodní buňky pomocí difúze do sítkových elementů floému. Výsledkem je zvýšení koncentrace transportních sacharidů v průvodních buňkách a sítkových elementech (Taiz et al., 2015). U *Arabidopsis thaliana* byla prokázána zlepšená tolerance vůči stresu suchem u genu AtGOLS2. Tento enzym zodpovídá za biosyntézu rafinózové skupiny oligosacharidů. U transgenních rostlin se zvýšenou expresí tohoto genu se projevuje zlepšená tolerance vůči suchu (Taji et al., 2002).

Shrnutí problematiky

Všechny výše zmíněné mechanismy se podílejí na schopnosti vyššího osmotického přizpůsobení genotypů s dobrou adaptací na suché podmínky. V našich klimatických podmínkách však jsou tyto mechanismy spojeny s nižším výnosovým potenciálem, což snižuje jejich praktické využití při šlechtění odrůd s vyšší tolerancí. Pro studium vztahu mezi výnosem a fyziologickými parametry je možné použít rekombinantní linie získané křížením kontrastních rodičovských linií.

3 CÍL PRÁCE

Cílem práce bylo porovnat výnosové a kvalitativní parametry potomstev reciprokého křížení syrské odrůdy ječmene Tadmor, která je považovaná za donor znaků tolerance k suchu, se sladovnickou odrůdou Jersey vyznačující se dobrou adaptací na půdně klimatické podmínky ČR. Dále vyhodnotit fyziologické vlastnosti vybraných linií, jako je obsah prolinu, osmotický potenciál a relativní obsah vody na dvou vláhově odlišných lokalitách v Brně a v Žabčicích, s cílem vybrat linie, které by v sobě spojovaly vyšší stabilitu výnosu v suchu se schopností lepšího osmotického přizpůsobení.

4 MATERIÁL A METODY

4.1 Rodičovský materiál

Jersey

Odrůda Jersey vznikla zkřížením odrůdy Apex a Alexis. Původně označena jako Cebeco 9538 (Dreiseitl, 2013). Polopozdní, středně vysoká odrůda, vyšlechtěna firmou Cebeco Zaden B. V., registrovaná v roce 2000. Na českém trhu tuto odrůdu zastupuje firma Limagrain Advanta Nederland BV, Nizozemsko. Odrůda je vhodná do všech oblastí pěstování sladovnického ječmene, vyznačuje se vysokým podílem předního zrna, je odolná proti napadení padlím travním, středně odolná proti napadení rhynchosporiovou skvrnitostí, méně odolná proti napadení hnědou skvrnitostí a náchylná na napadení rzí ječnou. Výběrová sladovnická jakost s krátkou dobou dormance tuto odrůdu zařazuje mezi preferenční odrůdy. Tato odrůda dále vyniká nízkým obsahem β -glukanů (Černý et al., 2007). Odrůda Jersey je nositelem rasově nescifické resistance *mlo* k padlí travnímu (Dreiseitl, 2010). Gen *mlo* je monogenní a recesivní gen resistance. Mechanismus jeho obrany spočívá v zesílení buněčné stěny v místě vniku patogena. Zesílená buněčná stěna poté zabraňuje patogenu vniknout do epidermálních buněk (Piffanelli et al., 2002). Jersey představoval velice populární a pěstovanou odrůdu, především v letech 2003 až 2006, kdy podíl jeho množitelských ploch byl větší než 25 % z celkové množitelské plochy jarního ječmene. Kupříkladu v roce 2004 zaujímaly množitelské plochy odrůdy Jersey rekordních 5689 ha (Horáková et al., 2007; Horáková et al., 2011). V současné době se tato odrůda již nemnoží.

Tadmor

Jedná se o výběr ze syrské krajové odrůdy ječmene dvouřadého Arabi Aswad, ozimého, chladu tolerantního a poloraného typu (Van Oosterom et al., 1993), která vyniká černým zbarvením obilky a vyšší tolerancí k podmínkám prostředí než světle semenná forma Arabi Abiad (Parzies et al., 2004). Vznikla v rámci šlechtitelského

programu ICARDA (International Center for Agricultural Research in the Dry Areas). Vyniká především vysokou tolerancí k suchu díky dobré adaptaci na suché podmínky s úhrnem srážek od 250 mm do 400 mm a vysokou kapacitou osmotického přizpůsobení (Teulat et al., 1997a; Teulat et al., 1998), nižším obsahem chlorofylu (Tardy et al., 1998) a vyšším využitím vody (Teulat et al., 2002). V práci Teulat et al. (1997b) byla tato odrůda vyhodnocena jako nejlepší z hlediska osmotického přizpůsobení v rámci jimi testovaného souboru odrůd.

4.2 Založení pokusu

Pokus byl založen na dvou lokalitách v letech 2013 až 2015. Vzhledem k malému množství osiva byly jednotlivé linie sety do dvouřádků po 42 semenech pouze v jednom opakování.

První lokalita se nachází v areálu Mendelovy univerzity v Brně v Černých Polích a představuje vláhově příznivé prostředí díky dostatečnému úhrnu a rozložení srážek a dobrému vodnímu režimu půdy. Denní záznamy o průměrných teplotách a sumách srážek byly získány z meteostanice umístěné v Arboretu Mendelovy univerzity v Brně.

Pro druhou lokalitu byl zvolen pozemek Školního zemědělského podniku v obci Žabčice. Představuje suchou variantu pokusu danou typem půdy (černozemě na štěrkopiscích). Nachází se v Jihomoravském kraji 25 kilometrů jižně od Brna a spadá do okresu Brno-venkov (Vičanová et al., 2010). Oblast je rovinná, s průměrnou nadmořskou výškou 185 m. Lokalita je charakteristická úhrnem srážek od 450 do 550 mm za rok. Průměrná roční teplota 9,3 °C. Dále je toto území vystaveno srážkovému stínu (Fukalová a Pokladníková, 2010).

Na obou lokalitách byl proveden ruční výsev v počtu 21 semen na řádek dané linie. Termíny setí a sklizně a aplikace pesticidů jsou uvedeny v tabulce 2. Porosty byly ošetřovány herbicidem Mustang Forte ve fázi BBCH 20 a fungicidem Fandango 200 EC podle výskytu napadení.

Tabulka 2: Přehled agrotechnických zásahů

| Lokalita | Potomstva kmenů | Termín setí | Hnojeno | Ošetření herbicidem | Ošetření fungicidem | Termín sklizně |
|----------|-----------------|-------------|-------------|---------------------|---------------------|----------------|
| Brno | 2013 F4 | 15.3.2013 | Zákl. Hnoj. | Ano | Ano | 15.7.2013 |
| Brno | 2014 F5 | 27.2.2014 | Zákl. Hnoj. | Ano | Ano | 15.7.2014 |
| Brno | 2015 F6 | 6.3.2015 | Zákl. Hnoj. | Ano | Ano | 15.7.2015 |
| Žabčice | 2013 F4 | 16.4.2013 | Nehnojeno | Ano | Ne | 21.7.2013 |
| Žabčice | 2014 F5 | 28.2.2014 | Nehnojeno | Ano | Ne | 21.7.2014 |
| Žabčice | 2015 F6 | 18.3.2015 | Nehnojeno | Ano | Ne | 21.7.2015 |

Stanovení fyziologických parametrů

V roce 2015 bylo na obou lokalitách vybráno 10 linií s matkou Tadmor a 10 linií s matkou Jersey. Odběry listů byly provedeny na stanovišti v Brně dne 3. 6. 2015 v 10:00 (polojasno), a v Žabčicích dne 5. 6. 2015 v 10:00 (polojasno). Pro stanovení fyziologických parametrů byl z každé linie odebrán směsný vzorek prostřední části druhého listu pod praporcovým listem, který byl vždy rozdělen na dva vzorky pro stanovení relativního obsahu vody (RWC) o hmotnosti 1 g, tři vzorky na osmotický potenciál (0,5 g) a tři vzorky na stanovení obsahu prolinu (0,1 g). RWC byl stanoven ihned po odběru v laboratoři podle metodiky González a González-vilar (2003) za použití následující rovnice:

$$\text{RWC (\%)} = \frac{\mathbf{M_p} - \mathbf{M_s}}{\mathbf{M_n} - \mathbf{M_s}} \times 100$$

M_p = počáteční čerstvá hmotnost

M_n = hmotnost po nasycení

M_s = hmotnost sušiny

Zbývající vzorky byly zamrazeny v tekutém dusíku a uloženy při teplotě -80 °C a následně použity pro stanovení obsahu prolinu v laboratoři MENDELU podle metodiky Bates et al. (1973).

Osmotický potenciál byl vyhodnocen na pracovišti VÚRV Praha Ruzyně. Ke stanovení osmolality bylo použito přístroje VAPRO Dew Point Osmometer značky WESCOR Inc. Osmotický potenciál byl vypočítán ze změřené osmolality van't Hoffovou rovnicí $\Psi = -c \times R \times T$ (c představuje naměřenou osmolalitu roztoku; R univerzální plynovou konstantu 8,314 J mol⁻¹ K⁻¹; T je termodynamická konstanta K).

Stanovení výnosových a kvalitativních parametrů zrna

Po vzejití porostu byl spočítán počet vzešlých rostlin. Maximální počet rostlin byl 21 v řádku. Z hodnot čistého výnosu zrna byl vypočten teoretický výnos v gramech na rostlinu daného genotypu. Všechny rostliny byly sklizeny ručně a poté vymláčeny a přečištěny na laboratorní mlátičce a čističce semen Haldrup LT-20. Přečištěné zrno bylo zváženo. Pro stanovení hmotnosti tisíce semen bylo použito počítadlo značky Contador firmy Pfeuffer, z každého vzorky bylo odpočítáno a zváženo 2 x 500 semen. Dále byl stanoven na Steineckerově prosévadle podíl zrn nad sítím o velikosti 2 mm.

Z kvalitativních znaků zrna byl hodnocen obsah škrobu a obsah dusíkatých látek na spektrometru FT-NIR značky Nicolet. Jako referenční metody bylo využito stanovení škrobu dle Ewerse a množství dusíku podle Kjeldahla.

Parametry hmotnost tisíce semen a podíl zrn nad sítím byly stanoveny ve všech třech pokusných letech. Hodnocení výnosu zrna na rostlinu bylo orientačně stanoveno pouze v roce 2015.

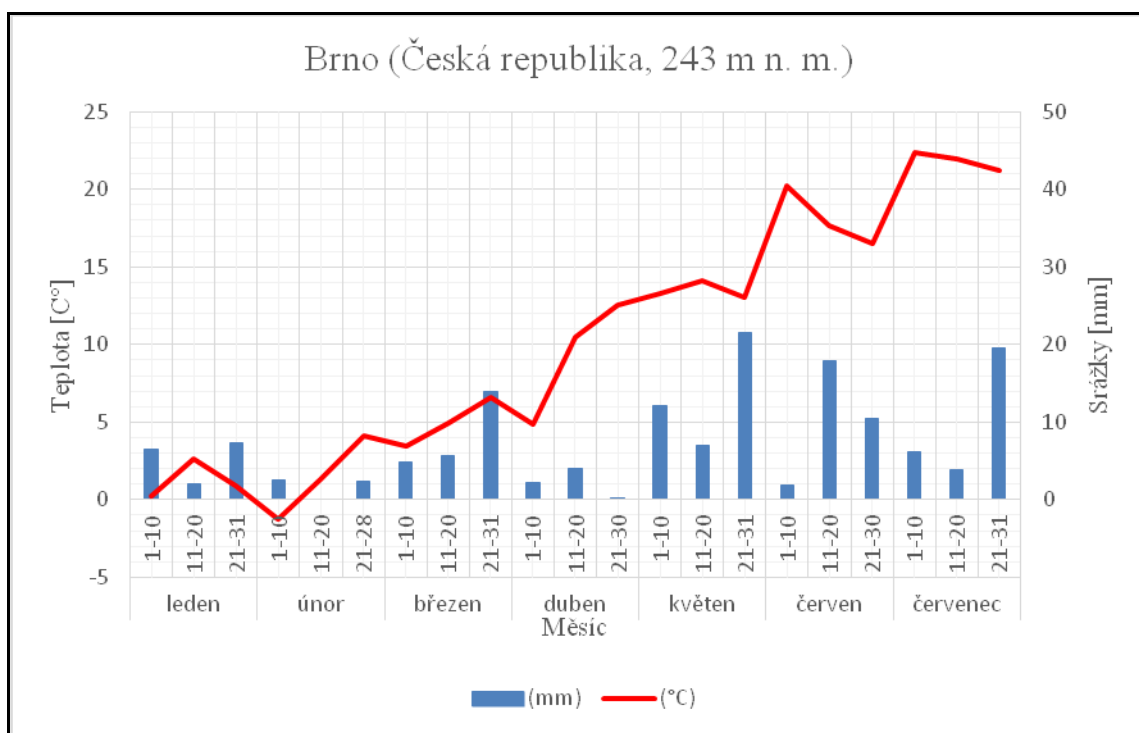
4.3 Statistické vyhodnocení dat

Výsledky byly zpracovány pomocí programu Microsoft Excel a STATISTICA 12 (StatSoft, Inc. 1984-2013). Data získaná spektrofotometrem byla analyzována v programu TQ Analyst, který je součástí NIR spektrofotometru. U získaných údajů

byla provedena popisná statistika a grafické zobrazení. Hodnoty osmotického potenciálu byly vyhodnoceny pomocí analýzy rozptylu a následného testu. Vztahy mezi hodnocenými znaky byly vyhodnoceny pomocí korelační analýzy.

4.4 Průběh počasí na lokalitách

Na obou lokalitách byla zaznamenána data o průběhu teploty a množství srážek (Obr. 5 a 6) a zpracována do klimadiagramů za období od ledna do července. Toto období zahrnuje vegetační dobu růstu a vývoje ječmene. Z obou klimadiagramů je patrné, že v období od dubna až do května byl mezi oběma lokalitami rozdíl v úhrnu srážek, u teploty nebyl pozorován větší rozdíl.



Obrázek 5: Brno – vegetační klimadiagram



Obrázek 6: Žabčice – vegetační klimadiagram

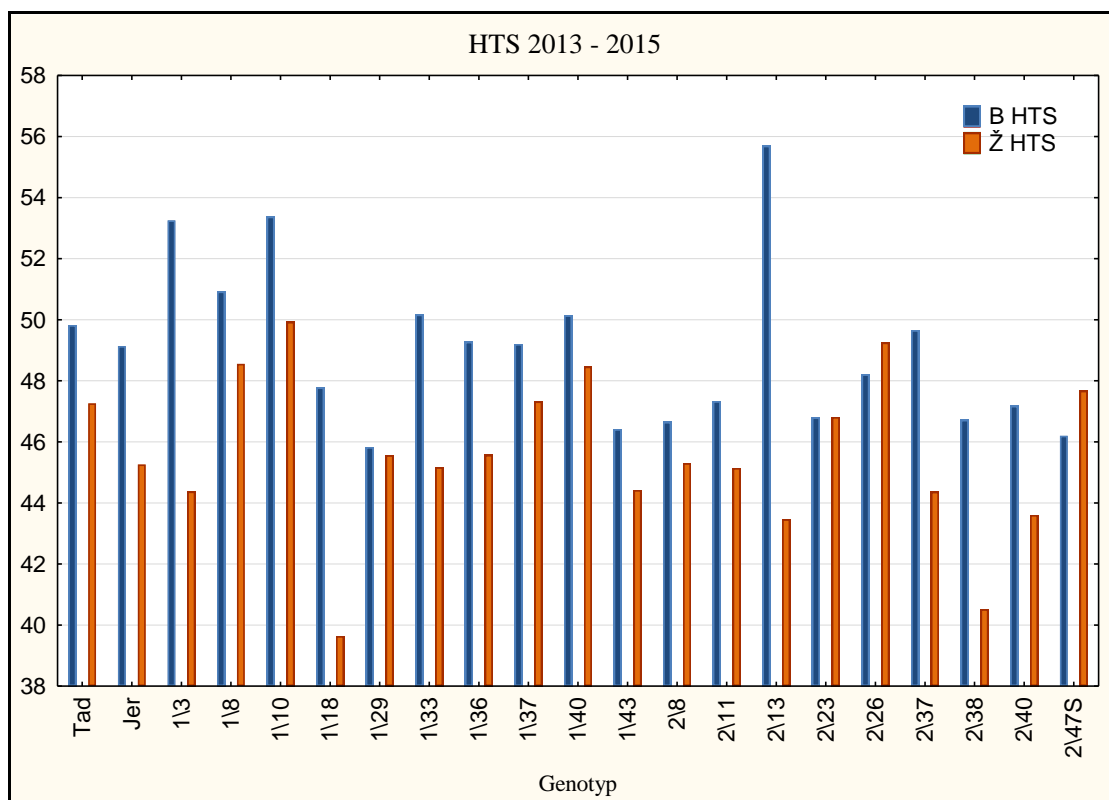
5 VÝSLEDKY A DISKUSE

5.1 Výnosové a kvalitativní parametry zrna

Hmotnost tisíce semen představuje důležitý znak, určující výnos a kvalitu produktu u ječmene. Zároveň byla hmotnost tisíce semen jedním z hlavních znaků selektivního křížení v průběhu domestikace mnoha obilnin (Doganlar et al., 2000).

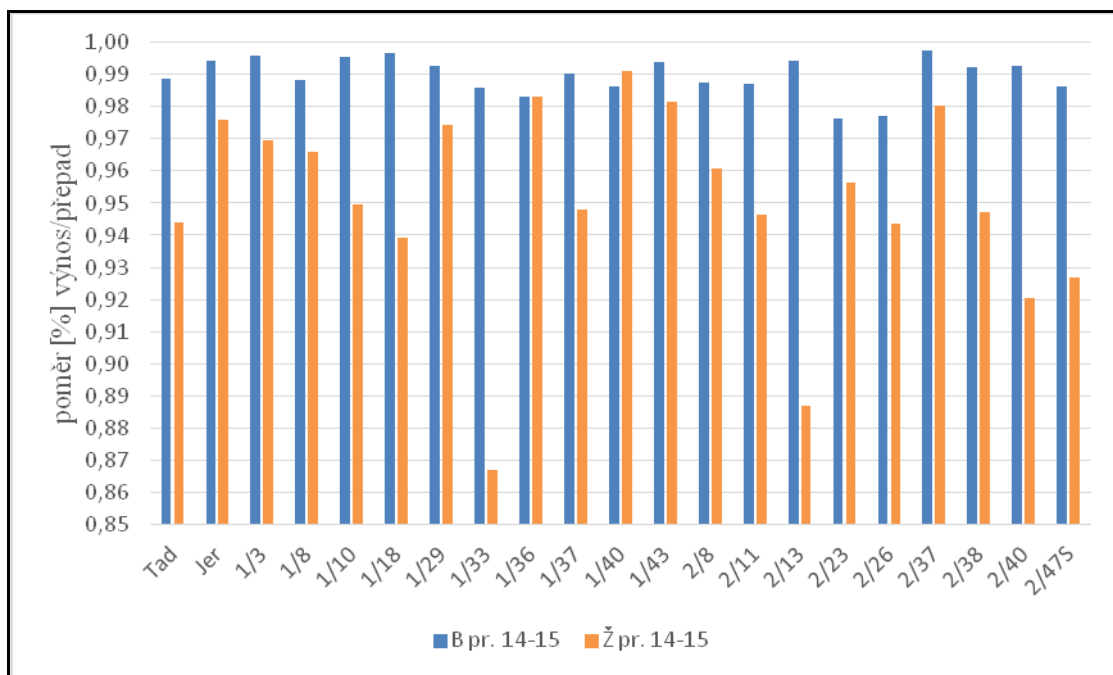
Hmotnost tisíce semen dosáhla nejvyššího průměru u linií křížení matky Tadmor a otce Jersey 1/x 49,64 g, potomstva matky Jersey 2/x 48,27 g. Suchá lokalita Žabčice měla průměrnou hodnotu HTS u linií 1/x 45,90 g a u linií 2/x 45,13 g. Jersey na suché lokalitě snížil hodnotu HTS více v porovnání k suchu adaptované linii Tadmor. Jako zajímavé se jeví genotypy, které si zachovaly na suché lokalitě vyšší hodnotu HTS oproti vláhově příznivější lokalitě, především potomstva matky Jersey a konkrétně genotypy 2/26 a 2/47S. Z výsledků (obr. 7) je patrné, že některé genotypy měly vyšší hodnotu hmotnosti tisíce semen ve srovnání s rodiči.

Ale je možné, že příčinou vyšší hodnoty HTS na suché lokalitě je redukce odnoží a tím i celkového počtu zrn. Hmotnost tisíce semen je jedním ze znaků, který je především ovlivněn geny (Pasam et al., 2012). Nedostatek vody společně s vysokými teplotami dokáže zkrátit délku plnění zrna a tím snížit hmotnost a velikost zrn. Za normálních podmínek, ale i v podmínkách s nedostatkem vody je vhodné selektovat genotypy ječmene, které zachovávají vysokou a stabilní hodnotu HTS, zejména proto, že velké zrno zpravidla poskytuje vysoký obsah škrobu a snížený obsah dusíkatých látek (Fox et al., 2006). Studie Maurera et al. (2016) uvádí, že přenos genů z nešlechtěných zdrojů ječmene do kulturních odrůd může ovlivnit vývojové fáze ve vztahu k prostředí a tím zajistit maximální hmotnost tisíce semen a potenciálně i dlouhodobě zvýšit výnos.



Obrázek 7: HTS [g] Brno a Žabčice rok 2013 - 2015

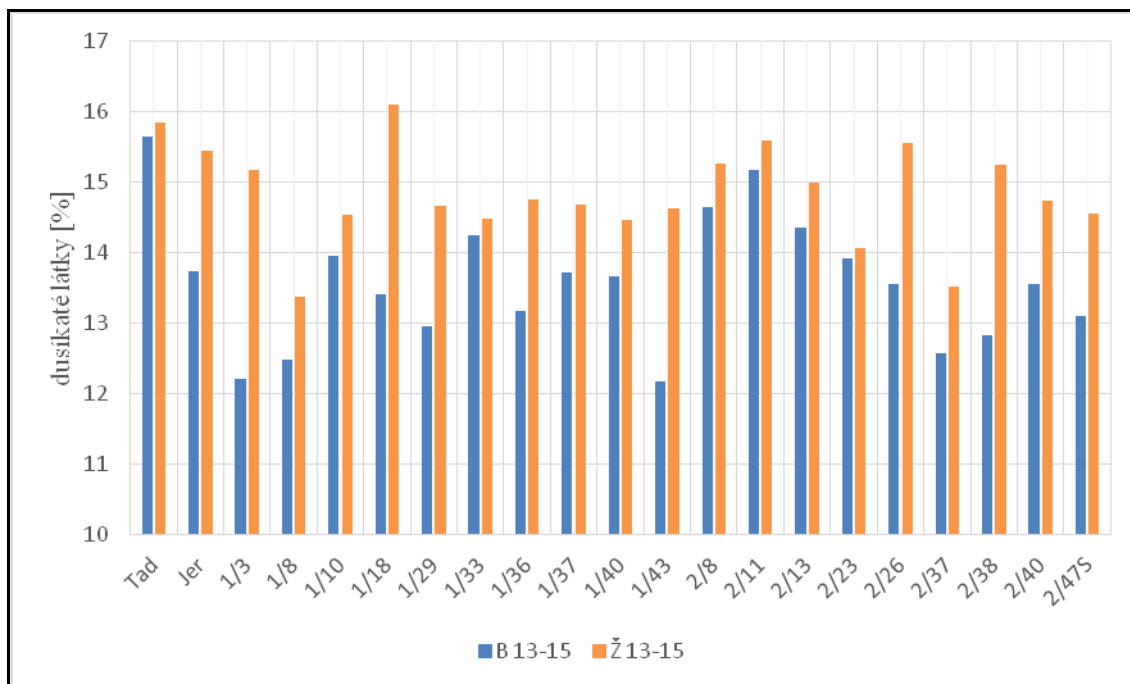
Největšího procenta přepadu na kontrolní lokalitě dosáhla potomstva matky Tadmor 1/x 0,991 %. Potomstva matky Jersey 2/x 0,988 %. V podmínkách sucha pak potomstva 1/x snížila poměr přepadu na 0,957 % a potomstva 2/x na 0,941 %. To může být zapříčiněno rozdílnou morfologií zrna především u odrůdy Tadmor, která se vyznačuje protáhlou a úzkou obilkou. Naproti tomu odrůda Jersey je typická kulatějším tvarem zrna, což souvisí se sladovnickou kvalitou. Morfologické znaky semene, jako je délka, šířka, tvar a hustota, ovlivňují celkovou hmotnost semen i jejich kvalitu u obilnin (Kovach et al., 2007). Z rodičů dopadl nejlépe Jersey 0,994 % v Brně a 0,976 % v Žabčicích. Nejhůře pak Tadmor na suché lokalitě v Žabčicích 0,943 % a na kontrole v Brně 0,988 %, což pravděpodobně souvisí s vyšším výskytem padlí na rostlinách. Nejvíce vyrovnaného zrna dosáhly na suché lokalitě Žabčice linie 1/40, 1/36, 1/43 a 2/37. Nejméně vyrovnané byly genotypy 1/33 a 2/13, které v suché lokalitě snížily množství předního zrna o 12 až 10 % (obr. 8).



Obrázek 8: Poměr mezi přepadem na síť 2 mm a čistým výnosem všech genotypů Brno a Žabčice rok 2014-2015

Obsah dusíkatých látek v zrně byl u všech linií v letech 2013 až 2015 na obou lokalitách vysoký. V Brně dosáhly linie matky Tadmor 1/x v průměru 13,20 % a potomstva matky Jersey 2/x 13,75 %. V Žabčicích byly průměrné hodnoty o procento vyšší, 1/x 14,69 % a 2/x 14,84 %. U odrůdy Jersey byla zjištěna výrazná reakce na podmínky prostředí, kdy průměrný obsah dusíkatých látek se v Žabčicích zvýšil na 15,45 %, oproti lokalitě v Brně 13,74 %. Naopak u odrůdy Tadmor se množství dusíkatých látek v závislosti na lokalitě nezměnilo (Brno 15,65 % a Žabčice 15,85 %). Nejnižší obsah dusíkatých látek byl zjištěn v Brně u linií 1/43, 1/3 a 1/8 (pod 12,5 %). Na suché lokalitě dosáhly nejvyšší akumulace linie 1/8 a 2/37 (13,50 a 13,60 %). Nejvyšší úroveň akumulace dusíkatých látek dosáhl genotyp 2/11 v Brně (15,15 %) a genotypy 1/3, 2/38, 1/18, 2/26 v Žabčicích (15,20 – 16,10 %).

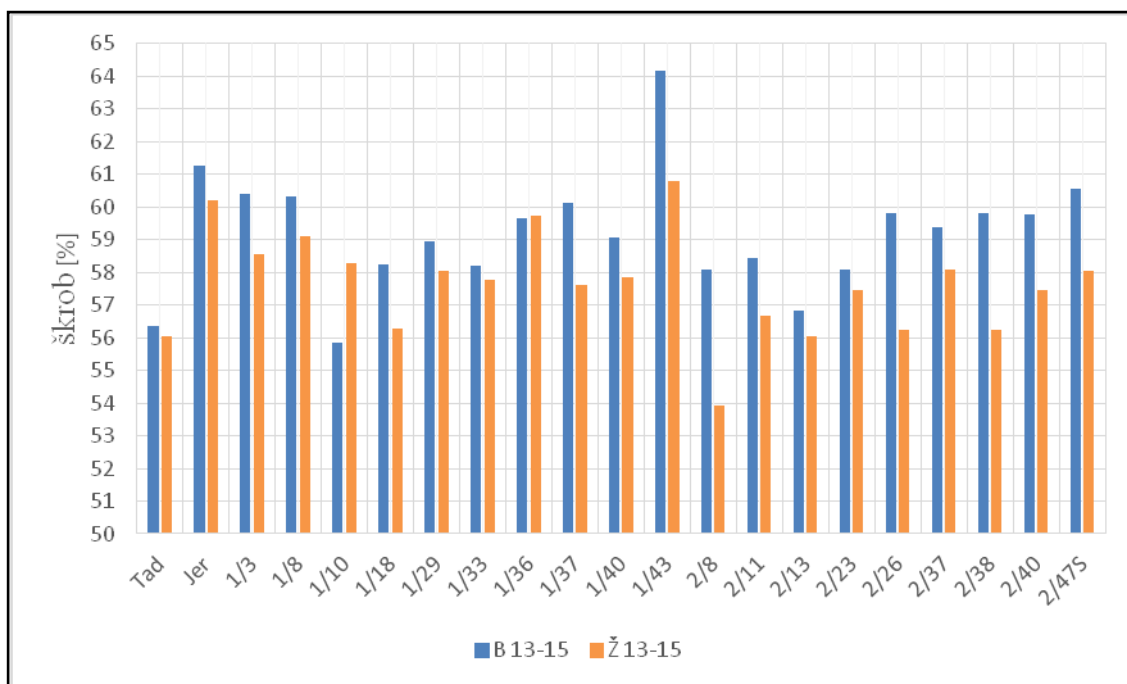
Obsah dusíkatých látek je další z důležitých sledovaných parametrů u ječmene. Zároveň je tento parametr výrazně ovlivněn prostředím a úrovní agrotechniky. Na suché lokalitě v Žabčicích byl obsah dusíkatých látek vyšší. Toto tvrzení podporuje i studie Ahmeda et al. (2012), kteří zjistili, že v podmínkách vodního stresu došlo u zrna ječmene ke zvýšení obsahu proteintvorných aminokyselin.



Obrázek 9: Obsah dusíkatých látek [%] všech genotypů na kontrolní lokalitě Brno a suché lokalitě Žabčice rok 2013 – 2015

Obsah škrobu v zrně představuje další hodnocený znak. Nejvyššího průměrného množství škrobu v zrně dosáhla potomstva 1/x 59,50 % a 2/x 58,97 % v Brně. Na suché lokalitě v Žabčicích pak 1/x 58,41 % a 2/x 56,69 %. Sladovnická odrůda Jersey si zachovala svůj potenciál vysoké akumulace škrobu na obou lokalitách, v Brně 61,27 % a v Žabčicích 60,23 %. Genotyp 1/43 dosáhl nejvyšší naměřené koncentrace škrobu v zrně jak v Brně (64,10 %), tak v Žabčicích (60,90 %), a na obou lokalitách předčil sladovnickou odrůdu Jersey. Linie 1/36, 1/33, 2/23 společně s Tadmorem vykázaly nízkou míru variability ve vztahu k prostředí a jejich hodnoty byly na obou lokalitách srovnatelné. Nejnižší množství škrobu bylo stanoveno u linie 2/8 a odrůdy Tadmor (pod 57 %). U linie 1/10 na suché lokalitě Žabčice došlo ke zvýšení obsahu škrobu o 2 % oproti kontrole. Obsah škrobu v zrně ječmene představuje důležitý parametr vzhledem k úzkému vztahu k extraktu. S vyšším obsahem škrobu v zrně se zvyšuje sladovnická kvalita (Černý et al., 2007).

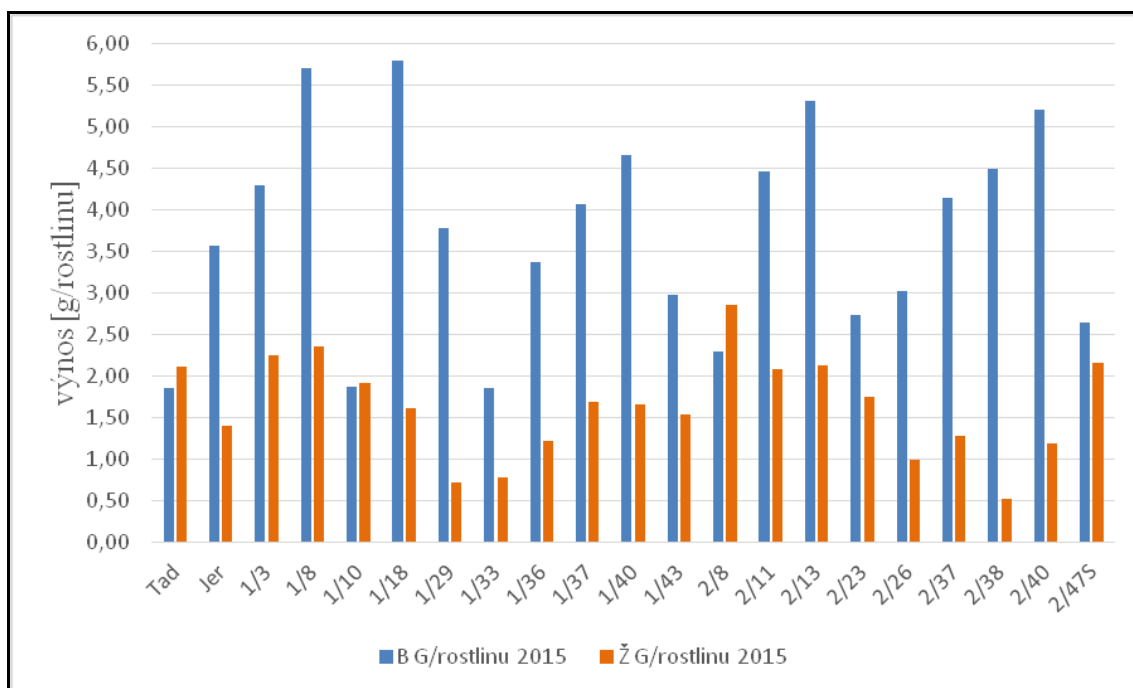
Vodní deficit ztěžuje syntézu škrobu (Chaves, 1991). Výskyt vodního deficitu u obilnin může snížit celkový obsah škrobu až o 40 %. Navíc dochází ke změně složení škrobových frakcí, struktury a jejich funkce (Thitisaksakul et al., 2012). Toto tvrzení je v souladu se získanými výsledky, kdy na sušší lokalitě bylo téměř u všech linií pozorováno snížení obsahu škrobu (obr. 10).



Obrázek 10: Obsah škrobu [%] všech genotypů na kontrolní lokalitě Brno a suché lokalitě Žabčice rok 2013 - 2015

Orientační stanovení hmotnosti zrna na rostlinu prokázalo snížení výnosu na suché lokalitě u většiny linií, včetně rodičovské odrůdy Jersey. U odrůdy Tadmor byla zjištěna srovnatelná hmotnost zrna na rostlinu na obou lokalitách. Z rekombinantních linií dopadly nejlépe genotypy 1/8 a 1/18, které dosáhly nejvyššího výnosu na kontrolní lokalitě v Brně. V Žabčicích pak genotypy 2/8, 1/8, 1/3 a 2/47S, které dosáhly výnosu nad 2 g na rostlinu a byly srovnatelné výnosově s rodičem Tadmor. Nejnížší výnos zrna v Žabčicích byl u genotypu 2/38, v Brně pak 1/33 (Obr. 11)

Výhoda testování genotypů v polních podmínkách spočívá v testování tolerance na přirozené stresové faktory. Nevýhodou je potřeba víceletých dat. Vzhledem k rozdílům v ranosti jsou genotypy vystaveny působení různé úrovně stresu v rozdílných vývojových fázích. Úroveň poškození se odvíjí od konkrétního průběhu počasí (Szira et al., 2008). I naše výsledky mohly být ovlivněny těmito faktory, protože testované linie vykazovaly rozdíly v ranosti ± 10 až 14 dnů u potomstev Tadmor i Jersey.

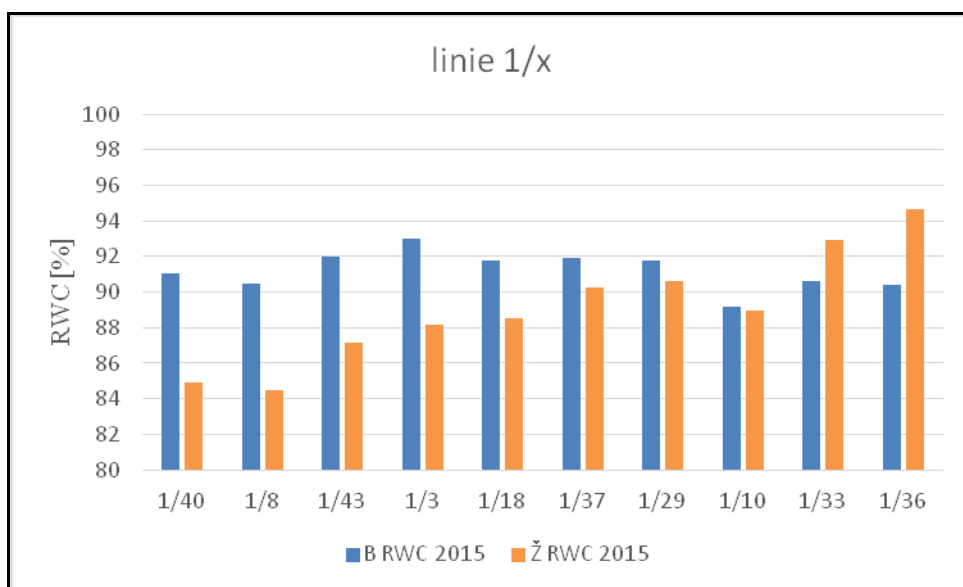


Obrázek 11: Výnos jednotlivých linií v roce 2015 [g/rostlinu]

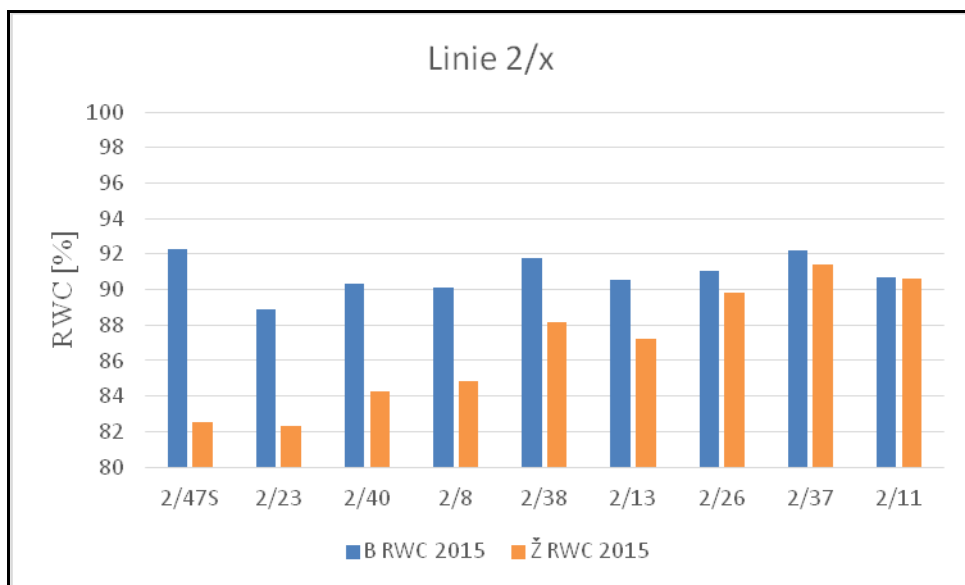
5.2 Fyziologické parametry osmotického přizpůsobení

Stav rostlin (úroveň jejich vadnutí) byl v době odběrů pro hodnocení fyziologických parametrů popsán na základě hodnot relativního obsahu vody. Linie 1/18, 1/37 a 1/29 dosáhly vyšší RWC v porovnání s ostatními genotypy na suché lokalitě Žabčice. Linie 1/10 udržela stejnou hladinu RWC jak v Brně, tak v Žabčicích. U linie 1/33 a 1/36, které dosáhly vyšší úrovně RWC na suché lokalitě než na kontrolní lokalitě Brno, se může jednat o chybu v měření, případně o rozdíl v ranosti daných genotypů (Obr. 12).

U liniových potomstev matky Jersey (obr. 13) žádný z genotypů na suché lokalitě nepřevýšil kontrolu. Nejvyšší hladiny RWC dosáhly na suché lokalitě genotypy 2/37 a 2/26 (rozdíl 1-2%). Podobné úrovně na obou lokalitách genotyp 2/11. Relativní obsah vody představuje parametr odolnosti k nepříznivým podmínkám. Genotypy které dokáží zachovat vyšší hladinu RWC, mohou déle překonávat nepříznivé vláhové období. Pomalejší vadnutí u obilnin je proto spojováno s tolerancí k suchu (Wu et al., 2014; Solařová et al., 2016).



Obrázek 12: Hodnoty genotypů 1/x RWC [%] na kontrolní lokalitě Brno a suché lokalitě Žabčice



Obrázek 13: Hodnoty genotypů 2/x RWC [%] na kontrolní lokalitě Brno a suché lokalitě Žabčice

Stanovení osmotického potenciálu bylo provedeno s ohledem na vláhové podmínky obou lokalit, v Brně za optimálního stavu po dešti a v Žabčicích po periodě sucha. Vliv linie a lokality na hodnotu osmotického potenciálu byl vyhodnocený pomocí analýzy variance. Byl potvrzen statisticky průkazný vliv linie, lokality a jejich interakce (Tab. 3). Detailní porovnání jednotlivých linií bylo provedeno pomocí grafu intervalů spolehlivosti (Obr. 14). Potomstva 2/x s matkou Jersey na suché lokalitě měla průkazně nižší hodnoty osmotického potenciálu. Hodnoty osmotického potenciálu u genotypů 1/x s matkou Tadmor na suché lokalitě se lišily (Obr. 14). U reciprokého potomstva na kontrolní lokalitě Brno se neprojevil významný rozdíl v hodnotách osmotického potenciálu.

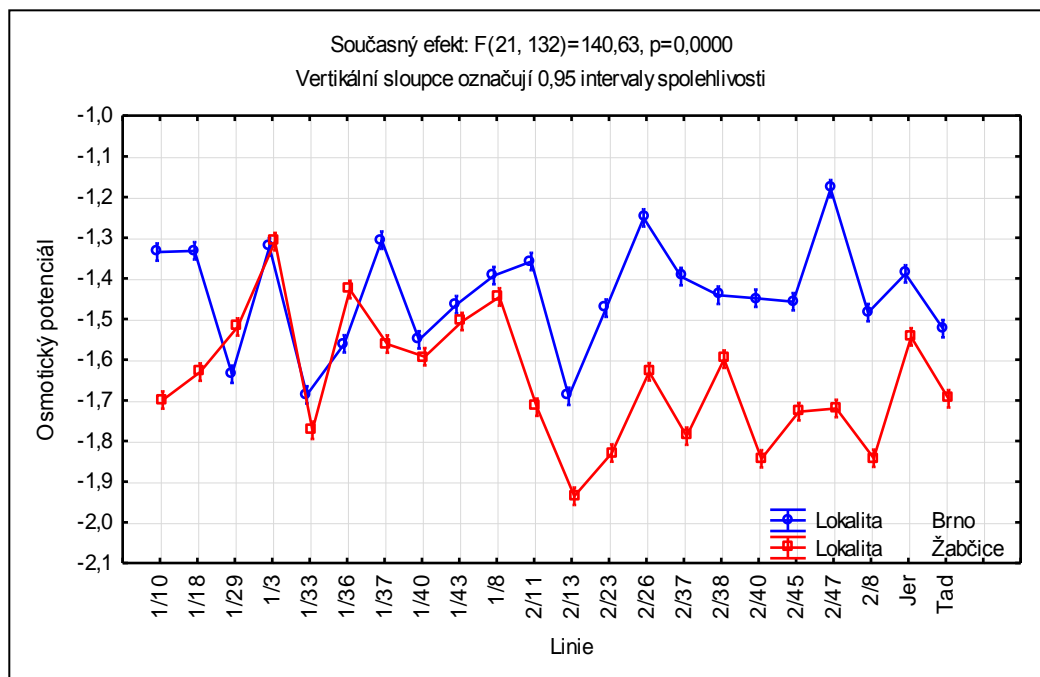
Tabulka 3: Analýza variance osmotického potenciálu

| Zdroj proměnlivosti | SČ | Stupně volnosti | PČ | F | p |
|---------------------|--------|-----------------|--------|--------|------|
| Linie | 2,1609 | 21 | 0,1029 | 221,3 | 0,00 |
| Lokalita | 1,9707 | 1 | 1,9707 | 4237,6 | 0,00 |
| Linie*Lokalita | 1,3734 | 21 | 0,0654 | 140,6 | 0,00 |
| Chyba | 0,0614 | 132 | 0,0005 | | |

SČ – součet čtverců; PČ – průměrný čtverec; F – hodnota testovaného kritéria; p – hodnota pravděpodobnosti

Genotyp 2/11, 2/37 a 2/26 dále pak 1/10 a 1/29 si zachovaly vysokou míru RWC jak v podmínkách kontroly, tak na suché lokalitě (Obr. 13 a 13). V případě prvních čtyř genotypů došlo k poklesu osmotického potenciálu (Obr. 14) ve srovnání s kontrolou v Brně, bez snížení hodnoty RWC. Linie 1/29 pak zachovala vyšší hodnotu RWC bez snížení osmotického potenciálu. Zároveň je z grafu patrné, že potomstva 2/x s matkou Jersey dosahují zápornějších hodnot osmotického potenciálu na suché lokalitě Žabčice ve srovnání s liniemi 1/x matky Tadmor. Tadmor se neprojevil výrazně ve snížení osmotického potenciálu.

Lepší schopnost příjmu vody z půdy představuje důležitý znak tolerance k suchu. (Kudoyarova et al., 2013; Reynolds et al., 2007). Ukazuje se však, že tento stav závisí spíše s mírou vadnutí testovaných rostlin, protože potomstvo 2/x vykazovalo v průměru nižší relativní obsah vody na lokalitě Žabčice než potomstvo 1/x (86,4 / 88,5 %). Při výskytu vodního deficitu, zvýšení kapacity rostliny vedoucí k absorpci vody, představuje strategii pro udržení obsahu vody v tkáních (Kudoyarova et al., 2013). Genotypy 1/10, 1/3, 2/26, 2/47 snížily hodnotu osmotického potenciálu na suché lokalitě. Ovšem, ani u jednoho z těchto genotypů nedošlo ke zlepšení výnosových parametrů. Je tedy možné, že snížení osmotického potenciálu bylo způsobeno pasivně vadnutím rostlin.

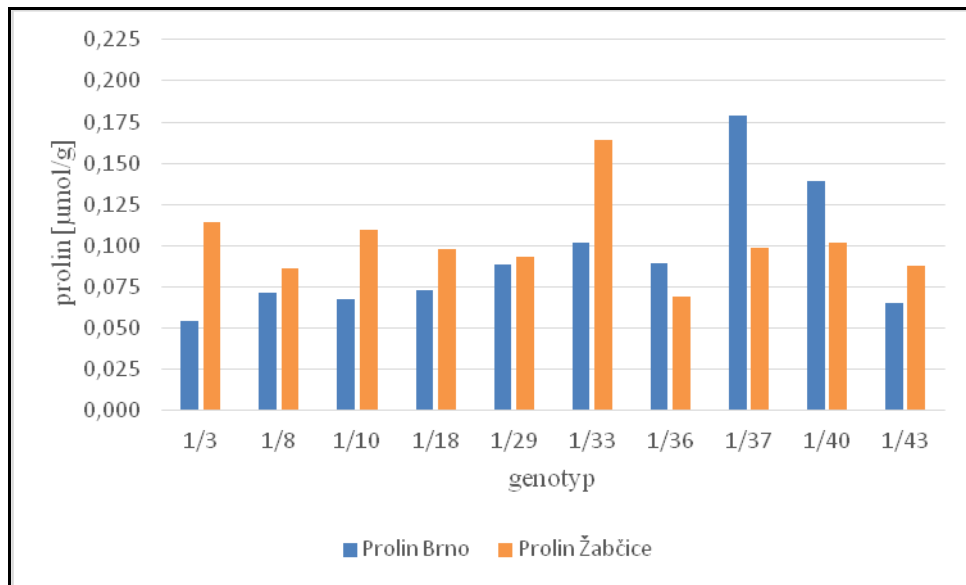


Obrázek 14: Hodnoty osmotického potenciálu [MPa] na kontrolní lokalitě Brno a suché lokalitě Žabčice

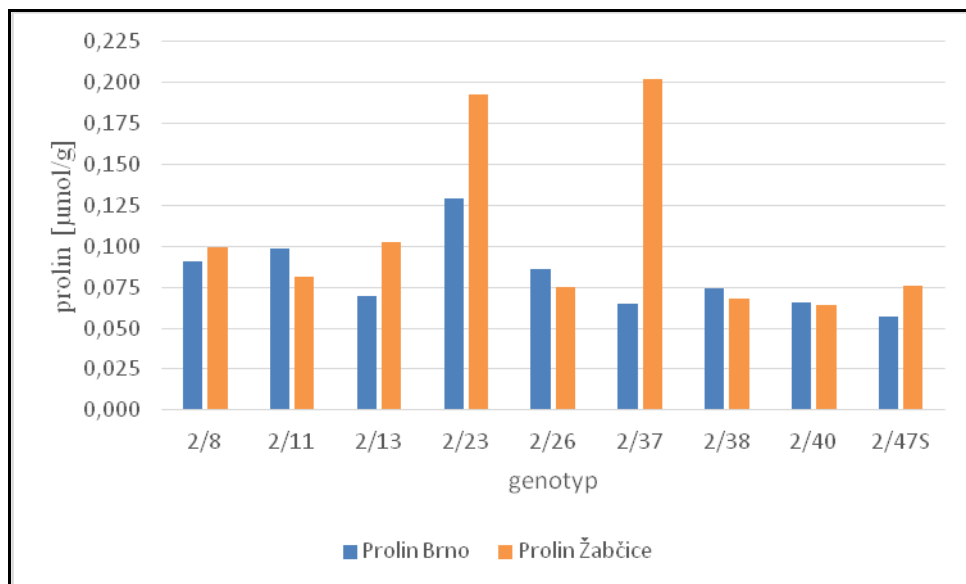
Množství prolinu v listech sledovaných linií je uvedeno v obr. 15 a 16. U potomstev matky Tadmor byly zjištěny jak linie, u kterých došlo ke zvýšení obsahu prolinu na suché lokalitě (1/3, 1/10 a 1/33), tak ty, u kterých byly vyšší hodnoty naměřeny v Brně (1/37 a 1/40). Genotypy potomstva matky Jersey vykazaly srovnatelnou nebo vyšší míru akumulace prolinu na suché lokalitě v porovnání s vláhově příznivou lokalitou , nejvyšší obsah byl zjištěn u genotypů 2/37, 2/23, 2/13 a 2/47S.

Linie 1/10 dosáhla stejné úrovně RWC jak v Brně, tak v Žabčicích, ovšem vykazala rozdíl v množství akumulovaného prolinu. Je tedy možné, že prolin napomohl udržení hladiny RWC na suché lokalitě. Toto tvrzení podporuje genotyp 1/33, který v suché lokalitě zachoval vyšší hodnotu RWC a zároveň zvýšil množství prolinu o jednu třetinu oproti Brnu. Vzhledem k variabilitě v růstu jednotlivých genotypů a souhře biotických a abiotických faktorů je možné, že některé genotypy na suché lokalitě Žabčice byly poškozeny suchem natolik, že se neprojevil ochranný vliv prolinu. Podle Pearsona a Stewarta (1990) existuje silná záporná korelace mezi obsahem volného prolinu a dostupností vody v rostlině až do fáze mléčné zralosti. Během

dozrávání dochází ke ztrátě korelace, především díky utilizaci většiny volného prolinu do proteinů v zrně.



Obrázek 15: Hodnoty genotypů 1/x obsah prolinu [µmol/g] na kontrolní lokalitě Brno a suché lokalitě Žabčice



Obrázek 16: Hodnoty genotypů 2/x obsah prolinu [µmol/g] na kontrolní lokalitě Brno a suché lokalitě Žabčice

Byla provedena korelační analýza mezi zjištěnými fyziologickými parametry, HTS, podílem zrna a výnosem zrna na rostlinu. Výsledky ukázaly některé statisticky významné korelace mezi obsahem prolinu v rostlině, relativním obsahem vody, osmotickým potenciálem a kvantitativními a kvalitativními znaky u jednotlivých potomstev na obou lokalitách (viz Tabulka 4, 5, 6 a 7). Zjištěné vztahy však nelze snadno interpretovat, protože se trendy neopakovaly ani v rámci potomstev, ani podle lokality. Podobné závěry byly publikovány např. v práci Mattioli et al. (2009), kteří zjistili, že korelace mezi koncentrací prolinu a obsahem vody není příliš těsná. Osmotické přizpůsobení se může výrazně lišit mezi druhy a genotypy podle kapacity přizpůsobení, druhu akumulovaných solutů a jejich relativního přispívání ve snižování osmotického potenciálu (Chen a Jiang, 2010).

Tabulka 4: Brno 1/x genotypy korelace

| Brno 1/x | <i>Prolin</i> [$\mu\text{mol/g}$] | <i>RWC</i> [%] | <i>OP</i> |
|------------------------------|-------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>HTS</i> [g] | -0,28 | -0,30 | 0,38 |
| <i>Přepad</i> [%] | -0,53 | 0,19 | 0,38 |
| <i>Výnos na rostlinu</i> [g] | -0,02 | 0,47 | 0,39 |
| <i>Škrob</i> [%] | -0,04 | 0,81** | 0,05 |
| <i>Dus. Látky</i> [%] | 0,60 | -0,59 | -0,35 |

Tabulka 5: Brno 2/x genotypy korelace

| Brno 2/x | <i>Prolin</i> [$\mu\text{mol/g}$] | <i>RWC</i> [%] | <i>OP</i> |
|------------------------------|-------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>HTS</i> [g] | -0,25 | -0,03 | -0,48 |
| <i>Přepad</i> [%] | -0,36 | 0,28 | 0,11 |
| <i>Výnos na rostlinu</i> [g] | -0,38 | 0,12 | -0,50 |
| <i>Škrob</i> [%] | -0,14 | 0,36 | 0,75* |
| <i>Dus. Látky</i> [%] | 0,40 | -0,50 | -0,17 |

Tabulka 6: Žabčice 1/x genotypy korelace

| Žabčice 1/x | <i>Prolin</i> [$\mu\text{mol/g}$] | <i>RWC</i> [%] | <i>OP</i> |
|------------------------------|-------------------------------------|----------------|-----------|
| <i>HTS</i> [g] | 0,01 | -0,45 | -0,09 |
| <i>Přepad</i> [%] | -0,54 | -0,54 | 0,54 |
| <i>Výnos na rostlinu</i> [g] | -0,06 | -0,70* | 0,28 |
| <i>Škrob</i> [%] | -0,38 | -0,02 | 0,69* |
| <i>Dus. Látky</i> [%] | 0,44 | 0,15 | -0,58 |

Tabulka 7: Žabčice 2/x genotypy korelace

| <i>Žabčice 2/x</i> | <i>Prolin [$\mu\text{mol/g}$]</i> | <i>RWC [%]</i> | <i>OP</i> |
|------------------------------|--|----------------|-----------|
| <i>HTS [g]</i> | -0,01 | -0,43 | -0,49 |
| <i>Přepad [%]</i> | 0,55 | -0,14 | -0,57 |
| <i>Výnos na rostlinu [g]</i> | 0,06 | -0,36 | -0,58 |
| <i>Škrob [%]</i> | -0,14 | -0,46 | 0,12 |
| <i>Dus. Látky [%]</i> | -0,42 | 0,52 | 0,67* |

* statisticky významné pro $p=0,05$; ** statisticky významné pro $p=0,01$

Linie 1/x $n=10$; Linie 2/x $n=9$

6 ZÁVĚR

Hodnocení bylo provedeno z výběru linií ječmene vytvořených z reciprokého křížení sladovnické odrůdy Jersey a syrské odrůdy Tadmor, která byla zvolena jako donor znaků tolerance k suchu. Bylo hodnoceno 20 rekombinantních linií na dvou lokalitách. Lokalita v Brně představuje vláhově stabilní lokalitu na těžších půdách s optimálním vodním režimem. Lokalita v Žabčicích představuje suchou lokalitu s nižším množstvím srážek, výskytem srážkového stínu a písčitým podložím půd, které odvádí vláhu hlouběji do půdního profilu, kde se stává méně dostupnou rostlinám.

Celkově byly u jednotlivých genotypů sledovány dvě skupiny parametrů, parametry spojené s výnosem a kvalitou zrna u generace F4, F5, a F6 a parametry přispívající k osmotickému přizpůsobení v generaci F6. Na kontrolní lokalitě v Brně dosáhla obě potomstva srovnatelného a vyššího výnosu zrna v gramech na rostlinu, než na suché lokalitě, kde došlo ke snížení výnosu přibližně na polovinu. Hmotnost tisíce semen je geneticky založeným znakem ovlivňujícím jak výnos, tak kvalitu ječného zrna. Na kontrolní lokalitě dosáhly nejvyšších hodnot tohoto parametru linie po matce Jersey. Na suché lokalitě došlo u většiny linií ke snížení HTS, s výjimkou několika genotypů, u kterých byla HTS vyšší nebo shodná (2/23, 2/26 a 2/47S). Poměr mezi přepadem na síti o velikosti 2 mm mohl být ovlivněn nejen rozdílnou morfologií obilky, ale i vyšším podílem menších zrn na suché lokalitě. I zde bylo nalezeno několik genotypů, které dosáhly lepšího nebo srovnatelného poměru přepadu na suché lokalitě (1/36, 1/40).

Z kvalitativních znaků byl sledován obsah dusíkatých látek a škrobu. Obsah dusíkatých látek byl nejvyšší na suché lokalitě u potomstev matky Jersey. Podobných hodnot dosáhla i potomstva matky Tadmor, v obou případech byly hodnoty vysoké (nad 14 %). Vzhledem k přísným kritériím na obsah dusíkatých látek v zrně pro výrobu sladu, které negativně ovlivňují průběh kvašení je žádoucí, aby horní hranice obsahu byla pod 11 %. Sladovnická odrůda Jersey si zachovala na kontrolní i suché lokalitě vysoký potenciál akumulace škrobu oproti linii Tadmor. U rekombinantních linií byl ve většině případů pozorován pokles obsahu škrobu na suché lokalitě. Vzhledem k vysoké míře akumulace dusíkatých látek nejsou dané genotypy použitelné jako sladovnické

ječmeny, ale některé by mohly sloužit jako výchozí materiál pro další křížení, například při šlechtění odrůd určených pro krmivářské a potravinářské účely.

Dále byly hodnoceny fyziologické parametry spojované s tolerancí rostlin vůči suchu. Do této skupiny parametrů patří relativní obsah vody, obsah prolinu a osmotický potenciál. Relativní obsah vody u linií v kontrolní variantě dosáhl stabilnějších a vyšších hodnot než na suché lokalitě. Tomu odpovídalo zvýšení obsahu prolinu v listech u většiny linií na suché lokalitě. Na suché lokalitě byly také zjištěny vyšší hodnoty osmotického potenciálu u linií po matce Jersey ve srovnání s potomstvy matky Tadmor. Vzhledem k proměnlivému charakteru akumulace prolinu, který může být za obnovení vhodných podmínek pro růst rychle využíván, nelze množství prolinu jednoznačně interpretovat ve vztahu k intenzitě stresové reakce. Je dále možné, že k udržení růstu a maximalizaci výnosového potenciálu napomohly ochranné efekty jiných kompatibilních solutů. Snížení osmotického potenciálu může být také způsobeno rychlejšími vadnutími pletiv u genotypů s nižší tolerancí k suchu.

Na základě všech hodnocených parametrů však nebyl nalezen genotyp, který by vykazoval požadované hodnoty všech sledovaných parametrů, což by mohlo souviset s malým počtem hodnocených linií. Větší rozsah hodnocení však byl nad rámec řešení této diplomové práce.

7 ZDROJE

AHMED, I. M., H. DAI, W. ZHENG, F. CAO, G. ZHANG, D. SUN a F. WU. Genotypic differences in physiological characteristics in the tolerance to drought and salinity combined stress between Tibetan wild and cultivated barley. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2012, **63**, 49-60. DOI: 10.1016/j.plaphy.2012.11.004. ISSN 09819428.

ALI, Q., M. ASHRAF AND H.R. ATHAR. Exogenously applied proline at different growth stages enhances growth of two maize cultivars grown under water deficit conditions. *Pakistan Journal of Botany*, 2007 **39**(4): 1133-1144

ALLEN, L. H., R. R. VALLE, J. W. JONES a P. H. JONES. Soybean Leaf Water Potential Responses to Carbon Dioxide and Drought. *Agronomy Journal*. 1998, **90**(3), 375-383. DOI: 10.2134/agronj1998.00021962009000030010x. ISSN 0002-1962.

ARAUS, J. L. Plant Breeding and Drought in C3 Cereals: What Should We Breed For? *Annals of Botany*. 2002, **89**(7), 925-940. DOI: 10.1093/aob/mcf049. ISSN 03057364.

ARORA, A., R.K. SAIRAM a G.C. SRIVASTAVA. Oxidative stress and antioxidative systems in plants. *Current Science*, 2002, 82: 1227-1238.

ASHRAF, M a P. HARRIS. *Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches*. New York: Food Products Press, 2005. ISBN 1-56022-965-9.

ASHRAF, M. a M.R. FOOLAD. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany*. 2007, **59**(2), 206-216. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2005.12.006. ISSN 00988472.

BARNABÁS, B., K. JÄGER a A. FEHÉR. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell & Environment*. 2008, **31**(1). DOI: 10.1111/j.1365-3040.2007.01727.x. ISSN 0140-7791.

BATES, L. S., R. P. WALDREN a I. D. TEARE. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*. 1973, **39**(1), 205-207. DOI: 10.1007/BF00018060. ISSN 0032-079x.

BATCHELOR, D. W., B. BASSO a J. O. PAZ. Examples of strategies to analyse spatial and temporal yield variability using crop models. *European Journal of Agronomy*. 2002, (18), 141-158.

BAUM, M., M. von KORFF, P. GUO, et al., Molecular Approaches and Breeding Strategies for Drought Tolerance in Barley. *Genomics-Assisted Crop Improvement*. Dordrecht: *Springer Netherlands*, 2007, s. 51. DOI: 10.1007/978-1-4020-6297-1_3. ISBN 978-1-4020-6296-4.

BERGER, B., B. PARENT a M. TESTER. High-throughput shoot imaging to study drought responses. *Journal of Experimental Botany*. 2010, **61**(13), 3519-3528. DOI: 10.1093/jxb/erq201.

BEWLEY, J., M. BLACK a P. HALMER. *The encyclopedia of seeds: science, technology and uses*. Cambridge, MA: CABI, 2006. ISBN 9780851997230.

BLÁHA, L. a F. HNILIČKA. VÝZNAM VLASTNOSTÍ KOŘENŮ A SEMEN PRO ODOLNOST ROSTLIN VŮČI ABIOTICKÝM STRESORŮM. In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2006: (Sborník příspěvků)*. Česká zemědělská univerzita v Praze, 2006, s. 1-9. ISBN 80 – 213 – 1484 - 2.

BLUM, A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regulation*. 1996, **20**(2), 135-148. DOI: 10.1007/BF00024010. ISSN 0167-6903.

BLUM, A. Effective use of water (EUW) and not water-use efficiency (WUE) is the target of crop yield improvement under drought stress. *Field Crops Research*. 2009, **112**(2-3), 119-123. DOI: 10.1016/j.fcr.2009.03.009. ISSN 03784290.

BLUM, A. *Plant breeding for stress environments*. Boca Raton, Fla.: CRC Press, 1988, 223 p. ISBN 0849363888.

BLUM, A., J. ZHANG a H.T. NGUYEN. Consistent differences among wheat cultivars in osmotic adjustment and their relationship to plant production. *Field Crops Research* . 1999, **64**(3), 287-291. DOI: 10.1016/S0378-4290(99)00064-7. ISSN 03784290.

BLUM, A.. *Plant breeding for water-limited environments*. New York: Springer, 2011. ISBN 1441974903.

BOHNERT, H. J. a R. G. JENSEN. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology*. 1996, **14**(3), 89-97. DOI: 10.1016/0167-7799(96)80929-2. ISSN 01677799.

BROUQUISSE R., WEIGEL P., RHODES D., YOCUM C. F., HANSON A. D. Evidence for a ferredoxin-dependent choline monooxygenase from spinach chloroplast stroma. *Plant Physiology*. 1989, 90: 322-329

CIAIS, P., M. REICHSTEIN, N. VIOVY, et al., Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*. 2005, **437**(7058), 529-533. DOI: 10.1038/nature03972. ISSN 0028-0836.

COLLINS, R., KRISTENSEN, P. a THYSSEN, N. EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY. *Water resources across Europe confronting water scarcity and drought*. Copenhagen, Denmark: European Environment Agency, 2009. ISBN 9789291679898.

CORRAL, J. A. R., N. DURÁN PUGA, J. de J. SÁNCHEZ GONZÁLEZ, J. RON PARRA, D. R. GONZÁLEZ EGUIARTE, J.B. HOLLAND a G. MEDINA GARCÍA. Climatic Adaptation and Ecological Descriptors of 42 Mexican Maize Races. *Crop Science*. 2007, **48**(4), 1502-. DOI: 10.2135/cropsci2007.09.0518. ISSN 1435-0653.

COSSANI, C.M., R. SAVIN a G.A. SLAFER. Contrasting performance of barley and wheat in a wide range of conditions in Mediterranean Catalonia (Spain). *Annals of Applied Biology*. 2007, **151**(2), 167-173. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2007.00177.x. ISSN 0003-4746.

CRAMER, G. R., K. URANO, S. DELROT, M. PEZZOTTI a K. SHINOZAKI. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biology*. 2011, **11**(1), 163-. DOI: 10.1186/1471-2229-11-163. ISSN 1471-2229.

ČERNÝ, L.: Jarní sladovnický ječmen. Vyd. 1. Praha: Pro katedru rostlinné výroby, FAPPZ, ČZU v Praze vydalo vydavatelství Kurent, 2007, 39 s. ISBN 978-80-87111-04-8.

DOGANLAR, S., A. FRARY a S.D. TANKSLEY. The genetic basis of seed-weight variation: tomato as a model system. *Theoretical and Applied Genetics*. 2000, **100**(8), 1267-1273.

DOLFERUS, R., X. JI a R. A. RICHARDS. Abiotic stress and control of grain number in cereals. *Plant Science*. 2011, **181**(4), 331-341. DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.05.015. ISSN 01689452.

DREISEITL, A.: Postulation of genes for resistance to powdery mildew in spring barley cultivars registered in the Czech Republic from 1996 to 2010. *Euphytica*. 2013, **191**(2), s. 183-189.

DREISEITL, A.: Odolnost odrůd a její využití k snížení škodlivosti padlí ječmene. Vyd. 1. Kroměříž: Agrotest fyto, 2010, 23 s. ISBN 978-80-904594-5-8.

EARL, H.J., DAVIS, R.F., Effect of drought stress on leaf and whole canopy radiation use efficiency and yield of maize. *Agronomy Journal*, 2003, 95, 688–696.

ELLIS, R.P., B.P. FORSTER, D. ROBINSON, L.L. HANDLEY, D.C. GORDON, J.R. RUSSELL a W. POWELL. Wild barley: a source of genes for crop improvement in the 21st century? *Journal of Experimental Botany*. 2000, **51**(342), 9-17. DOI: 10.1093/jexbot/51.342.9.

ESSER K., U. LÜTTGE, W. BEYSCHLAG, J. MURATA. *Progress in Botany Vol 68*. Online-Ausg. New York: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2007. ISBN 9783540368304. s 157

FLEURY, D., S. JEFFERIES, H. KUCHEL a P. LANGRIDGE. Genetic and genomic tools to improve drought tolerance in wheat. *Journal of Experimental Botany*. 2010, **61**(12), 3211-3222. DOI: 10.1093/jxb/erq152.

FOX, G. P., A. KELLY, D. POULSEN, A. INKERMAN a R. HENRY. Selecting for increased barley grain size. *Journal of Cereal Science*. 2006, **43**(2), 198-208. DOI: 10.1016/j.jcs.2005.08.004. ISSN 07335210.

FRARY, A., T. M. FULTON, D. ZAMIR a S. D. TANKSLEY. Advanced backcross QTL analysis of a *Lycopersicon esculentum* x *L. pennellii* cross and identification of possible orthologs in the Solanaceae. *TAG Theoretical and Applied Genetics*. 2004, **108**(3), 485-496. DOI: 10.1007/s00122-003-1422-x. ISSN 0040-5752.

FUKALOVÁ, P., POKLADNÍKOVÁ, H.: Land use developmental trends in cadastral area Žabčice. *Acta universitatis agriculturae et silviculturae mendelianae brunensis.*, 2010, LVIII, No. 2, pp. 69-76

GARCÍA DEL MORAL, L. F., J. M. RAMOS a L. RECALDE. Tillering Dynamics of Water Barley as Influenced by Cultivar and Nitrogen Fertilizer: A Field Study1. *Crop Science*. 1984, **24**(1), 179-. DOI: 10.2135/cropsci1984.0011183X002400010042x. ISSN 0011-183x.

GONZÁLEZ, L. a M. GONZÁLEZ-VILAR. Determination of Relative Water Content. *Handbook of Plant Ecophysiology Techniques*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003, s. 207. DOI: 10.1007/0-306-48057-3_14. ISBN 0-7923-7053-8. 210-211 s.

GRABOV, A. Plant KT/KUP/HAK Potassium Transporters: Single Family - Multiple Functions. *Annals of Botany*. 2007, **99**(6), 1035-1041. DOI: 10.1093/aob/mcm066. ISSN 0305-7364.

HARE, P. D., W. A. CRESS a J. VAN STADEN. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment*. 1998, **21**(6), 535-553. DOI: 10.1046/j.1365-3040.1998.00309.x. ISSN 0140-7791.

HATZIG, S., L. I. ZAHARIA, S. ABRAMS, M. HOHMANN, L. LEGOAHEC, A. BOUCHEREAU, N. NESI a R. J. SNOWDON. Early Osmotic Adjustment Responses in Drought-Resistant and Drought-Sensitive Oilseed Rape. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2014, **56**(8), 797-809. DOI: 10.1111/jipb.12199. ISSN 16729072.

HLAVINKA, P., M. TRNKA, D. SEMERÁDOVÁ, M. DUBROVSKÝ, Z. ŽALUD a M. MOŽNÝ. Effect of drought on yield variability of key crops in Czech Republic. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2009, **149**(3-4), 431-442. DOI: 10.1016/j.agrformet.2008.09.004. ISSN 01681923.

HORÁKOVÁ, V., BENEŠ, F. a MEZLÍK, T.: Seznam doporučených odrůd 2007: Pšenice ozimá, pšenice jarní, ječmen jarní, ječmen ozimý, žito ozimé, tritikale ozimé, oves setý pluchatý, hrách polní. Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský Brno: GILL s.r.o, 2007. ISBN 80-86548-92-9.

HORÁKOVÁ, V., DVOŘÁČKOVÁ, O. a MEZLÍK, T.: Seznam doporučených odrůd 2011: Pšenice ozimá, pšenice jarní, ječmen jarní, ječmen ozimý, žito ozimé, tritikale ozimé, oves setý pluchatý, hrách polní. Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský Brno: GILL s.r.o, 2011. ISBN 978-80-7401-043-9.

HOSSAIN, A., J. A. TEIXEIRA DA SILVA, M. V. LOZOVSKAYA a V. P. ZVOLINSKY. High temperature combined with drought affect rainfed spring wheat and barley in South-Eastern Russia: I. Phenology and growth. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2012, **19**(4), 473-487. DOI: 10.1016/j.sjbs.2012.07.005. ISSN 1319562x.

HSU, S.Y., Y.T. HSU a C.H. KAO. The effect of polyethylene glycol on proline accumulation in rice leaves. *Biologia Plantarum*. 2003, **46**(1), 73-78. DOI: 10.1023/A:1022362117395. ISSN 00063134.

HUMMEL, I., F. PANTIN, R. SULPICE, et al., Arabidopsis Plants Acclimate to Water Deficit at Low Cost through Changes of Carbon Usage: An Integrated Perspective Using Growth, Metabolite, Enzyme, and Gene Expression Analysis. *Plant physiology*. 2010, **154**(1), 357-372. DOI: 10.1104/pp.110.157008. ISSN 0032-0889.

CHAVES, M. M. a M. M. OLIVEIRA. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*. 2004, (55), 2365-2384. DOI: 10.1093/jxb/erh269.

CHAVES, M. M. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*. 1991, **42**(234), 1-16.

CHEN, H. a J. G. JIANG. Osmotic adjustment and plant adaptation to environmental changes related to drought and salinity. *Environmental Reviews*. 2010, **18**(NA), 309-319. DOI: 10.1139/A10-014. ISSN 1208-6053.

CHEN, Tony H.H a Norio MURATA. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Current Opinion in Plant Biology*. 2002, **5**(3), 250-257. DOI: 10.1016/S1369-5266(02)00255-8. ISSN 13695266.

CHIANG, H.-H. a A. M. DANDEKAR. Regulation of proline accumulation in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh during development and in response to desiccation. *Plant, Cell and Environment*. 1995, **18**(11), 1280-1290. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1995.tb00187.x. ISSN 0140-7791.

CHIMENTI, C. A., M. MARCANTONIO a A. J. HALL. Divergent selection for osmotic adjustment results in improved drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) in both early growth and flowering phases. *Field Crops Research*. 2006, **95**(2-3), 305-315. DOI: 10.1016/j.fcr.2005.04.003. ISSN 03784290.

IYER, S. a A. CAPLAN. Products of proline catabolism can induce osmotically regulated genes in rice. *Plant Physiology*. 1998, **116**(1): 203-211.

JAMIESON, P. D., R. J. MARTIN a G. S. FRANCIS. Drought influences on grain yield of barley, wheat, and maize. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. 1995, **23**(1), 55-66. DOI: 10.1080/01140671.1995.9513868. ISSN 0114-0671.

KADIOGLU, A., R. TERZI, N. SARUHAN a A. SAGLAM. Current advances in the investigation of leaf rolling caused by biotic and abiotic stress factors. *Plant Science*. 2012, **182**, 42-48. DOI: 10.1016/j.plantsci.2011.01.013. ISSN 01689452.

KISHOR, P.B.K., S. SANGAM, R.N. AMRUTHA, P. SRI LAXMI, K.R. NAIDU, K.R.S.S. RAO, S. RAO, K.J. REDDY, P. THERIAPPAN and N. SREENIVASULU. 2005. Regulation of proline biosynthesis, degradation, uptake and transport in higher plants: its implications in plant growth and abiotic stress tolerance. *Current Science*., **88**(3): 424-438.

KLEM, K., 2008: Dosažení nejvhodnější struktury porostu jarního ječmene. Úroda, roč. LVI/2008, č. 1, Profi Press, Praha, s. 36 – 39 ISSN 0139-6013.

KORFF, M. von, H. WANG, J. LÉON a K. PILLEN. AB-QTL analysis in spring barley: II. Detection of favourable exotic alleles for agronomic traits introgressed from wild barley (*H. vulgare ssp. spontaneum*). *Theoretical and Applied Genetics*. 2006, **112**(7), 1221-1231. DOI: 10.1007/s00122-006-0223-4. ISSN 0040-5752.

KORFF, M. von, S. RADOVIC, W. CHOUMANE, et al., Asymmetric allele-specific expression in relation to developmental variation and drought stress in barley hybrids. *The Plant Journal*. 2009, **59**(1), 14-26. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2009.03848.x. ISSN 09607412.

KOVACH, M. J., M. T. SWEENEY a S. R. MCCOUCH. New insights into the history of rice domestication. *Trends in Genetics*. 2007, **23**(11), 578-587. DOI: 10.1016/j.tig.2007.08.012. ISSN 01689525.

KUDOYAROVA, G. R., V. P. KHOLODOVA a D. S. VESELOV. Current state of the problem of water relations in plants under water deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2013, **60**(2), 165-175. DOI: 10.1134/S1021443713020143. ISSN 1021-4437.

KUMLEHN J. a N. STEIN :*Biotechnological approaches to barley improvement*. New York: Springer, 2014. ISBN 9783662444054.

LANCASHIRE, P. D., H. BLEIHOLDER, T. VAN DEN BOOM, P. LANGELÜDDEKE, R. STAUSS, E. WEBER a A. WITZENBERGER. A uniform decimal code for growth stages of crops and weeds. *Annals of Applied Biology*. 1991, **119**(3), 561-601. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1991.tb04895.x. ISSN 0003-4746.

LANG, F. Mechanisms and Significance of Cell Volume Regulation. *Journal of the American College of Nutrition* . 2007, **26**(sup5), 613S-623S. DOI: 10.1080/07315724.2007.10719667. ISSN 0731-5724.

LONGIN, C. F. H., J. MÜHLEISEN, H. P. MAURER, H. ZHANG, M. GOWDA a J. Ch. REIF. Hybrid breeding in autogamous cereals. *Theoretical and Applied Genetics* . 2012, **125**(6), 1087-1096. DOI: 10.1007/s00122-012-1967-7. ISSN 0040-5752.

MAGGIO, A., S. MIYAZAKI, P. VERONESE, et al., Does proline accumulation play an active role in stress-induced growth reduction? *The Plant Journal*. 2002, **31**(6), 699-712. DOI: 10.1046/j.1365-313X.2002.01389.x. ISSN 09607412.

MARTINOIA, E., M. KLEIN, M. GEISLER, L. BOVET, C. FORESTIER, Ü. KOLUKISAOGLU, B. MÜLLER-RÖBER a B. SCHULZ. Multifunctionality of plant ABC transporters – more than just detoxifiers. *Planta* . 2002, **214**(3), 345-355. DOI: 10.1007/s004250100661. ISSN 0032-0935.

MATTIOLI, R., P. CONSTANTINO a M. TROVATO. Proline accumulation in plants: Not only stress. *Plant Signaling & Behavior*. 2009,**4**(11), 1016-1018. DOI: 10.4161/psb.4.11.9797.

MAURER, A., V. DRABA a K. PILLEN. Genomic dissection of plant development and its impact on thousand grain weight in barley through nested association mapping. *Journal of Experimental Botany* 2016, **67**(8), 2507-2518. DOI: 10.1093/jxb/erw070.

MORISON, J.I.L, N.R BAKER, P.M MULLINEAUX a W.J DAVIES. Improving water use in crop production. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2008, **363**(1491), 639-658. DOI: 10.1098/rstb.2007.2175. ISSN 0962-8436.

MUNNS, R., R. A. JAMES, X. R. R. SIRAUT, R. T. FURBANK a H. G. JONES. New phenotyping methods for screening wheat and barley for beneficial responses to water deficit. *Journal of Experimental Botany* 2010, **61**(13), 3499-3507. DOI: 10.1093/jxb/erq199.

MUNNS, R. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* . 2005, **167**(3), 645-663. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2005.01487.x. ISSN 0028646x.

NAYYAR, H. a D.P. WALIA. Water stress induced proline accumulation in contrasting wheat genotypes as affected by calcium and abscisic acid. *Biologia Plantarum*. 2003, **46**(2), 275-279. DOI: 10.1023/A:1022867030790. ISSN 00063134.

NESS, B. D. *Magill's encyclopedia of science: plant life*. Pasadena, Calif.: Salem Press, 2003, 4 v. ISBN 15876508863. s 917-920

NEVO, E., a G. CHEN. Drought and salt tolerances in wild relatives for wheat and barley improvement. *Plant, Cell & Environment*. 2010, **33**(4), 670-685. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.02107.x. ISSN 01407791.

NEWTON A. C., AKAR T., BARESEL J. P., BEBELI P. J., BETTENCOURT E., BLADENOPOULOS K. V., CZEMBOR J. H., FASOULA D. A., KATSIOTIS A., KOUTIS K., KOUTSIKA-SOTIRIOU M., KOVACS G., LARSSON H., PINHEIRO DE CARVALHO M. A. A., RUBIALES D., RUSSELL J., DOS SANTOS T. M. M., VAZ PATTO M. C. Cereal landraces for sustainable agriculture.: A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 2010, **30**(2), 237-269. DOI: 10.1051/agro/2009032. ISSN 1774-0746.

OUKARROUM, A., S. EL MADIDI, G. SCHANSKER a R. J. STRASSER. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. *Environmental and Experimental Botany*. 2007, **60**(3), 438-446. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2007.01.002. ISSN 00988472.

ÖZTÜRK, L. a Y. DEMIR. In vivo and in vitro protective role of proline. *Plant Growth Regulation*. **38** (3), 259-264. DOI: 10.1023/A:1021579713832. ISSN 01676903.

PADLEY, S. N. a B. K. SINHA. *Plant Physiology*. 4th. New Delhi (India): Vikas Publishing House Pvt Ltd, 2006, 680 s. ISBN 9788125918790.

PARZIES, H.K., W. SPOOR a R.A. ENNOS. Inferring seed exchange between farmers from population genetic structure of barley landrace Arabi Aswad from Northern Syria. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2004, **51**(5), 471-478. DOI: 10.1023/B:GRES.0000024157.67531.88. ISSN 0925-9864.

PASAM, R. K., R. SHARMA, M. MALOSETTI, F. A. VAN EEUWIJK, G. HASENEYER, B. KILIAN a A. GRANER. Genome-wide association studies for agronomical traits in a world wide spring barley collection. *BMC Plant Biology*. 2012, **12**(1), 16- . DOI: 10.1186/1471-2229-12-16. ISSN 1471-2229.

PEARSON, J. a G. R. STEWART. Free proline and prolamin protein in the grain of three barley varieties subjected to a gradient of water supply. *Journal of Experimental Botany*. 1990, **51**(226), 515-519.

PETR, J., ČERNÝ, V., HRUŠKA L. 1980: Tvorba výnosu hlavních polních plodin. SZN Praha, s. 97 – 204.

PIFFANELLI, P., ZHOU, F., CASAIS, C., ORME, J., JAROSCH, B., SCHAFFRATH, U., COLLINS, N. C., PANSTRUGA, R. and SCHULZE-LEFERT, P.: The Barley MLO Modulator of Defense and Cell Death Is Responsive to Biotic and Abiotic Stress Stimuli. *Plant physiology*. 2002, **129**(3), 1076-1085.

PILLEN, K., A. ZACHARIAS a J. LÉON. Advanced backcross QTL analysis in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2003, **107**(2), 340-352. DOI: 10.1007/s00122-003-1253-9. ISSN 0040-5752.

PORTER, J. R. a M. GAWITH. Temperatures and the growth and development of wheat: a review. *European Journal of Agronomy*. 1999, **10**(1), 23-36. DOI: 10.1016/S1161-0301(98)00047-1. ISSN 11610301.

POTOKINA, E., M. CASPERS, M. PRASAD, R. KOTA, H. ZHANG, N. SREENIVASULU, M. WANG a A. GRANER. Functional association between malting quality trait components and cDNA array based expression patterns in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Molecular Breeding* . 2004, **14**(2), 153-170. DOI: 10.1023/B:MOLB.0000038004.21342.3c. ISSN 1380-3743.

POTOKINA, E., N. SREENIVASULU, L. ALTSCHMIED, W. MICHALEK a A. GRANER. Differential gene expression during seed germination in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Functional & Integrative Genomics* . 2002, **2**(1-2), 28-39. DOI: 10.1007/s10142-002-0050-x. ISSN 1438-793x.

PROCHÁZKA, S. *Fyziologie rostlin*. Vyd. 1. Praha: Academia, 1998, 484 s. ISBN 80-200-0586-2.

PROCHÁZKA, S. *Morfologie a fyziologie rostlin*. 1.vyd. Brno: Vysoká škola zemědělská, 1994. ISBN 80-7157-108-3.

RAJENDRAKUMAR, C.S.V., B.V.D. REDDY and A.R. REDDY. Proline-protein interactions: protection of structural and functional integrity of M4 lactate dehydrogenase. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 1994, 201: 957-963.

RATHINASABAPATHI, B. Metabolic Engineering for Stress Tolerance: Installing Osmoprotectant Synthesis Pathways. *Annals of Botany*. 2002, **86**(4), 709-716. DOI: 10.1006/anbo.2000.1254. ISSN 03057364.

REYNOLDS, M., F. DRECCER a R. TRETOWAN. Drought-adaptive traits derived from wheat wild relatives and landraces. *Journal of Experimental Botany*. 2007, **58**(2), 177-186. DOI: 10.1093/jxb/erl250.

RHODES D., HANSON A. D. : Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1993, 44: 357-384 DOI: 10.1146/annurev.pp.44.060193.002041

RODZIEWICZ, P., B. SWARCEWICZ, K. CHMIELEWSKA, A. WOJAKOWSKA a M. STOBIECKI. Influence of abiotic stresses on plant proteome and metabolome changes. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2014, **36**(1), 1-19. DOI: 10.1007/s11738-013-1402-y. ISSN 0137-5881.

ROGER M. J. R.. *Handbook of plant ecophysiology techniques*. Boston: Kluwer Academic Publishers, 2001. ISBN 9780306480577. 207-212 s.

ROŽNOVSKÝ, J. (ed.). *Extrémy oběhu vody v krajině: sborník abstraktů a CD s příspěvky z mezinárodní konference : Mikulov 8.-9. dubna 2014*. 1. vyd. Praha: Nakladatelství Českého hydrometeorologického ústavu, 2014, 55 s. ISBN 978-80-87577-29-5.

RUSSELL, P. J., P. E. HERTZ a B. MCMILLAN. *Biology: The Dynamic Science*. 4. Cengage Learning, 2016. ISBN 9781305856103.

SAKAMOTO, A. a N. MURATA. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: clues from transgenic plants. *Plant, Cell and Environment*. 2002, **25**(2), 163-171. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2001.00790.x. ISSN 0140-7791.

SARADHI, P.P., S. ALIAARORA a K.V.S.K. PRASAD. Proline Accumulates in Plants Exposed to uv Radiation and Protects Them against uv-Induced Peroxidation. *Biochemical and Biophysical Research Communications*. 1995, **209**(1), 1-5. DOI: 10.1006/bbrc.1995.1461. ISSN 0006291x.

SEKI, M., T. UMEZAWA, K. URANO a K. SHINOZAKI. Regulatory metabolic networks in drought stress responses. *Current Opinion in Plant Biology*. 2007, **10**(3), 296-302. DOI: 10.1016/j.pbi.2007.04.014. ISSN 13695266.

SEMENOV, M. A. a P. R. SHEWRY. Modelling predicts that heat stress, not drought, will increase vulnerability of wheat in Europe. *Scientific Reports*. 2011, 1. DOI: 10.1038/srep00066. ISSN 2045-2322.

SERRAJ, R. a T. R. SINCLAIR. Osmolyte accumulation: can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant, Cell and Environment*. 2002, **25**(2), 333-341. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2002.00754.x. ISSN 0140-7791.

SHAKHATREH, Y., N. HADDAD, M. ALRABABAH, S. GRANDO a S. CECCARELLI. Phenotypic diversity in wild barley (*Hordeum vulgare L. ssp. spontaneum* (C. Koch) Thell.) accessions collected in Jordan. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2010, **57**(1), 131-146. DOI: 10.1007/s10722-009-9457-8. ISSN 0925-9864.

SOLAŘOVÁ, E., L. Holková, M. Bradáčová a P. Smutná. Osmotic adjustment and activity of stress-related genes in wheats of different origin exposed to water stress. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2016, **63**(4), 532-541. DOI: 10.1134/S1021443716030146. ISSN 1021-4437.

STASZKOVÁ, L. a J. TÁBORSKÝ. Vliv chladového stresu na metabolismus prolinu pšenice. In: Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2005. Praha-Ruzyně: Výzkumný ústav rostlinné výroby Praha Ruzyně, 2005, s. 287-290. ISBN 80-86555-63-1.

STEDUTO, P.: Crop yield response to water. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2012, xiii, 500 p. FAO irrigation and drainage paper, 66. ISBN 92-510-7274-4.

SUZUKI, N., R. M. RIVERO, V. SHULAEV, E. BLUMWALD a R. MITTLER. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist*. 2014, **203**(1), 32-43. DOI: 10.1111/nph.12797. ISSN 0028646x.

SWAMY, B.P. M. a N. SARLA. Yield-enhancing quantitative trait loci (QTLs) from wild species. *Biotechnology Advances*. 2008, **26**(1), 106-120. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2007.09.005. ISSN 07349750.

SZABADOS, L. a A. SAVOURÉ. Proline: a multifunctional amino acid. *Trends in Plant Science*. 2010, **15**(2), 89-97. DOI: 10.1016/j.tplants.2009.11.009. ISSN 13601385.

SZIRA, F., A. F. BÁLINT, A. BÖRNER a G. GALIBA. Evaluation of Drought-Related Traits and Screening Methods at Different Developmental Stages in Spring Barley. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2008, **194**(5), 334-342. DOI: 10.1111/j.1439-037X.2008.00330.x. ISSN 09312250.

TAIZ, L., E. ZEIGER, I. M. MØLLER a A. MURPHY. *Plant physiology and development*. Sixth edition. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Publishers, 2015. ISBN 978-1-60535-255-8.

TAJI T., CH. OHSUMI, S. IUCHI, M. SEKI, M. KASUGA, M. KOBAYASHI, K. YAMAGUCHI-SHINOZAKI a K. SHINOZAKI. Important roles of drought- and cold-inducible genes for galactinol synthase in stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*. 2002, **29**(4), 417-426. DOI: 10.1046/j.0960-7412.2001.01227.x. ISSN 0960-7412.

TANKSLEY, S. D. a S. R. MCCOUCH Seed Banks and Molecular Maps: Unlocking Genetic Potential from the Wild. *Science*. 1997, **277**(5329), 1063-1066. DOI: 10.1126/science.277.5329.1063. ISSN 00368075.

TARDY, F., CREACH, A. a HAVAUX, M.: Photosynthetic pigment concentration, organization and interconversions in a pale green Syrian landrace of barley (*Hordeum vulgare* L., Tadmor) adapted to harsh climatic conditions. *Plant, Cell and Environment*. 1998, **21**(5), 479-489.

TEULAT, B., MERAH, O., SIRAUT, X., BORRIES, C., WAUGH, R., THIS, D.: QTLs for grain carbon isotope discrimination in field-grown barley. *Theoretical and applied genetics*. 2002, **106**(1), 118–126.

TEULAT, B., MONNEVEUX, P., WERY, J., BORRIES, C., SOUYRIS, I., CHARRIER, A. a THIS, D.: Relationships between relative water content and growth parameters under water stress in barley: a QTL study. *New Phytologist*. 1997a, **137**(1), s. 99-107.

TEULAT, B., REKIKA D., M. M. NACHIT a P. MONNEVEUX. Comparative osmotic adjustments in barley and tetraploid wheats. *Plant Breeding*. 1997b, **116**(6), 519-523. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1997.tb02183.x. ISSN 0179-9541.

TEULAT, B., THIS, D., KHAIRALLAH, M., BORRIES, C., RAGOT, C., SOURDILLE, P., LEROY, P., MONNEVEUX, P. a CHARRIER, A.: Several QTLs involved in osmotic-adjustment trait variation in barley (*Hordeum vulgare* L.). *TAG Theoretical and Applied Genetics*. 1998, **96**(5), 688-698.

THITISAKSAKUL, Maysaya, Randi C. JIMÉNEZ, Maria C. ARIAS a Diane M. BECKLES. Effects of environmental factors on cereal starch biosynthesis and composition. *Journal of Cereal Science*. 2012, **56**(1), 67-80. DOI: 10.1016/j.jcs.2012.04.002. ISSN 07335210.

THOMSON, M.J., T.H. TAI, A.M. MCCLUNG, et al., Mapping quantitative trait loci for yield, yield components and morphological traits in an advanced backcross population between *Oryza rufipogon* and the *Oryza sativa* cultivar Jefferson. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003, **107**, 479-493. DOI: 10.1007/s00122-003-1270-8.

TURNER, D. W. An index of osmotic adjustment that allows comparison of its magnitude across species and experiments. *Physiologia Plantarum*. 2006, **127**(3), 478-482. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2006.00735.x. ISSN 00319317.

VAN OOSTEROM, E. J., S. CECCARELLI a J. M. PEACOCK. Yield response of barley to rainfall and temperature in Mediterranean environments. *The Journal of Agricultural Science*. 1993, **121**(03), 307-. DOI: 10.1017/S0021859600085488. ISSN 0021-8596.

VASTOLA, A. *The Sustainability of Agro-Food and Natural Resource Systems in the Mediterranean Basin*. Springer International Publishing, 2015. ISBN 978-3-319-16356-7.

VERBRUGGEN, N. a CH. HERMANS. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids*. 2008, **35**(4), 753-759. DOI: 10.1007/s00726-008-0061-6. ISSN 0939-4451.

VIČANOVÁ, M., TOMAN, F., STEJSKAL, B., MAŠÍČEK, T., KNOTEK, J., KOTOVICOVÁ, J.: Rate of water infiltration into soil on a selected location at Žabčice during the growing season 2008. *Acta Universitatis Agriculturae et silviculturae mendelianae brunensis.*, 2010, LVIII, No. 5, pp. 399-406

WU, Y. L., Q. F. GUO, Y. LUO, F. X. TIAN a W. WANG. Differences in physiological characteristics between two wheat cultivars exposed to field water deficit conditions. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2014, **61**(4), 451-459. DOI: 10.1134/S1021443714030157. ISSN 1021-4437.

XIAO, J., J. LI, S. GRANDILLO, S. N. AHN, L. YUAN, S. D. TANKSLEY a S. R. MCCOUCH. Identification of trait-Improving quantitative trait loci alleles from a wild rice relative, *Oryza rufipogon*. *Genetics Society of America*. 1998, **150**, 899-909.

YOSHIBA Y, KIYOSUE T, NAKASHIMA K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K, SHINOZAKI K. Regulation of levels of proline as an osmolytes in plants under water stress. *Plant Cell Physiol.* 1997, 18:1095–1102. doi: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029093.

ZIMOLKA, J. *Ječmen - formy a užitkové směry v České republice*. 1. vyd. Praha: Profi Press, 2006. ISBN 80-86726-18-5.

8.1 seznam obrázků

| | |
|---|----|
| OBRÁZEK 1: VZTAH MEZI VODNÍM POTENCIÁLEM A RELATIVNÍM OBSAHEM VODY (ROGER 2001)..... | 20 |
| OBRÁZEK 2: STRUKTURNÍ VZORCE NĚKTERÝCH KOMPATIBILNÍCH SOLUTŮ (RATHINASABAPATHI, 2000) | 22 |
| OBRÁZEK 3: CESTA SYNTÉZY GLYCIN BETAINU (SAKAMOTO A MURATA, 2002) | 23 |
| OBRÁZEK 4: FUNKCE PROLINU V ROSTLINĚ (SZABADOS A SAVOURÉ, 2010) | 24 |
| OBRÁZEK 5: BRNO – VEGETAČNÍ KLIMADIAGRAM..... | 31 |
| OBRÁZEK 6: ŽABČICE – VEGETAČNÍ KLIMADIAGRAM | 32 |
| OBRÁZEK 7: HTS [G] BRNO A ŽABČICE ROK 2013 - 2015..... | 34 |
| OBRÁZEK 8: POMĚR MEZI PŘEPADEM NA SÍTĚ 2 MM A ČISTÝM VÝNOSEM VŠECH GENOTYPŮ BRNO A ŽABČICE ROK 2014-2015..... | 35 |
| OBRÁZEK 9: OBSAH DUSÍKATÝCH LÁTEK [%] VŠECH GENOTYPŮ NA KONTROLNÍ LOKALITĚ BRNO A SUCHÉ LOKALITĚ ŽABČICE ROK 2013 – 2015..... | 36 |
| OBRÁZEK 10: OBSAH ŠKROBU [%] VŠECH GENOTYPŮ NA KONTROLNÍ LOKALITĚ BRNO A SUCHÉ LOKALITĚ ŽABČICE ROK 2013 - 2015..... | 37 |
| OBRÁZEK 11: VÝNOS JEDNOTLIVÝCH LINÍ V ROCE 2015 [G/ROSTLINU] | 38 |
| OBRÁZEK 12: HODNOTY GENOTYPŮ 1/X RWC [%] NA KONTROLNÍ LOKALITĚ BRNO A SUCHÉ LOKALITĚ ŽABČICE..... | 39 |
| OBRÁZEK 13: HODNOTY GENOTYPŮ 2/X RWC [%] NA KONTROLNÍ LOKALITĚ BRNO A SUCHÉ LOKALITĚ ŽABČICE..... | 40 |
| OBRÁZEK 14: HODNOTY OSMOTICKÉHO POTENCIÁLU [MPA] NA KONTROLNÍ LOKALITĚ BRNO A SUCHÉ LOKALITĚ ŽABČICE..... | 42 |

| | |
|--|----|
| OBRÁZEK 15: HODNOTY GENOTYPŮ 1/X OBSAH PROLINU [μ MOL/G] NA KONTROLNÍ LOKALITĚ BRNO A SUCHÉ LOKALITĚ ŽABČICE | 43 |
| OBRÁZEK 16: HODNOTY GENOTYPŮ 2/X OBSAH PROLINU [μ MOL/G] NA KONTROLNÍ LOKALITĚ BRNO A SUCHÉ LOKALITĚ ŽABČICE | 43 |

8.2 Seznam tabulek

| | |
|---|----|
| TABULKA 1: TABULKA HLAVNÍCH FÁZÍ BBCH [HORDEUM VULGARE] (LANCASHIRE ET AL., 1991). | 11 |
| TABULKA 2: PŘEHLED AGROTECHNICKÝCH ZÁSAHŮ | 29 |
| TABULKA 3: ANALÝZA VARIANCE OSMOTICKÉHO POTENCIÁLU..... | 40 |
| TABULKA 4: BRNO 1/X GENOTYPY KORELACE | 44 |
| TABULKA 5: BRNO 2/X GENOTYPY KORELACE | 44 |
| TABULKA 6: ŽABČICE 1/X GENOTYPY KORELACE | 44 |
| TABULKA 7: ŽABČICE 2/X GENOTYPY KORELACE | 45 |

8.3 Seznam použitých zkratk

| | |
|----------|---|
| ABA | Kyselina abscisová |
| AtGolS2 | Arabidopsis thaliana galactinol syntéza 2 |
| Číslo EC | číselné klasifikační schéma pro enzymy (Enzyme Commission number) |
| m n. m. | metrů nad mořem |
| MPa | megapaskal |
| NIR | blízké infračervené záření |

| | |
|---------------|------------------------|
| Pa | paskal |
| RWC (%) | relativní obsah vody |
| VSD (%) | vodní sytostní deficit |
| Ψ_g | gravitační potenciál |
| Ψ_p | tlakový potenciál |
| Ψ_s | osmotický potenciál |
| Ψ_ω | vodní potenciál |