

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vliv krátkodobého vodního deficitu na vybrané
fyziologické charakteristiky pšenice seté
(*Triticum aestivum* L.)
Diplomová práce**

**Semen Lysytskyi
Rostlinná produkce**

doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci " Vliv krátkodobého vodního deficitu na vybrané fyziologické charakteristiky pšenice seté (*Triticum aestivum* L.)" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 14.04.2023

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval doc. Ing. Františku Hnilíčkoví, Ph.D., především za jeho lidský a vstřícný přístup, cenné rady a odborné vedení mé diplomové práce. Dále bych chtěl poděkovat svým rodičům, kteří mi umožnili absolvovat studium na vysoké škole. Děkuji také svojí přítelkyni, která v průběhu psaní byla vedle a podporovala mě. Za praktické agronomické znalosti, které jsem získal během studia, bych rád poděkoval kolektivu FARMA CHMEL s.r.o. a zejména Vojtěchu Švarcovi. Děkuji také Ing. Yaroslavu Korobkovi za pomoc se statistickým zpracováním dat.

Vliv krátkodobého vodního deficitu na vybrané fyziologické charakteristiky pšenice seté (*Triticum aestivum* L.)

Souhrn

Pšenice setá (*Triticum aestivum* L.) je jak celosvětově, tak i v ČR nejpěstovanější obilninou a patří mezi jednu z nejstarších kulturních plodin. Začátky pěstování pšenice sahají daleko do historie a jsou spojeny se vznikem zemědělství. Pšenice, díky řadě svých vlastností se postupně stala hlavní pěstovanou polní plodinou a rozšířila se na všechny kontinenty kromě Antarktidy. V současnosti jí najdeme všude, kde to dovolují povětrnostní a půdní podmínky.

Vodní deficit patří stále mezi nejvýznamnější stresové faktory, které ovlivňují nejenom výnosy, ale také kvalitu získané produkce. Šlechtitelé se zaměřují na šlechtění odrůd a linií plodin, které by se vyznačovaly vyšší odolností vůči vodnímu deficitu. Vedle šlechtění např. na velikost kořenového systému, změny zabarvení listů, je pozornost zaměřena na změnu morfotypu, osinatost, ale také změnu zabarvení endospermu.

Cílem práce je stanovit genotypové rozdíly v reakci rostlin na vodní deficit. Navržené hypotézy jsou následující: existují genotypové rozdíly na působení vodního deficitu, fyziologické reakce rostlin jsou ovlivněny genotypem, vodní deficit ovlivňuje fyziologické reakce juvenilních rostlin pšenice.

Pokus byl založen jako nádobový se zeminou ve skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin v částečně řízených podmínkách, za zachování přirozeného světelného režimu. Celkově do pokusu bylo zařazeno 3 genotypy. Pokus se skládal z kontroly a tří variant stresu. V průběhu skleníkového pokusu se uskutečnilo 6 odběrů a měření fyziologických charakteristik. V rámci měření vodního režimu rostlin byl sledován osmotický potenciál. Parametry výměny plynů byli sledováni pomocí infračerveného analyzátoru plynů. Dále byl stanoven obsah pigmentů a jejich fluorescence.

Ze získaných výsledků vyplývá, že genotyp měl statisticky průkazný vliv na rychlost transpirace, rychlost fotosyntézy, na obsah celkového chlorofylu a na obsah karotenoidů. Dále z výsledků vyplývá, že vodní deficit měl statisticky průkazný vliv na rychlost transpirace, rychlost fotosyntézy, osmotický potenciál a celkový obsah chlorofylu. Také byla potvrzena existence genotypových rozdílů na působení vodního deficitu.

Klíčová slova: pšenice setá; vodní deficit; výměna plynů; fluorescence; vodní režim

Influence of short – term water deficit on selected physiological characteristics of wheat plants (*Triticum aestivum* L.)

Summary

Common wheat (*Triticum aestivum* L.) is the most cultivated cereal both worldwide and in the Czech Republic and is one of the oldest crops. The beginnings of wheat cultivation go back far in history and are linked to the origins of agriculture. Wheat, thanks to its many characteristics, gradually became the main cultivated field crop and spread to all continents except Antarctica. Today, it can be found wherever weather and soil conditions permit.

Water scarcity is still one of the most important stress factors affecting not only yields but also the quality of production. Breeders are focusing on breeding varieties and crop lines that are more resistant to water deficit. In addition to breeding e.g., root size, and changes in leaf colour, attention is focused on morphotype change, seed set, and endosperm colour change.

This work aims to determine genotypic differences in plant response to water deficit. The proposed hypotheses are as follows: there are genotypic differences to the effect of water deficit, plant physiological responses are influenced by genotype, and water deficit affects the physiological responses of juvenile wheat plants.

The experiment was set up as a pot experiment with soil in the greenhouse of the Department of Botany and Plant Physiology under partially controlled conditions, maintaining a natural light regime. A total of 3 genotypes were included in the experiment. The experiment consisted of a control and three stress variants. During the greenhouse experiment, 6 samplings and measurement of physiological characteristics were carried out. The osmotic potential of the plants was monitored as part of the water regime measurements. Gas exchange parameters were monitored using an infrared gas analyzer. Pigment content and fluorescence were also determined.

The results obtained showed that genotype had a statistically significant effect on transpiration rate, photosynthesis rate, total chlorophyll content, and carotenoid content. Further, the results showed that water deficit had a statistically significant effect on transpiration rate, photosynthesis rate, osmotic potential, and total chlorophyll content. The existence of genotypic differences in the effect of water deficit was also confirmed.

Keywords: common wheat; water deficit; gas exchange; fluorescence; water mode

Obsah

1	Úvod	8
2	Vědecká hypotéza a cíle práce	9
3	Literární rešerše	10
3.1	Botanická charakteristika pšenice seté	10
3.2	Historie a současnost pěstování pšenice	12
3.3	Trendy ve šlechtění pšenice	15
3.3.1	Biotický stres a rezistentní šlechtění	16
3.3.2	Trend odolnosti vůči suchu	17
3.3.3	Trend zvyšování výnosu	19
3.3.4	Nadpočetné orgány	20
3.3.5	Znak „dlouhá pleva“	21
3.3.6	Antokyany a karotenoidy v znu	21
3.4	Obecný koncept stresu	23
3.5	Vodní deficit jako stresor	26
3.6	Vliv vodního deficitu na rostlinu	28
4	Metodika	35
4.1	Založení pokusu	35
4.2	Charakteristika rostlinného materiálu	36
4.3	Měření fyziologických charakteristik	37
4.3.1	Osmotický potenciál	37
4.3.2	Fluorescence	38
4.3.3	Rychlost výměny plynů	39
4.3.4	Fotosyntetické pigmenty	39
4.4	Vyhodnocení výsledků	40
5	Výsledky	41
5.1	Lineární regrese s použitím umělých proměnných	41
5.2	Obsah pigmentů	43
5.3	Fluorescence	51
5.4	Osmotický potenciál	56
5.5	Rychlost transpirace a fotosyntézy	61
6	Diskuze	68
6.1	Obsah pigmentů	68
6.2	Fluorescence	69
6.3	Osmotický potenciál	70
6.4	Rychlost transpirace a fotosyntézy	71
7	Závěr	73

8	Literatura.....	74
8.1	Literární zdroje	74
8.2	Internetové zdroje	87

1 Úvod

Pšenice patří mezi jednu z nejstarších kulturních plodin. Začátky pěstování pšenice sahají daleko do historie a jsou spojeny se vznikem zemědělství. Pšenice, díky řadě svých vlastností se postupně stala hlavní pěstovanou polní plodinou a rozšířila se na všechny kontinenty kromě Antarktidy. V současnosti ji najdeme všude, kde to dovolují povětrnostní a půdní podmínky. Každý den někde na naší planetě probíhá sklizeň pšenice.

Produkce pšenice ve světě neustále narůstá a hlavním důvodem je především rostoucí spotřeba pšenice pro lidskou výživu. Poptávka po této obilovině se zvyšuje na světových trzích a stimuluje významné pěstitele a exportéry k vyšší produkci. Ta je dosahována především rostoucí intenzitou výroby prostřednictvím výkonnějších odrůd, zlepšujícími se pěstebními technologiemi a využíváním stále modernější techniky. Pšenice představuje pro mnoho zemědělců určitou jistotu příjmů, neboť náklady na její pěstování jsou poměrně nízké a pokud jsou v hospodářském roce v daném regionu dobré povětrnostní podmínky, dosahují producenti většinou zisk.

Voda je základním prvkem pro život rostlin a její nedostatek je stále velkým problémem v zemědělské produkci po celém světě. Vodní deficit může mít vážné dopady na růst a vývoj rostlin, včetně pšenice seté. Když jsou rostliny vystaveny nedostatku vody, dochází k řadě fyziologických změn, jako je například uzavření průduchů, snížení transpirace a fotosyntézy a v důsledku toho i ke snížení růstu. Vodní deficit je stresový faktor, který ovlivňuje nejen výnosy, ale také kvalitu získané produkce. Šlechtitelé se proto snaží vyšlechtit odrůdy a linie plodin, které by byly odolnější vůči tomuto stresovému faktoru. Vyhledávání zdrojů nových vlastností, které by mohly splňovat tuto potřebu je zásadní, přičemž lze využívat i alternativní možnosti.

Výsledky této práce mohou přispět k lepšímu porozumění mechanismům, které ovlivňují odolnost pšenice seté vůči vodnímu deficitu a pomoci vyhledat nové vhodné zdroje pro šlechtění nových odrůd.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Pšenice setá (*Triticum aestivum* L.) je jak celosvětově, tak i v ČR nejpěstovanější obilninou, a to především z těchto důvodů: je nejvýznamnější a nejvhodnější pro řadu potravinářských výrobků a její použití je prakticky univerzální. Dále má vynikající pekařské vlastnosti a má velké rozšíření i jako krmná obilnina. Je velmi dobře využitelná pro další průmyslové zpracování (např. škrob, líh). Vzhledem k měnící se klimatické situaci, kdy stále častěji přicházejí suché roky s nerovnoměrnou distribucí srážek, musí pěstitelé reagovat na nastalou situaci. Jednou z možností, jak dopady klimatické změny mírnit, je hledání a výběr vhodných genotypů odolných ke stresorům.

Cílem práce je stanovit genotypové rozdíly v reakci rostlin na vodní deficit.

Navržené hypotézy jsou následující:

- existují genotypové rozdíly na působení vodního deficitu,
- fyziologické reakce rostlin jsou ovlivněny genotypem,
- vodní deficit ovlivňuje fyziologické reakce juvenilních rostlin pšenice.

3 Literární rešerše

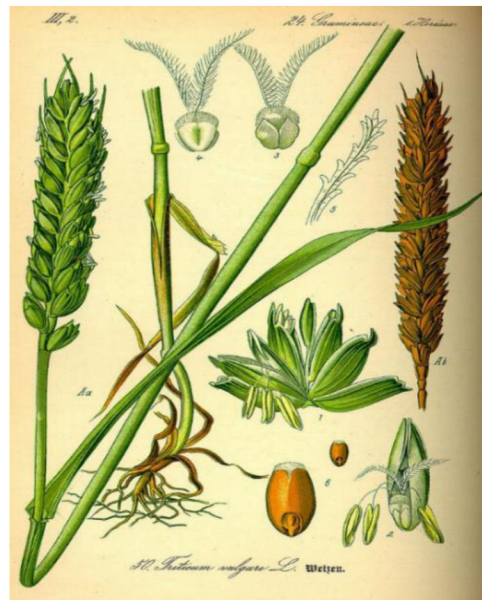
3.1 Botanická charakteristika pšenice seté

Pšenice setá (*Triticum aestivum* L.), viz obr. 1, patří do rodu pšenice (*Triticum*), čeleď lipnicovité (*Poaceae*), třída jednoděložné (*Liliopsida*). Pšenice je jednoletá (jarní, ozimá) tráva, která dorůstá výšky 50 – 130 cm (Dostál et al. 1989) a je to rostlina převážně samosprašná (Šašková 1993).

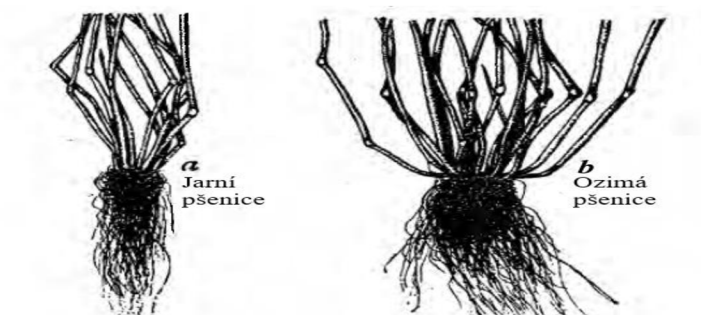
Listy tvoří pšenice přisedlé, složené z čepele a pochvy (Zimolka 2005). Jejich čepel je podle odrůdy různě široká, světle zelená až fialově zelená, bývá ojíněná, vosková vrstva je šedomodrá (Šašková 1993). Na přechodu pochvy a čepele je jazýček a při něm po stranách listové pochvy je pár oušek. Jazýček je krátký, po okraji vroubkovaný, ouška malá, často řídkce obrvená trichomy, nebo lysá. Ouška nejsou u prvních listů plně vyvinutá, většinou tvoří pouze rudimenty, rovněž u posledního listu bývají zaschlá, proto se sledují u druhého listu odshora (předposledního) (Zimolka 2005).

Stébla jsou dutá, přímá, tenkostěnná s hladkými kolénky (Dostál et al. 1989). Stéblo se od báze směrem ke klasu zužuje, je tvořené zpravidla pěti články (internodia), oddělenými kolénky. Nejkratším je internodium bazální (nejspodnější), nejdelší poslední (pod klasem). Z kolének vyrůstají listy, jejichž pochva objímá stéblo do určité výšky, čímž je částečně zpevňuje. Tvorba stébla signalizuje přechod rostliny z vegetativního do generativního období, kdy se na vzrostném vrcholu vytvoří kláskové hrbolky (Zimolka 2005).

Pšenice má svazčitou kořenovou soustavu, viz obr. 2 (Flaksberger et al. 1935). Převážná část se nachází v orniční vrstvě, tedy do 30 cm (Špaldon et al. 1963). Flaksberger et al. (1935) uvádějí, že jednotlivé adventivní kořeny mohou prorůst až do hloubky 2 m. Moderní krátkostébelné odrůdy mají slabší kořenový systém (Šašková 1993).



Obr. 1: Pšenice setá (*Triticum aestivum*) (Thomé 1903).



Obr. 2: Pšeničný kořenový systém (Flaksberger et al. 1935).

Květenství je čtyřhranný nepravý klas (Dostál et al. 1989), jehož osou je vřeteno (obdobně jako u stébla na něm rozlišujeme kolénka a články) na, než svou bázi přisedají jednotlivé klásky. U pšenice na každý článek klasového vřetene přísluší jeden vícekvětný klásek. Klásek tvoří dvě bezosinné plevy a příslušný počet (2 až 5 i více) kvítků, které obaluje z vnější strany plucha,

z vnitřní pluška (Zimolka 2005). Pleva je vejčitá, kýlnatá s jedním zoubkem, pluchy bez osin nebo nahoře osinaté. Pluška je blanitá. Osina je přisedlá k vrcholu pluchy (Dostál et al. 1989). U osinatých klasů z pluchy vyrůstá osina. Dalšími součástmi kvítků jsou pestíky a tyčinky. Pestík sestává ze dvou péřitých blizen, pod nimi se nachází semeník. Otevírání kvítku pro jeho opylení zajišťuje dvě pleny (lodíky), které jsou umístěny na spodní straně semeníku z jeho vnější strany. Ze semeníku vyrůstají tyčinky složené z nitek a prašníků, každý se dvěma pouzdry vyplněnými pylem (Zimolka 2005).

Pylová zrna pšenice ozimé jsou kulovitá až vejčitá s jedním okrouhlým pórem, hladká nebo se strukturou jemně vrásčitou, bradavčitou nebo zrnitou. Pylová zrna vzhledem ke své velikosti nelétají příliš daleko. U obilovin závisí produkce pylu značně na stupni vyšlechtění. U současných odrůd pšenic je nízká (Hájková 2012).

Obilka pšenice (zrno), viz obr. 3, není pouhým semenem, ale celým jednosemenným plodem (Kalus 1948), který se skládá ze tří hlavních částí: obalů, endospermu a embrya (Zimolka 2005).

Klíček je základem budoucí rostliny. Tvoří 2–3 % z celého zrna. Obsahuje vysoký podíl tuku, který tvoří asi 10 % (Moazzami et al. 2011). Klíček je v poměru k celkové velikosti zrna malý a skládá se z těchto částí:

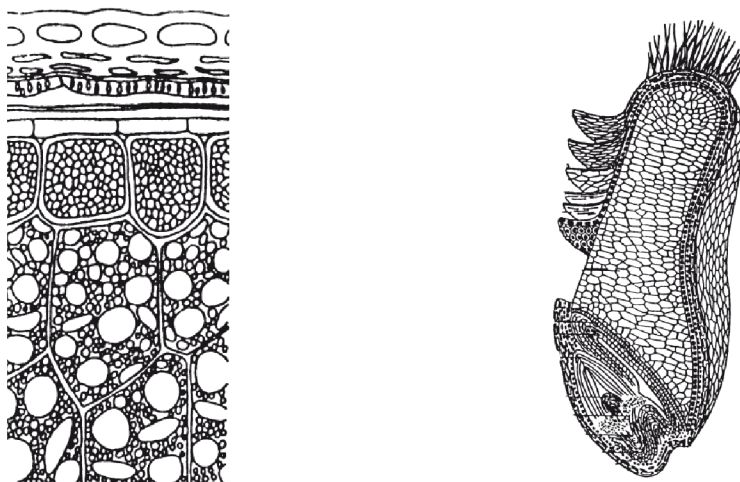
1. Kořínku (radicula) s čepičkou a pochvou kořínkovou,
2. z hlavního pupenů (plumula),
3. z kratinké nadděložní osy čili epikotyly,
4. z podděložní osy čili hypokotyly (Kalus 1948).

Endosperm je zásobárnou živin pro klíček a je tvořen velkými tenkostěnnými buňkami parenchymatického pletiva, vyplněnými rezervními látkami (Kalus 1948). Buňky endospermu mají nepravidelné trojúhelníkové tvary a jejich největší část tvoří škrobová zrna o různé velikosti a tvaru (Příhoda et al. 2004). Škrobová zrna jsou různé velikosti, čočkovitého tvaru, soustředěně vrstevnatá (Zimolka 2005). Buňky ve vnější vrstvě endospermu jsou menší a obsahují poměrně více bílkovin, kdežto buňky uvnitř jsou větší a mají bílkovin méně.

Nejkrajnější vrstva buněk endospermu, aleuronová vrstva, je nápadně odlišná, neboť je složena z buněk hranolovitých, o ztloustlých stěnách, těsně vedle sebe seřazených (Kalus 1948). Tato vrstva tvoří přechod mezi obalovými vrstvami a endospermem. Obsahuje vysoké procento proteinů, lipidů a popelovin. Jsou zde uloženy minerální látky a vitaminy (Delcour & Hoseneý 2010). U pšenice je aleuronová vrstva tvořena pouze jednou vrstvou buněk. Ječmen, rýže a oves jich mívají více, ačkoliv je považována za součást endospermu, její buňky neobsahují škrob. V aleuronové vrstvě jsou produkovány enzymy důležité pro klíčení zrna (Serna-Saldívar 2010). Při klíčení je škrob enzymaticky štěpen činností amylas na jednodušší, transportovatelné a metabolizovatelné formy cukrů. Tyto amylasy jsou produkovány aleuronovou vrstvou (Taiz & Zeiger 2002).

Obaly obilky tvoří oplodí a osemení, které k sobě těsně přiléhají (Zimolka 2005), a obklopují celé zrno. Obaly brání mechanickému poškození, mikrobiální kontaminaci, ztrátě vlhkosti a poškození vlivem počasí. Důležitou roli hrají při klíčení, kdy nasávají vodu a živiny z prostředí (Serna-Saldívar 2010). Nejvrchnější vrstvu tvoří epidermis, vrstva buněk pokožkových. Pod ní se nachází několik řad v podélném směru obilky protažených buněk, tzv. podélné buňky a mezi tím příčně k těmto ležící příčné buňky. Poslední vrstva oplodí je na zralé obilce patrna jen jako zbytek stlačených buněk ve formě rourkovitých útvarů, tzv. buněk

rourkovitých. Všechny tyto buňky, pokud byly mladé, obsahovaly hojně protoplazmy, dělily se a asimilovaly. Avšak s postupující zralostí obilky protoplazma zmizela, asimiláty se přesunuly do endospermu, takže z nich zbyly prázdné, odumřelé orgány (Kalus 1948).



Obr. 3: Příčný a podélný řez obilkou pšenice seté (Shpaar 2008).

3.2 Historie a současnost pěstování pšenice

Pšenice patří mezi jednu z nejstarších kulturních plodin. Začátky pěstování pšenice sahají daleko do historie a jsou spojeny se vznikem zemědělství (Kent 1994).

Primitivní příbuzní dnešní pšenice byly objeveny ve východním Iráku, zhruba před 9 000 lety (Gibson & Benson 2002). Oblast, kde se dříve vyskytovaly předchůdci pšenice seté (*Triticum aestivum* L.) bylo území tzv. Úrodného půlměsíce, v dnešní době se jedná o území Předního východu, které se rozléhá od Izraele až k Perskému zálivu. Mezi předchůdce pšenice patřily ze začátku pšenice jednozrnka (*Triticum monococcum* L.) a pšenice dvouzrnka (*Triticum dicoccum* Schrank.). Později se začaly pěstovat další druhy pšenice – pšenice setá a pšenice špalda (*Triticum spelta* L.). Dnes již je ale nejvíce zastoupena pšenice setá, která zabírá 80-90 % celkové osevní plochy, která připadá na pěstování pšenice ve světě (Gabrovská et al. 2015). V současnosti je známo několik tisíc různých druhů a kulturních odrůd rodu *Triticum* (Kent 1994).

Do Evropy se pšenice rozšířila v pátém až třetím tisíciletí př. Kr., do Ameriky v 16. a do Austrálie v 18. století. Číňané ji považovali za zvláštní dar nebes. Císař Šen-nung, který vládl okolo roku 2800 př. Kr., nařídil, aby se při jarních slavnostech zaseto pět nejdůležitějších plodin, mezi nimiž byla i pšenice. Ve velké vážnosti byla pšenice i u Egyptanů. Delta Nilu prý byla jedno velké pšeničné pole (Šašková 1993). Archeologické nálezy ukazují, že primitivní předchůdci pšenice byly pěstovány v údolí Nilu asi 5000 let před naším letopočtem, stejně jako v Indii, Číně, a dokonce v Anglii téhož času (Gibson & Benson 2002). Řekové za Homéra krmili pšenicí koně a drůbež. Starořímský spisovatel Plinius popisuje již několik druhů pšenice. Na našem území jsou nejstarší archeologické nálezy jednozrnky a dvouzrnky z neolitu (500 let př. Kr.). Slované pěstovali jediný druh – pšenicí obecnou (Šašková 1993).

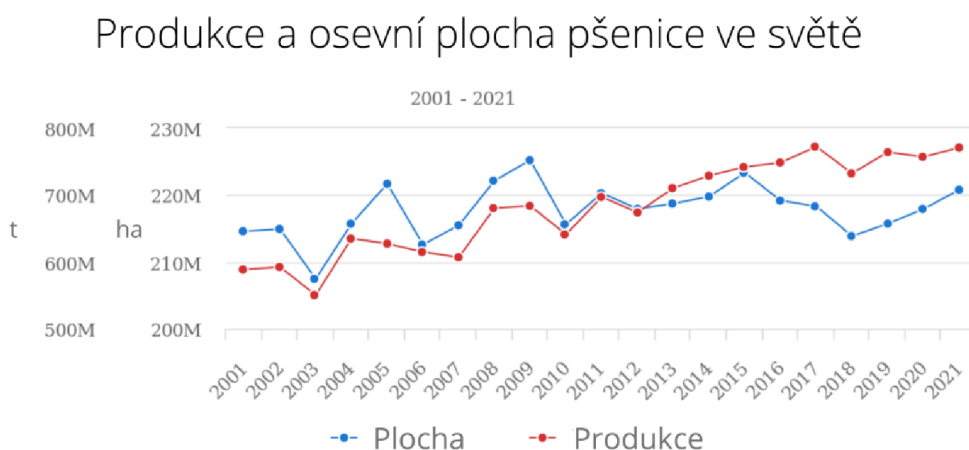
V dějinách lidstva byla domestikace pšenice důležitým mezníkem, protože tento jev hrál klíčovou roli při přechodu od společnosti lovců a sběračů ke vzniku usedlé civilizace (Eckardt 2010).

Pšenice, díky řadě svých vlastností se postupně stala hlavní pěstovanou polní plodinou a rozšířila se na všechny kontinenty kromě Antarktidy. V současnosti jí najdeme všude, kde to dovolují povětrnostní a půdní podmínky. Každý den někdy na naší planetě probíhá sklizeň pšenice viz tab. 1 (Goncharov & Kondratenko 2008).

Tab. 1: Kalendář sklizně pšenice (Kupcov 1975).

Měsíc	Místo
Leden	Etiopie, jižní Indie, Severní ostrov (Nový Zéland), jih Argentiny
Únor	Střední Indie, Jižní ostrov (Nový Zéland)
Březen	Pákistán, severní Indie, nejjižnější část Číny
Duben	Egypt, jižní Čína
Květen	Jih USA, Sýrie, Izrael, jih Íránu, střední Čína,
Červen	Střední část USA, jižní Evropa, Turecko, Střední Asie, severní Čína, jih Japonska
Červenec	Sever USA, jih Kanady, Střední Evropa, sever Japonska, Severovýchodní Čína
Srpen	Sever Kanady, severní Evropa, jižní Kazachstán, Rusko, Ukrajina
Září	Státy v tropické oblasti, severní Kazachstán, Sibiř
Říjen	Severní oblasti Jižní Afriky
Listopad	Sever Argentiny, Jižní Afrika, Austrálie
Prosinec	Střední část Argentiny, nejjižnější část Afriky, jih Austrálie

Podle FAOSTAT (2023) činila světová produkce pšenice v roce 2021 770,9 mil. tun při využití plochy 220,76 mil. ha. V posledních dvaceti letech se osevňovací plocha pěstování pšenice výrazně nezměnila a pohybovala se v rozmezí 207-225 mil. ha. Pokud jde o objem produkce zrna, v předchozích dvaceti letech se roční sklizeň pohybovala v rozmezí 550–771 mil. tun, přičemž od roku 2013 se produkce stabilně drží nad hranicí 710 mil. tun. Graf 1 ukazuje stabilní trend nárůstu světové produkce pšenice.

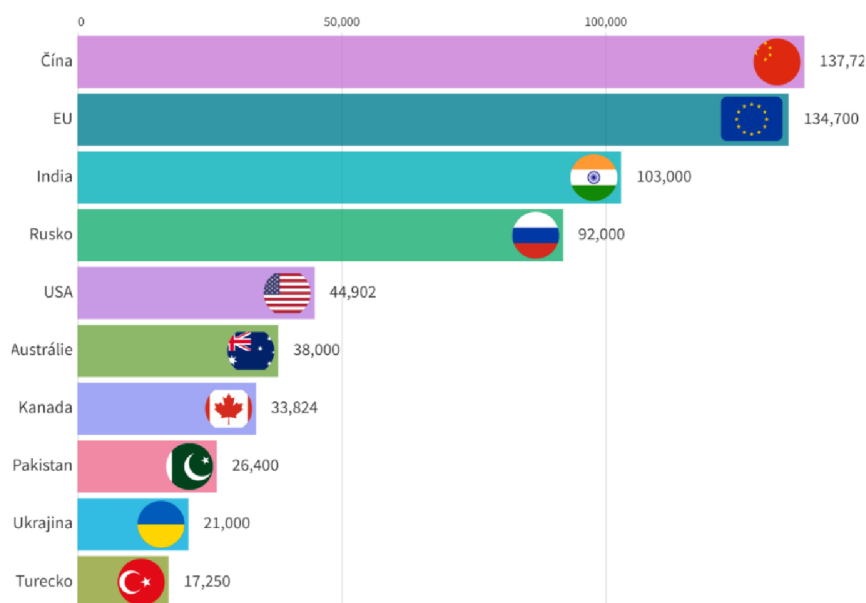


Graf 1: Světová plocha a roční produkce pšenice v roce 2001-2021 (FAOSTAT 2023).

Hlavním důvodem nárůstu produkce je především rostoucí spotřeba pšenice pro lidskou výživu. Poptávka po této obilovině se zvyšuje na světových trzích a stimuluje významné

pěstitele a exportéry k vyšší produkci. Ta je dosahována především rostoucí intenzitou výroby prostřednictvím výkonnějších odrůd, zlepšujícími se pěstebními technologiemi a využíváním stále modernější techniky. Pšenice představuje pro mnoho 14 zemědělců určitou jistotu příjmů, neboť náklady na její pěstování jsou poměrně nízké a pokud jsou v hospodářském roce v daném regionu dobré povětrnostní podmínky, dosahují producenti většinou zisk (Šarapatka 2010).

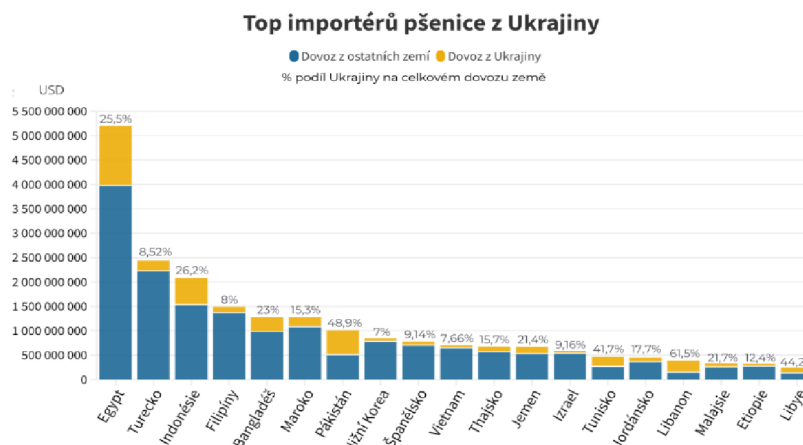
Podle dat z USDA (2023) byly v roce 2022 největšími producenty pšenice v pořadí Čína, Evropská unie, Indie, Rusko, USA, Austrálie, Kanada, Pákistán, Ukrajina a Turecko. Tyto země představují více než 80 % celosvětové produkce pšenice. Podrobnosti o podílu jednotlivých zemí lze nalézt v grafu 2. (USDA 2023). Pšenice je nejpěstovanější plodinou v České republice. V roce 2022 byla plocha pěstování pšenice 854 434 hektarů s celkovým výnosem 5 188 687 tun. Z celkové plochy pšenice bylo 801 578 ha věnováno pšenici ozimé a zbylých 52 856 ha bylo věnováno pšenici jarní (ČSÚ 2023).



Graf 2: Produkce pšenice (mil. tun): top 10 světových producentů v roce 2022 (USDA 2023).

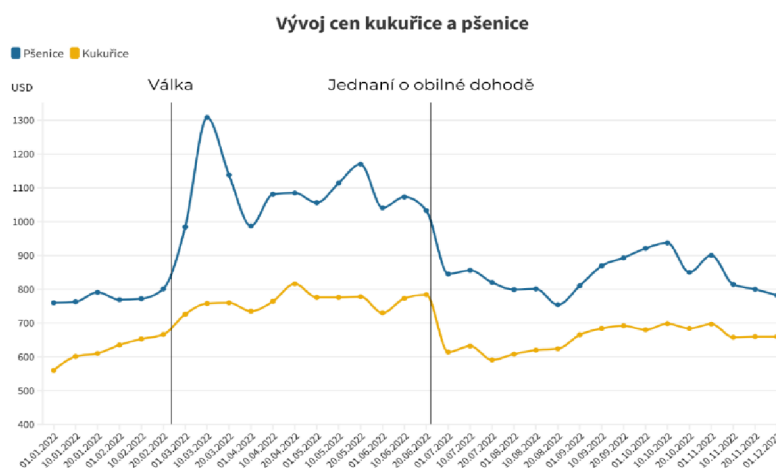
Avšak pro světový trh je důležitá nejen produkce, ale i export. Podle USDA (2023) bylo v roce 2022 největším exportérem pšenice na světě Rusko s podílem 20 % na celkovém exportu pšenice. Dále následují Evropská unie (17 %), Austrálie (13 %) a Kanada (12 %). Spojené státy jsou na pátém místě (10 %). Mezi další významné exportéry pšenice patří Ukrajina (6 %), Kazachstán (4 %), Argentina (4 %), Turecko (3 %) a Indie (3 %).

Všechny tyto státy zajišťují potravinovou bezpečnost ve světě, protože pšenice je jednou ze základních potravin pro většinu národů. Velkou změnu na trhu způsobila ruská agrese na Ukrajině. Ukrajina směřuje svou produkci především do severní Afriky (24 %), jihovýchodní Asie (20 %), jižní Asie (14 %), Blízkého východu (13 %) a východní Afriky (3 %), viz graf č. 3 (OEC 2023, CBOT 2023).



Graf 3: Top importérů pšenice z Ukrajiny (OEC 2023).

S ohledem na portfolio zemí, kam Ukrajina vyváží svou produkci zrna, vedl propad ukrajinského exportu ke zvýšení světových cen potravin a vyvolal obavy z jejich nedostatku, viz graf 4. Nedostatek potravin vytváří nerovnováhu na světových trzích, na kterých není možné v blízké budoucnosti nahradit ukrajinské zemědělské produkty. Obzvláště se to může projevit v zemích Afriky a Blízkého východu, které jsou vystaveny zvýšenému riziku podvýživy, extrémní chudoby a sociálních nepokojů (OEC 2023, CBOT 2023).



Graf 4.: Vývoj cen kukuřice a pšenice na americká burze Chicago Board Of Trade (ZMP 2023).

3.3 Trendy ve šlechtění pšenice

Člověk pěstuje pšenici již 10 000 let. Za tu dobu rostlina prošla výraznou proměnou od planých forem pšenice ke kulturně pěstovaným formám. V průběhu domestikace, nastala značná změna habitu rostliny ale i porostu, formy a rozšíření pěstování (Kislev 1984), avšak v posledních stech letech došlo k výraznému zefektivnění procesu šlechtění. Přispěl k tomu zejména objev Mendelových zákonů a principů evoluce a posléze bouřlivý rozvoj genetiky. Byly takto dosud vyšlechtěny tisíce odrůd s požadovanými znaky přizpůsobení se prostředí, kvality produkce a rezistencí rostlin k patogenům (Leišová-Svobodová 2020). Proces tvorby

odrůd pšenice (*Triticum aestivum* L.) a technologie jejího pěstování se výrazně změnilly v průběhu posledních 100–200 let (Martinek 2018).

Cílem šlechtění ozimé a jarní pšenice jsou nové odrůdy s odpovídajícím komplexem vlastností, které respektují požadavky zemědělců, zpracovatelů a spotřebitelů. Výsledná odrůda je určitým kompromisem, neboť genetické vazby některých znaků a vlastností jsou často v negativním vztahu. Rozhodujícím znakem úspěšné odrůdy je výnos zrna v kombinaci s jeho jakostí. Výnos zrna je determinován velmi složitým genetickým komplexem znaků a jejich interakcí ve vztahu k prostředí pěstování (sucho, mráz, výskyt patogenů aj.), a proto je celé šlechtění tak komplikované (Horčíčka 2008).

Od r. 1900 do r. 2015 je možno vyzorovat trendy ve šlechtění směrem k: menší výšce rostlin, a tedy k vyšší odolnosti k poléhání a vyššímu posklizňovému indexu; k vyšší odolnosti k padlí travnímu, k vyššímu výnosu, k nižšímu obsahu bílkovin a vyššímu obsahu škrobu (Leišová-Svobodová et al. 2020). Horčíčka (2008) uvádí, že zlepšování vlastností pšenice se za využití znalosti Mendelových zákonů orientovalo především na zvýšení výnosů a odolnost rostlin proti chorobám.

3.3.1 Biotický stres a rezistentní šlechtění

Pšenice může být napadena velkým počtem chorob a škůdců, významné postavení z globálního hlediska má zejména pak 20 chorob a 5 druhů hmyzu. Některé můžeme najít celosvětově ve všech oblastech pěstování pšenice, jiné mají význam na některých kontinentech či oblastech pěstování (Horčíčka 2008). Choroby a škůdci patří mezi hlavní činitele působící výnosové ztráty (Kumar et al. 2016).

U většiny chorob existuje různá reakce rostliny, která je řízena jedním či více geny, pro šlechtění je ale jejich využití částečně limitováno. Zejména je třeba vidět nebezpečí potenciálního rizika vysoké rezistence řízené jedním genem (Wiese 1987). Ve většině situacích mírná či nižší odolnost dostatečně přispívá k ochraně. Nejekonomičtější ochranou proti chorobám se jeví pěstování odrůd s mírnou rezistencí nebo tolerancí. Úspěch praktického šlechtění závisí na kombinování rezistence k ekonomicky významným chorobám s výnosem, jakostí a dalšími agronomickými znaky (Horčíčka 2008).

Přes velkou náročnost je velká pozornost ve šlechtění pšenice v ČR věnována fytopatologii a odolnosti odrůd k chorobám. Rezistentní šlechtění je zaměřeno na rez pšeničnou, plevovou a travní, padlí travní, *Septoria nodorum*, *S. tritici*, *Pyrenophora tritici*, *Fusarium* v klasu a virózy (BYDV, WDV). Selektce a hodnocení probíhá v polních i skleníkových testech za přirozené i umělé infekce (Hanišová et al. 1997).

Mezi nejdůležitější virové patogeny v ČR patří virus zakrslosti pšenice (Wheat dwarf virus – WDV) a virus žluté zakrslosti ječmene (Barley yellow dwarf virus – BYDV). Pěstování tolerantních /rezistentních odrůd pšenice vůči těmto virovým patogenům není možné, pouze některé odrůdy jako: Atigo, Elan, Sparta, Aladin a Hawitt vykazují určitou úroveň rezistence vůči BYDV (Kumar et al. 2016).

Šlechtění na odolnost k houbovým chorobám pomohlo spíše jen stabilizovat vztah hostitel-patogen a úroveň odolnosti odrůd na přijatelné úrovni (Martinek 2018).

Rzi na obilninách dlouhodobě způsobují významné hospodářské ztráty. Ztráta účinnosti genů pro odolnost vůči rzi u pšenice v důsledku vývoje a šíření nových virulentních ras

patogenu je základním problémem při šlechtění rezistence (Hanzalová 2020). Rezistence ke rzi plevové byly překonány 3krát během posledních 30 let (rasy Ibis, Clement a Sleipner), nejvážnější epidemie na našem území se stala v 60. a 70. letech 20. století (Horčíčka 2008). Současné hledání nových zdrojů rezistence je zaměřeno především na příbuzné druhy trav, např. rodů *Triticum*, *Aegilops*, *Thinopyrum* aj. (Hanzalová 2020).

Ke snížení ztrát způsobených stéblolamem významně přispělo šlechtění na rezistenci. Byly popsány tři geny rezistence ke stéblolamu, označované symbolem Pch (*Pseudocercospora herpotrichoides*). Gen Pch1 je odvozen od mnohoštetu *Aegilops ventricosa* a je nejúčinnější ze 3 známých genů rezistence. Další gen Pch2 byl nalezen v genomu odrůdy Cappelle Desprez. Pch3 byl odvozen od *Dasypyrum villosum* (kosmáč huňatý) (Burt et al. 2011).

Fuzariózy klasu jsou nejvýznamnější klasovou chorobou pšenice. Zvýšení odolnosti odrůd pšenice k fuzarióze klasu je dlouhodobě věnována značná pozornost, odolné odrůdy se však dosud nepodařilo vyšlechtit (Chrprová et al. 2020). Nebezpečí fuzarióz je aktuálnější v posledních letech v řadě zemí díky změnám v systémech hospodaření. Zaorávky rostlinných zbytků, výsevy po minimálním zpracování půdy, případně zcela bezorebné přípravě spolu s náchylností převážně pěstovaných odrůd podmiňují zvýšený výskyt fuzarióz nebo alespoň zvýšené riziko jejich výskytu. Kromě přímých ztrát způsobených snížením výnosů (od 5-40 %) a zhoršením kvality (degradací škrobu a bílkovin) je všeobecně známé riziko zdravotního poškození lidí i zvířat. Kontaminace potravin mykotoxiny, z nichž některé jsou karcinogenní, je celosvětovým problémem (Horčíčka 2008).

3.3.2 Trend odolnosti vůči suchu

Na celém světě probíhá řada snah o zmírnění sucha prostřednictvím šlechtění odolných odrůd. Pokrok je však brzděn, protože tolerance k suchu je komplexní znak, který je řízen mnoha geny a jeho plná exprese je ovlivněna prostředím. Pšenice má navíc strukturně složitý a rozsáhlý genom. Šlechtění na toleranci k suchu proto vyžaduje integraci různých systémů znalostí a metodik z různých oborů věd o rostlinách (Mwadzingeni et al. 2016).

Úspěchy dosažené v oblasti zlepšování odolnosti vůči suchu jsou minimální vzhledem k investicím a šlechtitelskému úsilí, které izolovaně vynakládají různé obory rostlinné vědy. (Mwadzingeni et al. 2016). Šlechtění na odolnost vůči suchu je výrazně komplikováno genetickým založením této polygenní vlastnosti, která se vyznačuje nízkou heritabilitou. Zároveň různé termíny nástupu stresu, jeho trvání a intenzity komplikují snahu nalézt vlastnosti vystihující tolerantní genotypy rostlin (Klimešová et al. 2016).

Snahou šlechtitelů pšenice je při šlechtění na suchovzdornost najít výraznější znaky s vyšší dědivostí, které by současně kladně korelovaly s výnosem. Šlechtění pšenice je obvykle uskutečněno v místech, kde se předpokládá i uplatnění vytvořených odrůd. To umožňuje vytváření odrůd s dobrou adaptací na dané půdně-klimatické podmínky (Prášil et al. 2018).

Základní otázka však zůstává, podle kterých znaků vybírat suchovzdorné odrůdy pšenice do našeho prostředí. Znaků a vlastností rostlin pšenice, které mají vztah k suchovzdornosti je velká řada. Podle mechanismu jejich působení je lze rozdělit následovně:

- únik před obdobím sucha (např. urychlení vývoje, rychlost a dynamika růstu, doba kvetení a následující přežití v metabolicky neaktivním stadiu (semena));

- udržení dostatku vody při působení sucha (např. hluboké kořeny, hromadění osmoticky aktivních látek (osmotické vyrovnání) umožňující déle čerpat vodu z půdy, nižší vodivost průduchů, voskový povrch a ochlupení pokožky zamezující ztráty vody a přehřívání);
- snášení nedostatku vody a rychlé obnovení růstu po působení sucha (např. hromadění ochranných látek v buňkách, rychlé využití zásobních látek ze stébel, omezení stárnutí asimilačních orgánů a jejich uchování pro regeneraci rostlin (tzv. stay-green linie)) (Prášil et al 2018).

Šlechtitelé si brzy uvědomili, že klíčovým adaptačním znakem spojeným s výnosem je přizpůsobení zralosti pšenice vegetačnímu období. Pro maximalizaci výnosu šlechtitelé vybírají linie, které se vyvíjejí a dozrávají během vegetačního období. Obecně, i když ne vždy, existuje dobrá korelace mezi celkovou biomasou a výnosem zrna, takže šlechtitelé se snaží přizpůsobit vegetační růst pšenice období, kdy je dostatek vláhy (Langridge & Reynolds 2021).

Důležitost přizpůsobení zralosti vegetačnímu období je dobře známá a tato vlastnost je obecně dobře řízena pomocí genů a lokusů fotoperiodismu, vernalizaci a ranosti. Proto stále existuje prostor pro přizpůsobení jednotlivých růstových fází tak, aby se zlepšila shoda s klimatickýma podmínkami. Plodina může využít období, kdy je k dispozici voda, a poté před koncem příznivého období vytvořit a naplnit zrno (Langridge & Reynolds 2021).

Ray et al. (1974) naznačují, že plodiny v semiaridních oblastech, jako jsou například Velké planiny v USA, mají určité optimální sezónní vzorce růstu a nejsou vždy vystaveny stresu ze sucha. Proto by šlechtitele měli vybírat odrůdy, jejichž období tvorby zrna se shoduje s maximálním sezónním průběhem srážek. Odrůda tak může často uniknout poškození suchem díky načasování období nalévání zrna.

Jinou z cest je snaha zvětšit kořenový systém rostlin, díky kterému budou pšenice schopné více využít vodu a živiny v půdě. Podařilo se již vytvořit odrůdy, u kterých je geneticky fixován větší objem nebo biomasa kořenů (Lukaszewski 2017). Kořenový systém se v současnosti dostává do popředí zájmu, jako orgán zodpovědný za rezistenci k suchu některých odrůd. Ve společenstvech rostlin platí, že konkurenceschopnost podzemní části rostliny je přímo úměrná velikost jejího kořenového aparátu, kdežto již malá část nadzemní hmoty je schopna zajistit rostlině dostatečný přísun světla (Jackson et al. 2007). Vývoj kořenu a způsoby zakořeňování mohou také poskytovat únikové mechanismy (mnohdy klasifikované jako vyhýbání se suchu). Úspěšnost změněných kořenových systémů bude přinejmenším částečně záviset na sezónních srážkách a rozmístění vody v půdním profilu (Schmidt 1983). Hurd (1976) všiml, že tvrdá pšenice 'Pelissier' měla v západní Kanadě dobrý růst a hluboký vývoj kořenů v raném období, a proto se mohla lépe vyhnout suchu v pozdním vegetačním období než jiné odrůdy. V oblastech, kde nejsou hluboké zásoby půdní vláhy a kde je plodina závislá na srážkách během vegetačního období, by však tato vlastnost neměla velký význam.

V našich podmínkách je pšenice zpravidla pokryta ojíněním, které představuje modrošedý povlak na praporcovém listu, stonku a ostatních površích. Je to způsobeno kutikulárním β -diketonovým voskem. Výskyt ojínění je spojován s vyšším výnosem zejména v podmínkách sucha (Prášil et al. 2018).

Mnohé mechanismy umožňující úspěšně překonat suchu v určité době a zajistit tak stabilitu výnosu se mohou naopak projevit negativně při vláhově příznivých ročnicích.

Například zvýšená účinnost využití vody (vyjádřená jako poměr mezi akumulací biomasy a ztrátou vody transpirací) je spojena s omezením růstu a lepším překonáním suchého období, ale celkově vede k nižší produkci biomasy. Podobně šlechtění na hlubší kořeny umožní rostlinám lépe čerpat vodu z hlubších vrstev půdy, ale může omezit lepší využití živin z vrchních vrstev nebo najde menší uplatnění v mělkých či utužených půdách (Prášil et al. 2018).

Požadavky na suchovzdornost a požadavky na výnos pšenice jsou často protichůdné. Šlechtění a výběr vhodných odrůd je tedy nutné zaměřit na konkrétní agro-klimatické podmínky z hlediska dopadu sucha (Prášil et al. 2018). Zemědělci od nových odrůd očekávají, že budou poskytovat vysoké výnosy a kvalitu v dobrých letech a zároveň minimalizovat rizika spojená se špatnými obdobími; odrůdy, které vykazují dobrou výkonnost v letech sucha, ale nejsou špičkové v normálních letech, jsou nepřijatelné (Langridge & Reynolds 2021).

3.3.3 Trend zvyšování výnosu

Vývoj výnosů odrůd pšenice naznačuje, že vyšší výnos může být dosahován snadněji, pokud v zrna je vyšší podíl polysacharidů (škrobů) a nižší podíl bílkovin. Starší odrůdy se obvykle vyznačovaly vyšším obsahem bílkovin v zrna (Hnilička et al. 2020). Vyšší výnosová schopnost současných odrůd je doprovázena vyšším podílem škrobu v zrna, jejichž biosyntéza zřejmě vyžaduje menší množství metabolické energie než syntéza bílkovin. K pozvolnému trendu snižování obsahu bílkovin v zrna mohl rovněž přispívat vzestup koncentrace CO₂ v atmosféře v souvislosti s trendem globálního oteplování (Nátr 2000; Tian et al. 2015).

Využití výnosového potenciálu pšenice je závislé na podmínkách pěstování a limitujících faktorech prostředí (voda, výživa, sluneční svit, teplota). Odrůda pšenice musí mít vhodnou formu (ozimost, jarovost), ranost kvetení a případně dobu zralosti pro využití svého potenciálu v daném prostředí. Schopnost adaptace pšenice k prostředí je podmíněna převážně třemi faktory: raností (Esp geny), fotoperiodickou citlivostí (geny Ppd) a jarovizačním požadavkem (geny Vrn). Působením těchto genů je určena schopnost rostliny přejít z růstové fáze do fáze reprodukční, její mrazuvzdornost a doba kvetení. Přiměřená adaptabilita pšenice v jednotlivých růstových fázích může předcházet škodám mrazem v zimě a v horkých letních měsících může eliminovat vliv sucha a vysokých teplot. Podmínky ČR vyžadují střední úroveň zimovzdornosti odrůd pšenice, která je důležitá pro úspěšné bezrizikové pěstování (Horčíčka 2008).

Za hlavní příčinu šlechtitelského pokroku ve zvyšování výnosu lze pokládat výrazné zvýšení hmotnosti zrna v klasu doprovázené zkrácením délky stébla (Foulkes et al. 2011), přičemž šlechtitelskou činností se nepodařilo dosáhnout zásadního zvýšení sušiny nadzemní biomasy porostu (Slafer & Andrade 1991). To dokumentuje, že se nedařilo zásadně zlepšovat efektivitu fotosyntézy porostu (Hnilička et al. 2020). Zvyšování výnosového potenciálu odrůd bylo tedy podmíněno hlavně změnami proporcí rostlin, případně prodloužením doby životnosti listů a jejich uspořádáním v porostu, a tím lepší využitelností světla (Reynolds et al. 2012).

Ukazuje se, že zkracování délky stébla se v posledních letech zpomalilo, až zastavilo (Martínek 2018). Tento jev není náhodný. Lze se domnívat, že délka stébla u současných odrůd zřejmě dosáhla ekologického limitu, který naznačuje, že další výraznější zkracování délky stébla by vedlo ke zhoršení odolnosti porostů vůči abiotickým stresům, mezi něž patří především sucho (Hnilička et al. 2020).

V České republice je výsledné počasí ovlivňováno prolínáním vlivu přímořského a kontinentálního klimatu, proto pokračování ve výrazném zkracování délky stébla odrůd by se nejspíš projevilo poklesem stability výnosů. Přestože další zkracování délky stébla je geneticky možné, v současnosti se jeví spíše jako nežádoucí (Hnilička et al. 2020). Odrůdy s enormně zkráceným stéblem nedosahují dostatečně stabilní výnosy. Zatím tedy šlechtitelům nezbyvá než pokračovat v započatých trendech šlechtění. Jestliže zkracování délky stébla u pšenice se dotklo ekologického limitu, potom další zvyšování sklizňového indexu se musí vyvíjet cestou zvyšování hmotnosti zrna klasu (Martínek 2018). Současně je nutné si uvědomit, že k dosažení výnosového potenciálu pšenice na úrovni 20 a více tun z hektaru bude třeba prohloubit znalosti vztahu source a sink (Horčíčka et al. 2016).

Obecný trend zvyšování výnosů prostřednictvím zvyšování hmotnosti zrna v klasu při zastavení trendu zkracování délky stébla je doprovázeno stagnací počtu klasů na jednotce plochy, případně i snižováním tohoto počtu. Otázkou je, kdy dojde k vyčerpání těchto do značné míry obecných trendů a zda je možné na ně nějak cíleně navázat například cíleným využitím genů ovlivňujících morfologii klasu a v něm zvýšený počet klásků a kvítků (Hnilička et al. 2020). Široká genetická diverzita genových zdrojů využívaných ve šlechtění je předpokladem pro vyšlechtění odrůd adaptovaných na měnící se podmínky prostředí (Martínek 2018).

3.3.4 Nadpočetné orgány

Trávy obecně, a tedy i obilniny, mají vlastní strategii přizpůsobivosti se změnám prostředí díky své modulární struktuře vytvářených orgánů. Klasický morfortyp pšenice reaguje v průběhu času na změny dostupnosti zdrojů obvykle pomocí tří úrovní větvení, představujících hierarchické struktury: 1. odnože v odnožovacím uzlu, 2. klásky v klasu, 3. zrna v kláscích. V těchto uzlech rostlina zakládá zvýšený počet orgánů, které lze pokládat za nadpočetné, z nichž se do doby zralosti realizuje jen část (Hnilička et al. 2020).

U pšenice byl v poslední době zaznamenán značný pokrok ve výzkumu morfologické struktury klasu. Především se jedná o skupinu genů řídících výskyt tak zvaných nadpočetných klásků klasu (supernumerary spikelets), kde na rozdíl od běžné pšenice může vyrůst více než jeden klásek z jednoho nodu klasového větve (Sreenivasulu & Schnurbusch 2011; Zhang et al. 2013). Mnohořadý klas je u pšenice seté podmíněn recesivním genem WFZP-D (Wheat Frizzy Panicle) na krátkém rameni chromosomu 2D. Tento gen je obdobný jiným genům Frizzy Panicle (FZP), řídícím větvení květenství u vyšších rostlin. U pšenice byly identifikovány homologické geny (WFZP-A, WFZP-B a WFZP-D), řídící větvení klasu na různé úrovni ploidie (Hnilička et al. 2020).

U standardního morfortypu klasu jsou kvítky v terminální (vrcholové) části obvykle nevyvinuté a jsou sterilní. Zrna se vyvíjejí v postranních kvítcích klásku. Do období zralosti dochází postupně k redukci, takže ve zralosti pouze některé kvítky v kláscích mají zrna. Standardní morfortyp klasu má tedy ještě své rezervy spočívající v omezení míry redukce fertility kvítků, což se často u současných odrůd projevuje schopností zvyšovat vyšší počet zrn v kláscích (Hnilička et al. 2020).

Mnohořadý klas je případ, kdy z jednotlivých nodů klasového větve vyrůstá větší počet klásků přisedlé v horizontální a současně i vertikální pozici, přičemž nejsou výrazně prodlouženy druhotné větve klasu (Dobrovolskaya et al. 2009, 2015).

Zvýšený počet klásků u mnohořadého klasu by mohl přispět ke zvýšení reprodukční kapacity klasu (počtu zrn klasu) a působit například analogicky jak to známe u ozimého šestiřadého a ozimého dvouřadého ječmene, kdy odrůdy šestiřadého ječmene bývají v průměru o něco výnosnější než odrůdy dvouřadé (Hnilička et al. 2020).

Přestože se daří výnosovou úroveň linií s mnohořadým klasem postupně zvyšovat, je obtížné odhadnout, jestli tento koncept bude šlechtitelsky úspěšný (Martinek 2018).

3.3.5 Znak „dlouhá pleva“

Znak dlouhá pleva se vyskytuje u dvou tetraploidních druhů *Triticum polonicum* L. (gen P1 na chromosomu 7A) a *T. ispahanicum* Hesolt. (gen P2 na chromozomu 7B) a rovněž u hexaploidní *T. petropavlovskiyi* Udac. & Migusch (Hnilička et al. 2020).

Ve starších pokusech tyto linie dosahovaly srovnatelné nebo výnosové úrovně oproti běžným odrůdám v intenzivních podmínkách pěstování. To vedlo k hypotéze, že dlouhá pleva svým větším povrchem může podporovat asimilaci klasu a zřejmě i transpiraci rostliny a tím pozitivně působit na tvorbu obilek zvláště na konci dozrávání. Proto by dlouhá pleva mohla být významným znakem ve šlechtění pšenice na výnos. Problémem linií s dlouhou plevou je zatím jejich snížená odolnost ke rzi plevové (Martinek 2018).

3.3.6 Antokyany a karotenoidy v zrně

Barvu naprosté většiny současných odrůd pšenice seté označujeme jako červenou (i když se ve skutečnosti jedná o různé okrové odstíny). Velmi zřídka se v praxi vyskytuje barva bílá. Kromě těchto obvyklých zabarvení se mohou u pšenice vyskytovat i jiné barvy zrna, způsobené přítomností karotenoidů a antokyanů (Martinek et al. 2019).

Zabarvení zrna způsobující žlutý endosperm (syntéza karotenoidů, hlavně luteinu), modrý aleuron a purpurový perikarp (syntéza velké škály antokyanů), červené zrno (běžné u současných odrůd) a bílé zrno je řízeno specifickými geny. Byly vytvořeny linie pšenice s purpurovým, modrým, žlutým a „černým“ zabarvením obilky daným kombinací genů pro modrý aleuron a purpurový perikarp. Kromě genů pro zabarvení zrna existují i jiné geny pro modré a purpurové zabarvení koleoptile, stébla, oušek a listů (Khlestkina 2013).

Předpokládá se, že tvorba a distribuce žlutých pigmentů je ovlivněna genem pro fytoen syntasy, který je zásadní v biosyntéze karotenoidů. Byly nalezeny 2 lokusy, Phytoen synthase1 (Psy1) v 7. skupině chromozomů a Psy2 v 5. skupině, které podminují žluté zabarvení obilky u *Triticum durum* (Pozniak et al. 2007). Byly popsány tři geny ovlivňující modré zabarvení obilek. Významným genem původně z *Thinopyrum ponticum* je Ba1 na chromozomu 4BS. Druhým genem je Ba2, který se nachází na chromozomu 4A. Do *Triticum aestivum* se zřejmě dostal disomickou substitucí pravděpodobně z *Aegilops elongatum* (Zeven 1991). Byly nalezeny dva komplementární geny ovlivňující purpurovou barvu perikarpu. Gen Pp1 byl lokalizován na krátkém raménku chromozomů 7 a umístění druhého genu Pp bylo dlouho sporné. Předpokládalo se, že na chromozomu 6A je gen Pp2 a na 2A gen Pp3. Později bylo zjištěno, že Pp2 a Pp3 jsou rozdílné alely jednoho lokusu Pp3 na chromozomu 2A v blízkosti centromery (Dobrovolskaya et al. 2006). Geny pro červenou koleoptili jsou umístěny na krátkém raménku chromozomů 7 a to následovně: gen Rc1 na chromozomu 7A, gen Rc2 na chromozomu 7B a gen Rc3 na chromozomu 7D (Khlestkina et al. 2002).

Pšeničné zrno může obsahovat široké spektrum karotenoidů. Mezi nejčastěji zastoupené patří lutein, β -karoten, zeaxanthin, antheraxanthin, taraxanthin, triticoxanthin a flavoxanthin. Obsah karotenoidů v pšeničném zrně se pohybuje okolo 3 – 12,2 $\mu\text{g/g}$ sušiny a je velmi závislý na odrůdě. Pšenice s barevným zrnem má také nezanedbatelný obsah 22 karotenoidů. Například modře zbarvené odrůdy pšenice mají nižší celkový obsah karotenoidů, ale purpurově zbarvená pšenice má dokonce jejich obsah vyšší než pšenice setá (Paznocht et al. 2019; Lachman et al. 2017).

U rostlin existují vztahy mezi pigmentací a odolností vůči nepříznivým okolním podmínkám. Toho si všiml již Charles Darwin, který uvádí vyšší odolnost vůči chorobám a chladu u cukrové třtiny, vinné révy, cibule a sporýše se zvýšeným obsahem červeného pigmentu. V posledních letech se objevují další údaje o vztahu mezi výskytem barviv a odolností rostlin k biotickému a abiotickému stresu (Martinek & Polišínská 2018).

Karotenoidy mají funkci světlosběrných pigmentů při fotosyntéze, chrání proti fotoinhibici, vytvářejí komplexy s proteiny. Světlosběrná funkce karotenoidů je pro rostliny nezbytná kvůli absorpci v modré oblasti světelného záření. Absorbovaná energie je dále předávána chlorofylu. U vyšších rostlin tuto funkci plní převážně lutein a neoxanthin (Martinek & Polišínská 2018).

Některé látky ze skupiny flavonoidů jsou toxické pro houby, bakterie, viry a hmyz. Jejich silná schopnost zachytávat volné radikály může částečně vysvětlit jejich ochrannou úlohu v podmínkách biotických stresů, protože infekce rostlin různými patogeny je doprovázena oxidačním stresem (Shoeva et al. 2017).

Rezistenci genotypů pšenice může ovlivňovat přítomnost antioxidantů a sloučenin s antifungální účinností. V současné době probíhá výzkum zaměřený na studium odolnosti pšenice k fuzarióze klasu u genotypů s barvou zrna odlišnou od konvenční (Chrpová et al. 2020).

Karotenoidy, antokyany, ale i řada dalších nebarevných látek (fenolické látky, jako například fenolické kyseliny, vitamíny a terpeny) vykazují značnou antioxidační aktivitu a přinášejí tak mnohé zdravotní benefity. Přestože hlavním zdrojem těchto látek jsou ovoce a zelenina, obohacení zrna pšenice o tyto látky by vzhledem k vysoké spotřebě cereálních výrobků mělo mít zdravotní přínos pro konzumenty (Martinek et al. 2019; Hong et al. 2018).

Díky svým antioxidačním schopnostem pomáhají karotenoidy předcházet některým nemocem, a ačkoliv jsou si svojí strukturou celkem podobné, každá jednotlivá sloučenina působí specificky na určité pletivo (Šivel et al. 2013). Tyto látky mohou mít preventivní účinky proti kardiovaskulárním onemocněním, nádorovým onemocněním, hyperglykémii, oxidačnímu poškození jater, ateroskleróze, výskytu cévních a mozkových příhod, revmatoidní artritidě, neurodegenerativním onemocněním, diabetu 2. typu a některým typům rakoviny (tlustého střeva) (Li et al. 2017).

Antokyany působí antioxidačně již při velmi nízkých koncentracích. Mají protizánětlivé účinky, pomáhají při zpevnování cévních stěn. Toto působení přitom nemusí být pouze přímým důsledkem vychytávání volných radikálů, ale je možné, že fungují jako spouštěče mechanismu pro indukci endogenního antioxidačního systému buňky. Některé studie dokonce uvádí, že antokyany mohou být účinnějšími antioxidanty než běžnější vitamíny C a E a β -karoten (Li et al. 2017).

Rozšíření šlechtitelského zájmu o využití forem pšenice s rozdílným zabarvením zrna a rostlinných orgánů může být potenciálním přínosem pro tvorbu linií se zvýšenou odolností k různým stresům. Zároveň zde může být využito možnosti obohacení zrna o barevné látky (antokyany a karotenoidy) s antioxidačním účinkem a tím pozitivně působit na zdraví konzumentů. Orientační výsledky naznačily, že by mezi genotypy s purpurovým zrnem mohly být potenciální zdroje se zlepšenou odolností ke klasovým fuzariím (Martinek & Polišenská 2018).

3.4 Obecný koncept stresu

Rostliny jsou vystavovány stresu po celý svůj život, protože žijí přisedlým způsobem na jednom místě, které jim neumožňuje pohyb za lepšími životními podmínkami, a proto nejsou schopny se stresu vyhnout, což je výrazný rozdíl mezi rostlinou a živočichem (Hirayama & Shinozaki 2010). Rostliny rostoucí v přírodě jsou často vystaveny mnoha stresorům, jako je sucho, nízká teplota, zasolení, záplavy, teplo, oxidační stres a toxicita těžkých kovů (Jaleel et al. 2009).

Faktory, které v určitém prostředí rostlinu negativně ovlivňují, označujeme jako stresové faktory – stresory (Kůdela et al. 2013). Skupina reakcí, které se spustí pod vlivem stresorů, se nazývá stresová reakce. Tato reakce aktivuje obranné mechanismy a dochází k různým změnám (Jenks et al. 2005). Pokud proměnlivost negativních faktorů vnějšího prostředí překročí určitou mez (tolerance rostliny), lze hovořit o stresu rostliny, to znamená, že se objeví poruchy struktur jednotlivých funkcí a následně i orgánů rostliny. Stres lze tedy definovat jako stav, ve kterém se rostlina nachází pod vlivem stresorů (Larcher 2003).

Pod pojmem stres obvykle rozumíme funkční stav živého organismu, který je vystaven mimořádným podmínkám vnějšího prostředí (stresorům). Poté následují obranné reakce, které mají za cíl zachování homeostázy a zabránit poškození nebo smrti organismu. V literatuře se však tyto dva pojmy slučují pod jednotné označení stres, avšak v biologických systémech není obvykle pojem stres vysvětlován jednotně (Hnilička & Hniličková 2016). Tak podle Levitta (1980) je stres působení přírodních faktorů potenciálně nepříznivých pro živý organismus. Jaleel et al. (2009) uvádějí, že stres je změněný fyziologický stav způsobený faktory, které mají tendenci narušit rovnováhu. Orcutt a Nilsen (2000) dodávají, že termín stres je dynamickým komplexem mnoha reakcí a obvyklé je používán pro souhrnné označení stavu, ve kterém se rostlina nachází pod vlivem stresoru.

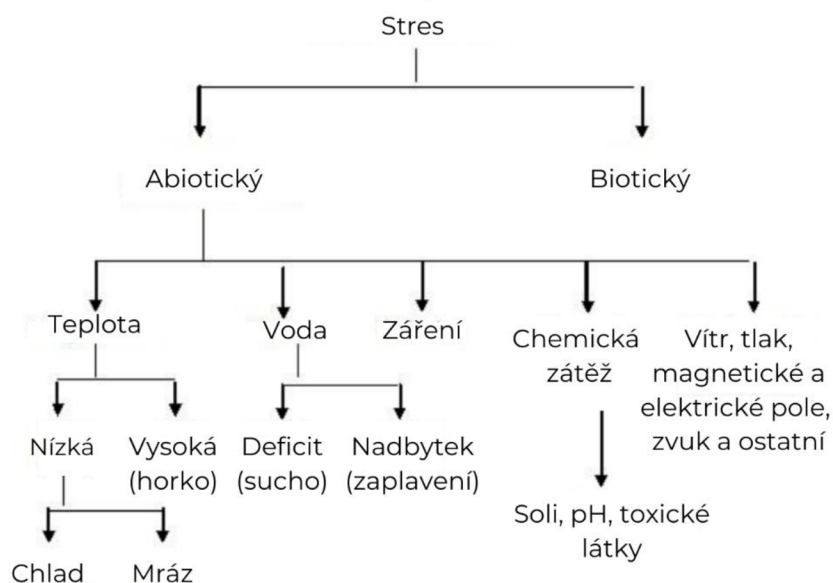
Gaspar et al. (2002) chápou stres jako stresor, tedy faktor prostředí, který je schopný způsobit poranění či onemocnění, nebo jako poplachovou reakci na výjimečné (nepříznivé) podmínky či jako fyziologický stav, který vykazuje změny životních funkcí organismu. Larcher (2001) dále konstatuje, že za stres může být považována významná odchylka od optimálních podmínek pro život, nebo se může jednat o funkční stav či dynamickou odpověď celého daného organismu.

Oproti tomu uvádí Ashrafa a Harris (2005) jinou definici stresu. Stres má přesnou definici fyzikální vědy, popisující sílu na jednotku plochy, která jedná na základě materiálu, navazující napětí a vede k morfologickým, vývojovým a metabolickým změnám.

Stresové faktory, nazývané také stresory, představují negativní vlivy z vnějšího prostředí, které mohou ovlivnit životní funkce rostliny. I když stres může postihnout pouze určité orgány

rostliny, může způsobit nevratné poškození, a dokonce i úhyn celé rostliny. Tyto faktory ovlivňují jak kořeny, tak nadzemní části rostliny a mohou mít negativní dopad i na vývoj semen. Stresované rostliny, produkují méně životaschopná semena a tím ovlivní další generace rostlin, i když na další generace stejný stres již nepůsobí (Bláha et al. 2003).

Stres u rostlin se dělí podle typu působících faktorů na dva hlavní typy: abiotický stres, způsobený neživými faktory, jako jsou sucho, teplotní výkyvy, zasolení půdy a podobně, a biotický stres, způsobený živými organismy, jako jsou mikroorganismy, hmyz nebo jiné rostliny viz obrázek 4 (Mosa et al. 2017).



Obr. 4: Rozdělení stresových faktorů (Sinha 2004).

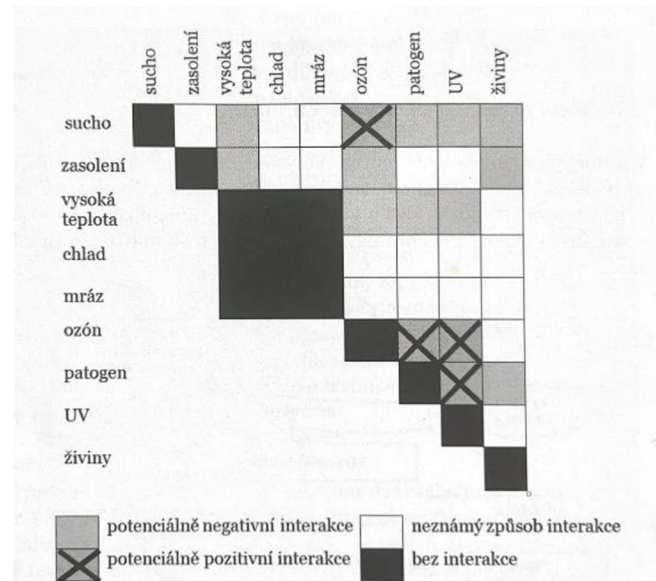
Larcher (1987) rozlišuje stres na základě jeho intenzity a úrovně adaptability. Eustres označuje počáteční fázi stresu, zatímco distres způsobuje poškození organismu. Stres lze také rozdělit na hyperstres, což je situace, kdy stres překračuje hranice adaptability, a hypostres, což je stres, který organismus obvykle snese bez větších obtíží.

V přirozených i uměle vytvořených ekosystémech na rostliny nepůsobí jednotlivé stresory odděleně, ale vždy v kombinaci, proto v porovnání s živočišnou stresovou fyziologií je stresová fyziologie rostlin komplikovanější. Komplikace je dána také tím, že stresově mohou být ohroženy pouze některé rostlinné orgány, a nikoliv celá rostlina (Hnilička & Hniličková 2016). Oddělené stresory mohou vyvolat odlišné reakce v porovnání s jejich kombinací (Mittler 2006).

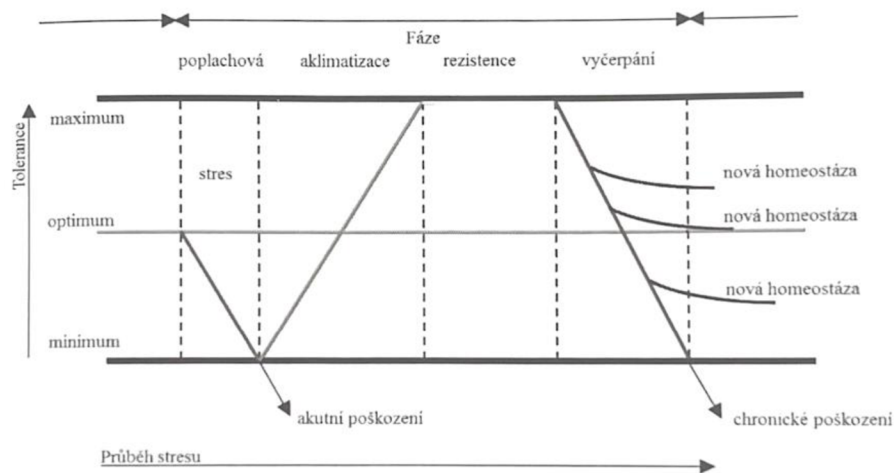
Obrázek 5 prezentuje vliv jednotlivých stresových faktorů a jejich možných kombinací na zemědělskou produkci. Na obrázku jsou různé typy kombinací biotických a abiotických stresorů a jejich potenciálních interakcí. Barevné změny indikují potenciální efekt působení na rostliny a odlišné interakce jsou zvýrazněny různými barvami. Je důležité zdůraznit, že efekt

vzájemných kombinací stresorů závisí na jejich relativní síle, rostlinném druhu, stáří rostlin, vývoji patogenů a hostitele a dalších faktorech (Mittler 2006).

Aby rostlina překonala určitý stresový faktor, musí mobilizovat své energetické zdroje a obranné nebo adaptivní či poplašné fyziologicko-biochemické reakce (Kůdela et al. 2013). V práci Larchera (2003) je popsán proces stresové reakce rostlin, který se spouští okamžitě po vystavení stresovému faktoru a projevuje se poplachovou fází. Následně dochází k narušení buněčné struktury a životních funkcí, a v případě příliš silného stresoru může dojít k úplnému odumření rostliny. V situacích, kdy intenzita stresu nepřesáhne kritickou úroveň, se mobilizují kompenzační mechanismy a rostlina vstupuje do fáze restituční, která slouží k obnově a zvýšení odolnosti vůči stresoru v následující fázi rezistence. Je však důležité mít na paměti, že rezistence nemusí být trvalá a rostlina se může znovu ocitnout v situaci, kdy je vystavena silnému stresu. Fáze vyčerpání pak nastává v případě dlouhodobého působení stresorů, kdy rostlina ztrácí schopnost se stresu dále bránit a může dojít k jejímu odumření, jak je patrné z obr. 6.



Obr.5: Stresová matice (upraveno dle Mittlera 2006).



Obr. 6: Schématický model průběhu jednotlivých stresových reakcí a odpovědi organismu (upraveno dle Kosové et al. 2011).

Výsledkem stresové reakce je určitá úroveň adaptační schopnosti a ta závisí na intenzitě a délce působení stresového faktoru na danou rostlinu, tak i na geneticky vázaných předpokladech odpovědi. Přechodně se může zvýšit i úroveň odolnosti vůči abiotickým stresorům – tento jev se nazývá aklimatizace (Nilsen & Orcutt 1996). Každá změna faktoru prostředí ovlivňuje růst a vývoj rostlin. Nicméně, každá odchylka faktoru od jeho optimální úrovně nemusí nutně být stresem pro přizpůsobivou rostlinu aklimatizovanou svému prostředí (Cassells & Curry 2001).

3.5 Vodní deficit jako stresor

Sucho neboli vodní deficit může být definováno jako záporná odchylka vodní bilance od klimatického normálu v dané oblasti během určitého časového intervalu. Z toho plyne, že příčinou sucha je deficit srážek za určitou dobu, zatímco vyšší teplota vzduchu, intenzivnější sluneční záření, nízká relativní vlhkost vzduchu či intenzivní proudění zvyšují ztráty vody evapotranspirací a mohou tak významně přispět k prohloubení důsledků takového jevu (Brázdil et al. 2015; Allen et al. 1998). Existuje více než 150 definic sucha, které jsou pro potřeby konkrétních disciplín rozdílně formulovány a různě modifikovány (Žalud 2014). Také Blum (2005) popisuje vodní deficit jako poptávku rostliny po vodě, která není uspokojena. Dále například Lipiec et al. (2013) definují sucho jako výsledek imbalance toku vody mezi evapotranspiračními nároky prostředí a transportem vody v systému půda – kořenový systém.

Hydrologický systém a klimatický systém jsou úzce provázány a navzájem se ovlivňují v průběhu času. Přírozený pohyb vody krajinou, odtoky, přítoky, množství srážek, půdní zásoby vody, využití vody lidmi, mají vliv na celkový hydrologický cyklus. Pokud v tomto koloběhu dojde ke snížení objemu vody nad rámec obvyklých hodnot, hovoříme o suchu (Van Loon et al. 2016).

Nicméně podle Lloyd-Hughese (2013) univerzální definice sucha musí vzít v úvahu zásobu vody v půdě, aktuální potřebu vody a její management. S ohledem na různé těžkosti spojené s takto komplexním přístupem dochází k závěru, že obecná objektivní definice sucha neexistuje, v čemž se fakticky shoduje s podstatně staršími závěry z práce Wilhita a Glantze (1985).

V závislosti na časovém měřítku a dopadech bývá sucho obvykle členěno do čtyř kategorií na sucho meteorologické, hydrologické, zemědělské a socioekonomické (Heim 2002; Dai 2011), přičemž Mishra a Singh (2010) k nim dodávají ještě sucho podzemní vody (groundwater drought). Meteorologické sucho je signalizováno indikátory založenými na meteorologických veličinách a jeho identifikace tak předchází nástupu specifických dopadů, tj. dalších druhů sucha.

Zemědělské sucho se projevuje nedostatkem vody pro růst rostlin a má trvání v měřítku týdnů až 6–9 měsíců. Suchými epizodami v tomto časovém rozsahu jsou ovlivňovány i lesní porosty. Hydrologické sucho je charakterizováno nedostatkem vody ve vodních tocích, nádržích nebo zvodnělých vrstvách, přičemž jeho dopady, stejně jako dopady sucha podzemní vody nebo socioekonomického sucha, jsou patrné až po delším čase. O socioekonomickém suchu začínáme hovořit v případě, kdy výskyt sucha začíná negativně ovlivňovat celou společnost, mimo již dříve zmíněné zemědělství (a lesnictví) a vodní hospodářství. Nedostatek vody se může negativně promítat do turistického ruchu, průmyslové produkce (v důsledku nedostatku technologické vody), produkce elektrické energie (nedostatkem vody pro samotnou výrobu v případě vodních elektráren či nedostatku vody nutné pro chlazení), života obyvatel (nedostatek pitné vody, případně zemědělských produktů) a následně pak do celé ekonomiky a fungování společnosti. Zatímco meteorologické sucho je snadno indikovatelné na základě přístrojových měření, epizody sucha v období před začátkem těchto měření jsou obvykle založeny na výskytu významných dopadů sucha, identifikovatelných v dokumentárních pramenech (například nízké výnosy plodin, nízké průtoky na řekách či vysychající vodní toky,

socioekonomické problémy) nebo v proxy datech (například úzké šířky letokruhů stromů indikujících suchá období) (Brázdil et al. 2015).

Četné práce signalizují rostoucí riziko výskytu sucha ve střední Evropě, které je v posledních letech s velkou pravděpodobností nejvyšší za posledních 130 let (Brázdil et al. 2009). Řada studií z poslední doby zároveň ukazuje, že na území České republiky dochází k postupnému snižování disponibilní vody v půdě (například Trnka et al. 2015). Je tomu tak zejména v období od dubna do června, což je s ohledem na intenzivní růst rostlin a víceméně celkovou závislost našeho zemědělství (resp. krajiny) na pravidelně rozložených srážkách velmi nepříznivé. Navíc většina klimatických modelů předpokládá do budoucna pro Českou republiku takové klimatické podmínky, které povedou spíše k nárůstu podílu sušších půdně-vlhkostních režimů (například Dubrovský et al. 2014), a podle některých dojde i k dramatickému úbytku půdně-klimatických režimů, které jsou dnes typické pro pramenné oblasti (Trnka et al. 2013). Sucho tak bude nepochybně téměř jedním ze základních problémů, které s sebou přinese na naše území antropogenně podmíněná změna klimatu (Trnka et al. 2011; Eitzinger et al. 2013; Trnka 2014). Změna klimatu bude s vysokou pravděpodobností znamenat také zvýšení klimatické variability spojené s výskytem delších a intenzivnějších epizod sucha. Z práce Trnky et al. (2013) vyplynulo, že alespoň v některých letech hrozí půdám v České republice výskyt vlhkostních režimů, které si v současnosti spojujeme s oblastí Středozemního moře. Týká se to například území jižní Moravy, která již v současné době patří mezi regiony nejvíce a nejčastěji ohrožené nedostatkem vláhy.

V budoucnu lze očekávat změny množství a distribuci srážek (Klimešová et al. 2016). Jak dokládají Spáčilová et al. (2014) v podmínkách České republiky může dojít k zvýšení počtu dnů beze srážek ze současných 79,9 dne až na 141,6 dne v období 2071–2100, avšak se nepředpokládá výrazný úbytek množství srážek za rok. Autoři rovněž predikují nárůst průměrné sumy aktivních teplot nad 10 °C pro ČR ze současných 2717 °C až na 3732 °C. Uvedené změny zvyšují evapotranspirační nároky prostředí, kterým budou porosty vystaveny. Zvýšení frekvence výskytu sucha tak lze očekávat i v podmínkách středoevropského klimatu. Ačkoliv je sucho ve střední Evropě problémem poměrně čerstvým, celosvětově se jedná dlouhodobě o nejzávažnější působící abiotický stres, který ovlivňuje výnosy plodin (Boyer 1982). Jak uvádějí Sekhon et al. (2010), zvyšující se frekvence výskytu období sucha společně s účinky vysokých teplot a vyšší koncentrací CO₂ v atmosféře otevírají novou dimenzi působení tohoto komplexu abiotických stresorů.

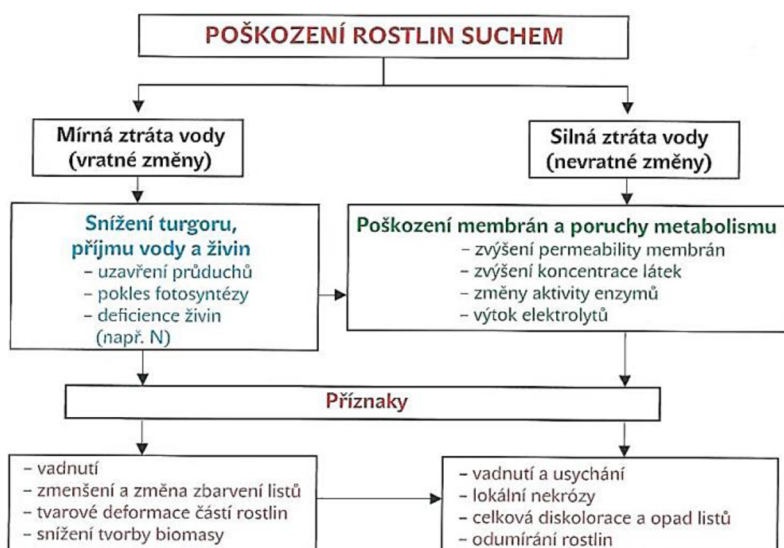
Sucho je jedním z nejvýznamnějších environmentálních stresů ovlivňujících zemědělskou produkci na celém světě a může vést k výraznému snížení výnosů (Jiang et al. 2009). Nejzávažnější dopady sucha jsou patrné především v zemědělství. Tak zvané zemědělské sucho obvykle trvá od několika týdnů až do 6–9 měsíců (Trnka et al. 2009). Nejdůležitějším typem sucha pro zemědělskou produkci je meteorologické sucho, které je založeno především na srážkách a teplotě, které poskytují informaci pro výpočet míry potenciální evapotranspirace (PET). Pro produkci pšenice se stres suchem projevuje, když je PET vyšší, než je pro dané produkční prostředí obvyklé (Spinoni et al. 2019).

Nejvyšší počty suchých epizod na území České republiky se vyskytují na Žatecku (suchá podkrušnohorská oblast), v Polabské nížině (okresy Mělník, Nymburk a Kolín) a v oblasti jižní Moravy, přičemž počet suchých období výrazně roste s poklesem nadmořské výšky místa (Tolász et al. 2007). Mnoho studií se v minulosti zabývalo kvantifikací dopadů stresu

způsobeného suchem na výnosy polních plodin. Mezi ně patří například práce Hlavinka et al. (2009) a Potopová et al. (2015). Tyto práce uvádějí, že nejcitlivějším obdobím pro výskyt sucha v rámci porostu obilnin jsou měsíce duben až červen a že jarní obilniny jsou obecně více zranitelné suchem než ozimé. Nicméně, konkrétní dopady závisí na průběhu ročního období, výchozí zásobě půdní vláhy, rozložení srážkových úhrnů a teplotách.

3.6 Vliv vodního deficitu na rostlinu

V reakci na nedostatek vody se v rostlině spouští kaskáda biochemických a fyziologických procesů a morfologických změn, kterými se rostlina adaptuje na sníženou dostupnost vody. Tyto adaptace můžeme pozorovat v porostu jako urychlený vývoj, vadnutí a točení listu za horkých větrných dnů nebo rychlejší žloutnutí a opad spodních pater listů (Haberle et al. 2008). Podle Penky (1985) je první viditelný projev nedostatku vody pozorován u starších listů. Dle Ismail a Hall (1999) se stres na rostlinách může projevovat inhibicí růstu podzemních i nadzemních orgánů, stárnutím až opadem listů, opadem pupat, zasycháním květů, poškozením plodů, a to vede k snížení výnosu a kvality rostlin. Vodní deficit podstatně ovlivňuje výnosy zemědělských plodin. Např. porosty pšenice v Austrálii dosahovaly v suchých letech až o 25 % nižších výnosů (Klimešová et al. 2016), obdobně v České republice v roce 2012, kdy byl zaznamenán až o 24 % v porovnání s rokem předchozím (SVZ obiloviny 2013). V USA je očekáván každoroční pokles výnosu kukuřice v oblasti kukuřičného pásu o 5–15 % v důsledku nedostatku vody (Campos et al. 2004). Mechanismus poškození rostlin suchem je schematicky znázorněn na obrázku 7 (Kůdela et al. 2013).



Obr. 7: Mechanismus poškození rostlin suchem (Kůdela et al. 2013).

Tyree (2007) uvádí, že suché období může mít přímý vliv na vadnutí rostlin. Během tohoto procesu dochází ke snížení turgoru na nulové hodnoty a ke ztrátě hydraulické vodivosti v pletivech xylému, což je způsobeno rozsáhlými kavitacemi. Tyto vlastnosti podléhají výraznému působení genotypu a jeho interakce s prostředím. Obecně lze stanovit stres suchem u rostlin měřením vodního potenciálu listů (Jones 2007). Hodnoty $-0,5$ MPa indikují mírný stres suchem, kdy dochází k výraznému zpomalení růstu, $-1,5$ MPa již značí velmi silný stres suchem, ztrátu turgescence buněk a vládnutí (Gloser & Prášil 1998). Pokles vodního potenciálu

ovlivňuje fyziologii buňky následujícími způsoby: nízký vodní potenciál sníží chemickou aktivitu vody, která může způsobit změnu ve struktuře hydratačního obalu kolem proteinů, a tím snížit jejich účinnost. Ztráta turgoru může způsobit změnu prostorového umístění transportních kanálů a membránových enzymů, stejně tak sevřít plasmodesmy v důsledku smrštění buněčné stěny (Nilsen & Orcutt 1996). Kritický vodní potenciál pro inhibici buněčné expanze je rozdílný mezi druhy i mezi rostlinnými orgány (kořeny x listy). Například změna ve vodním potenciálu od -0,2 do -0,4 MPa (Boyer 1970) způsobí inhibici listové expanze u slunečnice, zatímco podobný efekt se objeví u kukuřice při -0,7 MPa a u sóji při -1,2 MPa (Acevedo et al. 1979). Hodnota vodního potenciálu, při níž dojde k částečnému zastavení růstu, je odvislá od druhu rostliny. Například k měřitelnému zpomalení růstu u cukrové řepy dojde již při poklesu vodního potenciálu o 0,1 až 0,2 MPa a k úplnému zastavení růstu při poklesu o 0,3 až 0,4 MPa. Při zmenšení vodního potenciálu buněk na hodnoty od -0,4 až -0,8 MPa dochází k okamžitým změnám aktivity enzymů a velmi značnému zvýšení koncentrace kyseliny abscisové. K jejímu hromadění dochází zejména v listech, zde působí na zavírání průduchů (Hejnák et al. 2004).

Při velkém vodním deficitu dochází k snížení turgorového tlaku. Buněčná expanze je závislá na vodním potenciálu buňky, a proto bude ovlivněna a poklesne míra růstu a dělení buněk. Následky snížené velikosti buněk závisejí na vývojové fázi rostliny, ve které postihne nedostatek vody rostlinu. Pokud bude zasažena mladá, vyvíjející se rostlina mající ještě ne plně vyvinutou listovou plochu, nebude rostlina schopna vytvořit dostatek asimilátů právě kvůli malé fotosyntetizující ploše. Pokud je rostlina zasažena nedostatkem vody v období zrání plodu, projeví se to následovně. Vývoj květenství bude v normě a veškerá rostlinná hmota bude nezměněna, ale tvorba semene může být inhibována a může docházet k předčasnému opadu plodů. Důležité je poznamenat, že některé rostliny jsou senzitivní k nedostatku vody pouze ve specifických obdobích, jako jsou periody aktivního růstu, ale ne během celého vývoje (Nilsen & Orcutt 1996). Mnoho autorů uvádí, že nejcitlivěji reagují na suchu generativní orgány. Jejich vývoj může být ovlivněn suchem již ve vegetativní fázi růstu rostliny. Počet fertálních kvítků a následně zrn je u pšenice podstatným komponentem udržení vyššího výnosu za stresu suchem, který je stanoven již během fáze sloupkování (Slafer & Whitechurch 2001). Pšenice je náchylná na deficit vody zejména v době kvetení (Fischer 1979).

Komplexní odezva rostlin na nedostatek vody je závislá na jeho intenzitě a délce působení. Vyvíjí-li se rostlina od počátku vegetace v suchu, je anatomicky – morfologicky lépe adaptována. Pokud se nedostatek vody projeví až v průběhu vegetace, dochází k významné redukci listové plochy i uhlíkovému přírůstku. Z úbytku listové plochy následně vyplývá zmenšení hmotnosti a změny ve vodním režimu výživového modelu. Pokud se snižuje turgor během tvorby květenství, redukuje se počet květů, a tím je ohrožena i celá reprodukce (Hnilička et al. 2008).

Podle Tardieu (2013) snížení turgoru vede nejen k zavírání průduchů, poklesu fotosyntézy, změně aktivity enzymů, ale také ke zvýšení permeability membrán, denaturaci a inaktivaci proteinů, metabolickým poruchám a nedostatku živin.

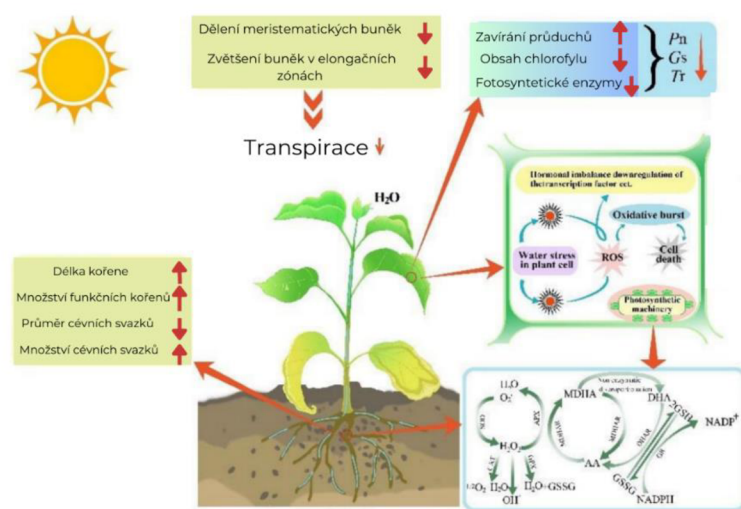
Obecné důsledky nedostatku vody na strukturu a funkci membrán jsou pozorovatelné také v buněčné ultrastruktuře. Nedostatek vody může způsobit uvolnění hydrolyzujících enzymů z vezikulů odvozených z endoplasmatického retikula a Golgiho aparátu do cytoplasmy. Přítomnost těchto lipáz a proteáz dále narušuje normální strukturu všech cytosolických

membrán. Pokud dojde k degradaci tonoplastu, vakuolární tekutina, která může obsahovat relativně hodně koncentrované soluty, se uvolní do cytoplasmy, což může zapříčinit degradaci cytosolických proteinů. Vysoké teploty vyskytující se často současně se suchem poškozují membrány. Zvyšuje se jejich fluidita a zároveň i propustnost, což ovlivňuje osmotické, transportní a metabolické poměry v buňkách (Fellows & Boyer 1978).

Podle Parvaiz (2012) dochází ke škodlivým změnám v buněčných složkách působením vodního deficitu. Biologicky aktivní uspořádání a závisí na prostředí nedotčené hydratací. Důsledkem tohoto je silný vodní stres, jenž může mít za následek zhoršení tvorby aminokyselin, metabolismu bílkovin, sekundárními procesy fotosyntézy a dýchání. Ve výsledku tohoto působení, může dojít ke zhroucení osmotické soustavy buňky. Navrácení od vodního deficitu může být realizováno za pomoci osmoticky aktivních látek. Slouží jako prostředek pro osmotické úpravy a také jako chaperony připojením na proteiny a membrány, čím brání jejich denaturaci.

Působení některých stresorů může způsobit zvýšení hladiny kyseliny abscisové (ABA) v pokožce listů (Jones, 2015). Podle Nilsena a Orcutta (1996) se během působení stresu ze sucha, může obsah ABA v rostlině zvýšit až 40krát. Atwell et al. (1999) konstatují, že chemickým spouštěčem pro přivření průduchů je nejspíš kyselina abscisová. Přivírání průduchů na podnět ABA způsobí snížení vodivosti plynů a v souvislosti s tím dochází i ke snížení rychlosti transpirace a fotosyntézy – rostlina se snaží šetřit s vodou. Přesně opačný účinek, než působení ABA mají na rostliny cytokininy (CK), které naopak zrychlují buněčné dělení a nárůst biomasy, na což je potřeba velké množství vody. Nedostatek vody dle Brestiče & Olšovské (2005) vede kromě akumulace ABA k inhibici růstu, akumulaci prolinu, mannitolu a sorbitolu, také k tvorbě složek pro zachycování volných radikálů, k uzavření průduchů a snížení transpirace, změnám vodního potenciálu pletiv, fotosyntetické činnosti a k syntéze nových proteinů.

Pokud jsou rostliny poškozeny vodním stresem, reagují na nepříznivé prostředí změnami různých morfologických struktur a fyziologických metabolismů, jako je morfologie listů a kořenů, fotosyntéza, antioxidační enzymové systémy a hladiny hormonů viz obr. 8 (Khaleghi et al. 2019). Vodní deficit způsobuje významné narušení chodu rostliny a dokáže zpomalit vývojové a fyziologické reakce (Azri et al. 2020).



Obr. 8: Reakce rostliny na vodní deficit (Wu et al. 2022).

Sucho může omezit růst rostlin inhibicí buněčného dělení v meristemickém pletivu listů a omezit zvětšení buněk v oblastech prodlužování, stejně jako vyvolat komplexní změny v tloušťce listů a změny v palisádovém a houbovém parenchymu listů během adaptace (Nelissen et al. 2018). Rueda et al. (2017) zjistili, že u jehličnanů se zlepši schopnost rostlin zadržovat vodu zvětšením tloušťky listů a zmenšením tloušťky palisádového a houbového parenchymu v důsledku sucha. Nicméně, výzkum provedený Zheng et al. (2010) ukázal, že *Lycium barbarum*, tedy rostlina zvaná také goji, zvyšuje tloušťku palisádového parenchymu a zmenšuje tloušťku houbového parenchymu, což má za následek inhibici transpirace a zamezení nadměrné dehydratace pletiv. Výše zmíněné výsledky poukazují na to, že změny vnitřní struktury listů vedou ke snížení transpirace a snížení rychlosti fotosyntézy.

Prvním důsledkem nedostatku vody je uzavření průduchů. Signál k uzavření průduchů přichází z kořenů a je zprostředkován kyselinou abscisovou. Dalším signálem k uzavření průduchů je nízký turgorový tlak ve svěracích buňkách. Průduchy se zavírají i při zvýšeném gradientu tlaku vodní páry mezi listem a vzduchem, který jej obklopuje (Nilsen & Orcutt 1996).

Uzavření průduchů způsobené nedostatkem vody vede k vyčerpání CO₂ v intercelulárních prostorech. Tento jev se přímo označuje jako stomatální inhibice fotosyntézy. Jakmile je v intercelulárách méně CO₂ než kyslíku, začne být stimulována fotorespirace. Při příliš vysokém ozáření nevyužívá fotorespirace všechny produkty elektron transportního řetězce, které jsou zdrojem energie. Tato situace může vést k fotoinhibici, jejímž důsledkem je nahromadění volných radikálů v chloroplastu (Nilsen & Orcutt 1996). V důsledku uzavírání průduchů je omezen přísun CO₂. To zapříčiní nedostatek produktů ze světelné fáze fotosyntézy, dochází k nahromadění přebytečné energie, může docházet až k poškození fotosyntetického aparátu (Grzesiak et al. 2007).

Uzavírání stomat je ale spíše spojeno s obsahem půdní vlhkosti než s obsahem vody v listech. Je řízeno hlavně chemickými signály, které reguluje například kyselina abscisová (ABA) produkovaná v kořenech trpících dehydratací (S. Lisar et al. 2012). Kořeny rostlin, jež jsou vystavené deficitu vody, jsou schopny hůře absorbovat potřebné živiny. Stomatální omezení je mnohem závažnější ve chvíli, kdy je rostlina vystavena stresu (Bhattacharjee & Saha 2014). V závislosti na druhu rostliny se průduchy mohou zcela uzavřít působením jak mírného, tak i silného stresu. Tolerantní druhy kontrolují otevírání průduchů, aby umožnily určitou fixaci uhlíku a zlepšení hospodaření s vodou. Zvýšená stomatální odolnost při stresu označuje účinnost druhu šetřit vodou (S. Lisar et al. 2012).

Kořen je pro rostliny klíčový orgán pro fixaci a vstřebávání látek z půdy. Stres ze sucha snižuje plochu středního válce kořene, průměr cévních svazků a buněk primární kůry, ale naopak zvyšuje množství cévních svazků pro usnadnění proudění vody (Thangthong et al. 2019). Pro zlepšení zadržování vody a odolnosti vůči suchu rostliny nejen rozšiřují kořenový systém zvýšením počtu funkčních kořenů, ale také zvyšují schopnost kořenů absorbovat vodu (Lee et al. 2016). Kromě toho rostliny zvyšují odolnost vůči suchu změnou struktury kořenů (např. kořenového vlášení a hustoty prokořenění), čímž ovlivňují prostorové rozložení kořenů, fixaci v půdě a příjem živin (Strock et al. 2021). Při omezení růstu v důsledku nedostatku vody, dochází nejprve k pozastavení prodlužovacího růstu buněk (Jones et al. 2008). Levitt (1980) uvádí, že vodní deficit citlivěji ovlivňuje fázi růstu buněk prolongační než zárodečnou. Jestliže rostlina nepřijímá vhodné množství vody do vakuol, nedochází ke zvětšování obsahu buněčné

stěny. Dochází však k přesunům sušiny a to tak, že nové stavební látky jsou vkládány mezi staré buňky kořene, a tak k tzv. plošnému růstu buněčných stěn.

Pro udržení fotosyntézy rostliny vytvářejí řadu obranných mechanismů, které chrání jejich fotosyntetický aparát před poškozením v procesu adaptace na vodní stres (Yang et al. 2020). Většina rostlin dokáže snášet mírný nedostatek vody, pomocí regulování průduchu a transpirace. Dále to umožňuje schopnost rostlin přímo regulovat vodní potenciál listů a po návratu k normálnímu zásobování vodou se samovolně obnovovat. Některé rostliny dokonce při nedostatku vody zvyšují svou fotosyntézu (Killi et al. 2017). Například lehký stres suchem obvykle vede ke zvýšení stomatální vodivosti a transpirace, zatímco mírný a silný stres suchem vede k poklesu rychlosti fotosyntézy (P_n), poklesu rychlosti stomatální vodivosti (G_s) a transpirace (T_r) (Tian et al. 2019). Sucho nejen inhibuje přímo tvorbu chlorofylu (Chen et al. 2016), ale také způsobuje potíže při vstřebávání minerálních prvků z půdy, což způsobuje nedostatek živin listů (Bondada et al. 2001). Regulace fotosyntetických enzymů je velmi komplikovaný proces. Stres z lehkého sucha může mírně ovlivnit účinnost fotosyntetické karboxylace, ale silný stres může inhibovat aktivitu RuBPC, což může mít za následek snížení účinnosti fotosyntetické karboxylace (Parry et al. 2002).

Fotosyntéza je proces, který je zvláště citlivý na působení vodního deficitu. Odolnost rostlin vůči nedostatečnému množství vody vede k metabolickým změnám spolu s funkčními a strukturálními změnami fotosyntetických orgánů. Fotosyntéza vyšších rostlin klesá se snížením relativního obsahu vody a potenciálu vody v listech (Lisar et al. 2012). Fotosyntéza je velmi silně inhibována a může nastat i její přerušení. K tomuto dojde při zvýšeném vodním deficitu a návazným poklesem růstu listové hmoty a současným sesycháním a stárnutím (Bhattacharjee & Saha 2014; Popko et al. 2018).

Dalším problémem, který nastává při vystavení rostliny vodnímu stresu, je pokles obsahu chlorofylu v listech. Fotosyntetické pigmenty jsou důležitou podmínkou fotosyntézy a naprosto nezbytnou součástí fotosystému I (PS I) a fotosystému II (PS II). Je dobře známo, že vodní stres inhibuje tvorbu chlorofylu ve čtyřech fázích jeho syntézy. Po sobě jdoucí fáze omezují tvorbu pigmentu. První fází je tvorba kyseliny 5-aminolevuliniové (ALA), dále kondenzace ALA na porfobilinogen a primární tetrapyrrol, který se dále přeměňuje na protochlorofylid. Následuje přeměna protochlorofylidu na chlorofylid, která je závislá na světle. Poslední fází je syntéza chlorofylů (a, b) a jejich zařazení do proteinových komplexů fotosyntetických orgánů. Ve většině případů jsou karotenoidy méně citlivé na vodní stres než chlorofyl, který byl již zkoumán u několika druhů zemědělských rostlin (Lisar et al. 2012). Struktura chloroplastů a mitochondrií může být ovlivněna velkým nedostatkem vody. Nárůst alkalických lipáz v chloroplastech během nedostatku vody koreluje s degradací thylakoidů (Silva et al. 1974).

Se vzrůstajícím vodním stresem dochází k poklesu poměru mezi fotosyntézou a respirací, protože oba procesy probíhají v menší míře. Koncentrace jednoduchých cukrů se může v některých rostlinných pletivech při vodním stresu zvyšovat, protože dochází k mobilizaci škrobu ze zásob v chloroplastech. Ztráta škrobu běžně souvisí s nedostatkem vody, ale nárůst jednoduchých sacharidů ne vždy souvisí s úbytkem škrobu. Jednoduché cukry pocházející z mobilizovaného škrobu jsou využity v mnoha fyziologických procesech (Nilsen & Orcutt 1996). Také translokace sacharidů se snižuje při nedostatku vody během dne. Pokles translokace sacharózy není způsoben specifickými vlivy na floémový systém, který je relativně rezistentní k nedostatku vody. Nízká asimilace CO_2 listy a zvýšená respirace v buňkách

listového mezofylu snižuje gradient sacharózy mezi zdrojem (listy) a sinkem asimilátů. Tato změna poměrů mezi zdrojem a sinkem je příčinou snížené translokace asimilátů. Způsoby alokace zdrojů se mění během nedostatku vody. U mnoha druhů dochází k růstu spíše v kořenových pletivech než v pletivech listů. Proto se snižuje poměr nadzemní a podzemní části. Pokud vodní stres sužuje rostlinu v rané fázi vývoje, způsobí výraznou změnu v poměru nadzemní a podzemní části. Oproti tomu působení vodního stresu během reprodukční fáze má malý až žádný vliv na poměr nadzemní a podzemní části. Zato dochází k redukci květů a semen nebo k ztrátě plodů (Nilsen & Orcutt 1996).

Během nedostatku vody se snižuje akumulace nitrátu a amoniaku z půdy. Akumulace je inhibována nárůstem koncentrace nitrátů a amoniaku v kořenech rostlin stresovaných suchem, který je způsoben zpomalením toku dusíku od kořenů k listům (Nilsen & Orcutt 1996).

Při nedostatku vody jsou rostliny citlivější k působení dalších stresorů, např. ke zvýšené teplotě okolí, neboť se při vodním deficitu snižuje transpirace, která přispívá k ochlazení rostliny (Pavlová 2005). Mezi teplem a suchem je zjevně silný vztah a několik studií ukázalo, že kombinace těchto dvou stresů, jak se pravidelně vyskytuje v mnoha prostředích produkce pšenice, může být pro produktivitu škodlivější, než když se stresy vyskytují izolovaně. Avšak mnoho dalších faktorů životního prostředí může také interagovat s teplem a suchem a dále zhoršovat závažnost stresu (El Sabagh et al. 2019; Cohen et al. 2020).

Levitt (1972) rozlišuje dvě strategie reakce rostliny na stres - “stress avoidance” a “stress tolerance”, kdy většinu mechanismů souvisejících s morfologickou stavbou rostlin a růstovými procesy řadí ke strategii vyhnutí se stresu (stress avoidance). Strategie tolerance ke stresu zahrnuje mechanismy aktivní odolnosti, především na buněčné úrovni (Gloser & Prášil 1998).

Vyhnutí se stresu charakterizuje Blum (2005) jako schopnost rostlin udržet si vysoký vodní potenciál nebo hydrataci buněk pod vlivem stresu. Tohoto stavu může rostlina dosáhnout zvýšeným příjmem vody a současně zamezením jejích ztrát nebo udržením hydratace buněk navzdory klesajícímu vodnímu potenciálu rostliny. Další možnou strategií je udržení fotosynteticky aktivních pletiv po delší část vegetační doby (stay-green hybridy), zdokonalení využití vody rostlinou (water use efficiency – WUE) nebo zkrácení vegetační doby a časnější nástup generativní fáze růstu (Long & Ort 2010).

Blum (2005) definuje toleranci ke stresu jako schopnost rostliny udržet funkčnost orgánů rostliny i v dehydrovaném stavu. Tato schopnost je pro polní plodiny málo efektivní. Často vyžaduje přechod organismu do klidového nebo dormantního stavu a můžeme ji pozorovat například u semen. Dle Bluma (1988) je jedním z efektivních mechanismů tolerance ke stresu využití stonkových rezerv ve fázi plnění zrn. Tento jev nastává v případě inhibice fotosyntézy v dehydrovaných nebo přehřátých obilninách v době plnění zrn. Využití rezerv může přispívat až z 90 % k zajištění výnosu za sucha a je přímo suchem iniciováno (Blum et al. 1994). Předpokladem pro tento postup je dostatečná zásoba rezerv získaná za nestresových podmínek ve vegetativních fázích růstu (Blum 2005).

Holubec (2016) ve své práci uvádí, že rostliny si působením stresorů vytvořily možnosti adaptace hospodaření s vodou. V extrémních podmínkách jsou rostliny schopny si uchovat vodu v kořenech, stoncích a pletivech v listů. Buňky parenchymu se rozšiřují na úkor intercelulárních prostor a dochází ke zvětšování vakuol. Do vakuol rostlina načerpá vodu za deštivého počasí. Při období sucha rostlina vodu postupně uvolňuje, rostliny ztrácejí turgor a dochází k jejich svrašnění.

Osmotické přizpůsobení (adjustace) je podle mnohých autorů jedním z důležitých mechanismů tolerance vůči suchu (Blum et al. 1999). a představuje snižování osmotického potenciálu v buňce akumulací molekul rozpustných látek (Munns 1988).

Prostřednictvím složitých sítí přenosu signálu se aktivuje velké množství genů, což vede k odpovědi rostlin na stres a syntéze mnoha funkčních proteinů (dehydrin, aquaporiny, LEA) přispívajících ke zlepšení schopnosti rostlin odolávat vodnímu stresu (Wang et al 2016).

4 Metodika

4.1 Založení pokusu

Pokus byl založen jako nádobový se zeminou ve skleníku Katedry botaniky a fyziologie rostlin v částečně řízených podmínkách, za zachování přirozeného světelného režimu viz. obr 9. Velikost pěstebních nádob byla 11x11 cm.

Pokus se skládal z kontroly a tři variant stresu. Kontrola byla pravidelně zavlažovaná. Další tři varianty byly stresované vodním deficitem, a to (S1) 10 dnů nezavlažována, 4 dny zálivka, opětovné 10denní navození vodního deficitu, 4 dny zálivka; (S2) 10 dnů zálivka a poté až do konce pokusu navozený stres; (S3) 10 dnů stres a poté zálivka viz. tabulka 2. Vodní deficit je navozen postupným vysycháním substrátu. V průběhu skleníkového pokusu se uskutečnilo 6 odběrů a měření fyziologických charakteristik. V rámci měření vodního režimu rostlin byl sledován osmotický potenciál. Parametry výměny plynů byli sledovány pomocí infračerveného analyzátoru plynů. Dále byl stanoven obsah pigmentů a jejich fluorescence



Obr. 9: Genotypy pšenice na začátku pokusu (foto: autor).

Tab. 2: Schéma pokusu

Varianta	0. - 5. den	6. - 10. den	10. - 14. den	14. - 19. den	19. - 24. den	25. - 28. den
Kontrola (K)	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka
Sucho (S1)	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka
Sucho 2 (S2)	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka
Sucho 3 (S3)	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka

zálivka	zálivka
---------	---------

V rámci nádobového pokusu byly pěstovány rostliny ozimé pšenice v nádobách o velikosti 11 x 11 cm. Pro substrát byla použita směs zahradního substrátu s vysokým obsahem organických látek a křemičitého písku v poměru 2:1. Zahradní substrát byl jemný (s maximálně 10 % částic nad 10 mm), udržoval prostředí vzdušné, nezasolený, s pH vodného roztoku v

rozmezí 5,5 - 6,5 a neobsahoval žádné plevele či škůdce. Dále obsahoval 55 % spalitelných látek ve vysušeném vzorku a maximálně 5 % částic nad 25 mm.

Experiment byl prováděn v částečně řízených podmínkách skleníku na Fakultě agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů na České zemědělské univerzitě v Praze. Teplota vzduchu v průběhu experimentu byla udržována na 25 °C ve dne a 19 °C v noci, při přirozeném světelném režimu trvajícím 14 hodin světla a 10 hodin tmy. Rostliny pšenice byly zavlažovány na úroveň 70 % objemové vlhkosti substrátu, což pro jednu pokusnou nádobu představuje 150 ml vody. Fyziologické charakteristiky byly sledovány po dobu 28 dnů a bylo provedeno celkem 6 měření.

4.2 Charakteristika rostlinného materiálu

Vliv krátkodobého vodního deficitu byl sledován u šlechtitelského materiálu a téměř izogenních linií pšenice seté. Osivo bylo získáno z Agrotestu fyto, s. r. o. Kroměříž. Celkově do pokusu bylo zařazeno 3 genotypy.

Genotyp Bohemia

Bohemia je rána odrůda s delším stéblem a střední intenzitou odnožování. Vyznačuje se kratší vývojovou periodou do metání a středně dlouhou periodou zrání. Její výhodou je zvýšená schopnost akumulovat živiny z posledního listu a klasu. Odrůda klasového typu – výnos je tvořen nižším počtem vysoce produktivních klasů na jednotku plochy. Optimální hustota porostu 550–600 klasů/m². Vykazuje dobrou odezvu na vyšší intenzitu pěstování, především výživu, ale nadprůměrného výnosu dosahuje i při střední úrovni agrotechniky a v systému ekologického pěstování. Bohemia je stabilní pekařské jakosti A, má výbornou mrazuvzdornost. Má dobrý zdravotní stav a je nepoléhavá. Má výborný obsah dusíkatých látek (Ø 2011–2014 SDO – 14,0 %) a vysoký Zeleného test (Ø 2011–2014 SDO – 65 ml). Má velmi vysokou vaznost mouky a vysoký objem pečiva. Má delší stéblo, ale velmi dobrou odolnost k poléhání. Při nižším počtu odnoží má velké zrna, HTZ nad 50–55 g. Včasné setí je dobré pro podpoření ranosti odrůdy, vhodné jsou zlepšující předplodiny. Odrůda není příliš vhodná pro velmi písčité půdy. Výsevek v hladině 3–4 MKS, při raném setí a dobrých podmínkách pro vzcházení můžeme zvolit výsevek do 3 MKS, při pozdním výsevu a zhoršených podmínkách pro vzcházení zvýšit výsevek na 4 MKS. dobrý zdravotní stav, středně odolná proti většině chorob, odolná proti braničnatce plevové v klasu, středně odolná k fuzarióze, méně odolná vůči rzi travní (Selgen 2023).

Genotyp 284-17 (V1)

Novošlechtění, které nebylo dosud předáno do odrůdových zkoušek.

Charakterní znak – dlouhá pleva.

Pro zjednodušení ve výsledcích byla použita zkratka V1.

Genotyp 29-17 (V2)

Novošlechtění, které nebylo dosud předáno do odrůdových zkoušek.

Charakterní znak – mnohořadý klas.

Pro zjednodušení ve výsledcích byla použita zkratka V2.

4.3 Měření fyziologických charakteristik

4.3.1 Osmotický potenciál

Vodní potenciál vyjadřuje o kolik je aktivita vody v pletivech nižší než aktivita chemicky čisté vody (Ehlers & Goss 2016). Osmotický potenciál byl stanoven měřením jednotlivých odebraných vzorků pomocí přístroje WP4C (obr. 10). WP4C využívá ke měření vodního potenciálu technikou rosného bodu chlazeného zrcadla. V tomto typu zařízení je vzorek ekvilibrován metodou headspace pomocí zapečetěné komory, která obsahuje zrcadlo a prostředky (příslušenství) detekující míru kondenzace na zrcadle. Při rovnováze je vodní potenciál vzduchu v komoře stejný jako vodní potenciál vzorku. Nakonec se vodní potenciál vzorku vypočítá pomocí hodnot tlaku prostoru a saturačních par s vodou (Haghverdi et al. 2020).



Obr. 10: Přístroj WP4C (METER Group 2023).

Tento přístroj je určen nejen k měření osmotického potenciálu u rostlin, ale i vzorků půdy. Hodnoty, které tímto přístrojem naměříme u rostlinného materiálu, se mohou pohybovat v rozmezí od -0,1 až do -300 MPa. Měření jednoho rostlinného vzorku trvá v průměru 20 minut (METER Group 2023).

4.3.2 Fluorescence

Parametry fluorescence chlorofylu F_v/F_m a F_v/F_0 byly měřeny nedestruktivní metodou pomocí fluorometru OS5p+ a to vždy po předchozím zatemnění místa měření. Doba zatemnění pomocí plastových klipsů byla stanovena na 20 minut.

Přístroj OS5p+ je přenosný fluorometr založený na pulsní amplitudové modulaci. Skládá se z programovatelné konzole s LCD displejem a měřicího přístroje schopného vyvolávat různé druhy záření jako je slabé modulované, saturační nebo aktinické záření (Opti-Sciences 2023). Podle Roháček & Barták (1999) dojde po uplynutí doby zatemnění listů k reoxidaci (otevření) všech reakčních center fotosystému II (PSII) a posléze ozářením listů slabým modulovaným zářením za změření minimálního výtěžku fluorescence v temnostně adaptovaném stavu F_0 . Tato hodnota je konstantní, nezávislá na fotosyntetické aktivitě. Následným ozářením listů krátkým saturačním světlem dojde k opětovné redukci elektronových akceptorů (uzavření) PSII, vzrůstu fluorescence chlorofylu a změření maximální fluorescence v temnostně adaptovaném stavu F_m . Rozdíl mezi F_m a F_0 je označován jako maximální výtěžek variabilní fluorescence chlorofylu v temnotně adaptovaném stavu (F_v). S využitím naměřených hodnot F_m , F_0 a vypočítaného F_v lze vypočítat poměry: F_v/F_m nazývaný jako maximální kvantový výtěžek fluorescence a F_v/F_0 nazývaný jako potenciální účinnost fluorescence.

V rámci každé z variant pokusu se uskutečnilo 10 měření parametru fluorescence u každého genotypu viz obr. 11.



Obr. 11: Měření fluorescence (foto: autor).

4.3.3 Rychlost výměny plynů

Rychlost výměny plynů byla měřena nedestruktivní metodou pomocí infračerveného analyzátoru plynů LCpro+ (ADC Bioscientific Ltd.). LCpro+ je gazometrický přenosný přístroj používaný k měření výkonu čisté fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti. Dále přístroj umožňuje měřit teplotu vzduchu, listu, atmosférický tlak a intenzitu osvětlení. Přístroj se skládá z měřicí hlavičky a hlavní programovatelné konzoly s LCD displejem. V měřicí hlavičce s listovou komorou je možnost nastavení PAR světla v rozsahu 0–2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a možností regulovat teplotu s možností ± 14 °C od teploty okolí. Rozsah měření CO₂ je 0–3000 ppm, pro H₂O 0-75 mbar. Rychlost transpirace a fotosyntézy se vypočítá z průtoku a změny koncentrace plynů mezi výstupem a vstupem z komory (ADC BioScientific 2013). Rychlost výměny plynů byla měřena v dopoledních hodinách při hustotě ozáření 650 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a teplotě 25 °C. Rychlost výměny plynů byla sledována na základě pokusů Holá et al. (2010).



Obr. 12: Měření fluorescence rychlosti výměny plynů (foto: autor).

4.3.4 Fotosyntetické pigmenty

Obsah pigmentů byl stanoven dle metodiky Porry et al. (1989). Z listů pšenice byli při každém odběru vyseknuty terčíky o ploše 1 cm². Terčíky byly vloženy do 1 ml dimethylformamidu (DMF). Během 24 hodin se pigmenty extrahovaly v chladu, temnu za promíchávání. Druhý den by roztok 25 pigmentů spektrofotometricky vyhodnocen pomocí přístroje UV-Vis Evolution 2000 (ThermoScientific). Jako slepý vzorek se použil čistý dimethylformamid. Měření absorbancí probíhalo při vlnových délkách 480; 648,8; 663,8 a 710 nm.

Rovnice pro výpočet chlorofylu a: $\text{Chl a} = 12,0 * A_{663,8} - 3,11 * A_{646,8}$

Rovnice pro výpočet chlorofylu b: $\text{Chl b} = 20,78 * A_{646,8} - 4,88 * A_{663,8}$

Rovnice pro výpočet celkového chlorofylu: $\text{Chl a+b} = 7,12 * A_{663,8} + 17,67 * A_{646,8}$

Rovnice pro výpočet karotenoidů: $\text{Carx+c} = (1000 * A_{480} - 1,12 * \text{Chl a} - 34,07 * \text{Chl b}) / 245$

4.4 Vyhodnocení výsledků

Na základě provedených měření za celé pokusné období 28. dnů, byla vypracována statistická analýza pozorovaných vzorků analýzou rozptylu (vícefaktorová ANOVA). Získaná data byla zpracována programem Microsoft Office Excel a programem STATISTICA 12. Stanovená hladina významnosti byla $\alpha = 0,05$.

Pro testování závislosti fyziologických hodnot na variantě pokusu a genotypu byla sestavena lineární regrese s použitím umělých proměnných při hladině významnosti $\alpha = 0,05$. Jako základní skupina byla zvolena Bohemia kontrola. Pro výpočet modelu byl použit software R.

$$y_i = \alpha + \beta_1 D_{i,s1} + \beta_2 D_{i,s2} + \beta_3 D_{i,s3} + \gamma_1 D_{i,v1} + \gamma_2 D_{i,v2} + \varepsilon_i.$$

Obr. 13: Lineární regrese s použitím umělých proměnných.

5 Výsledky

5.1 Lineární regrese s použitím umělých proměnných

Tab. 3: Výstup z lineární regrese s použitím umělých proměnných (tučným písmem je označován koeficient, významný při hladině významnosti $\alpha = 0,05$).

Koeficient	Rychlost transpirace	Rychlost fotosyntézy	Fv/Fm	Fv/F0	Osmotický potenciál	Celkový chlorofyl	Karotenoidy
Konstanta	1,705012	11,00541	0,79628452	3,98	1,088532	7,81119	1,25602
S1	-0,24443	-1,67763	0,00017573	0,001721	-0,41619	-1,55320	0,142596
S2	-0,086	-0,78542	-0,0017359	-0,054029	-0,724762	-1,60826	-0,071722
S3	-0,01735	-1,65473	0,00074363	0,0050074	0,281587	-0,46153	-0,10953
KV1	0,02118	-2,09542	0,00251593	0,0720188	0,098571	8,03037	1,24153
KV2	0,182639	1,49991	0,00390695	0,0201102	0,062976	4,13685	0,638369

Interpretace:

Rychlost transpirace

-Při změně varianty na S1 je hodnota rychlosti transpirace v průměru menší o 0,24 mM H₂O/m²/s než v případě kontroly.

- Při změně odrůdy na V2 kontrolu je hodnota rychlosti transpirace v průměru větší o 0,18 mM H₂O/m²/s než v případě Bohemii kontroly.

Jinými slovy jsme prokázali, že vodní deficit a genotyp mají statisticky významný vliv na rychlost transpirace.

Rychlost fotosyntézy

-Při změně varianty na S1 je hodnota rychlosti fotosyntézy v průměru menší o 1,68 μM CO₂/m²/s než v případě kontroly.

-Při změně varianty na S2 je hodnota rychlosti fotosyntézy v průměru menší o 0,785 μM CO₂/m²/s než v případě kontroly.

-Při změně varianty na S3 je hodnota rychlosti fotosyntézy v průměru menší o 1,65 μM CO₂/m²/s než v případě kontroly.

- Při změně odrůdy na V1 kontrola je hodnota rychlosti fotosyntézy v průměru menší o 2,09 μM CO₂/m²/s než v případě Bohemii kontroly.

- Při změně odrůdy na V2 kontrolu je hodnota rychlosti fotosyntézy v průměru větší o 1,5 μM CO₂/m²/s než v případě Bohemii kontroly

Z uvedené interpretace lze tedy konstatovat, že jak vodní deficit, tak genotyp mají statisticky významný vliv na rychlost fotosyntézy.

Fv/Fm

V případě maximálního kvantového výtěžku fluorescence nebylo zjištěno žádné statisticky významné potvrzení, že vodní deficit a genotyp mají vliv na fluorescenci.

Fv/F0

V případě potenciální účinnosti fluorescence nebylo zjištěno žádné statisticky významné potvrzení, že vodní deficit a genotyp mají vliv na fluorescenci.

Osmotický potenciál

-Při změně varianty na S1 je hodnota osmotického potenciálu v průměru menší o 0,42 MPa než v případě kontroly.

-Při změně varianty na S2 je hodnota osmotického potenciálu v průměru menší o 0,72 MPa než v případě kontroly.

-Při změně varianty na S3 je hodnota osmotického potenciálu v průměru větší o 0,28 MPa než v případě kontroly.

Jinými slovy jsme prokázali, že vodní deficit má statisticky významný vliv na osmotický potenciál.

Obsah celkového chlorofylu

-Při změně varianty na S1 je obsah celkového chlorofylu v průměru menší o 1,55 nM/cm² než v případě kontroly.

-Při změně varianty na S2 je obsah celkového chlorofylu v průměru menší o 1,61 nM/cm² než v případě kontroly.

- Při změně odrůdy na V1 kontrola je obsah celkového chlorofylu v průměru větší o 8,03 nM/cm² než v případě Bohemii kontroly.

- Při změně odrůdy na V2 kontrolu je obsah celkového chlorofylu v průměru větší o 4,14 nM/cm² než v případě Bohemii kontroly.

Bylo prokázáno, že vodní deficit a genotyp má statisticky významný vliv na celkový chlorofyl.

Obsah karotenoidů

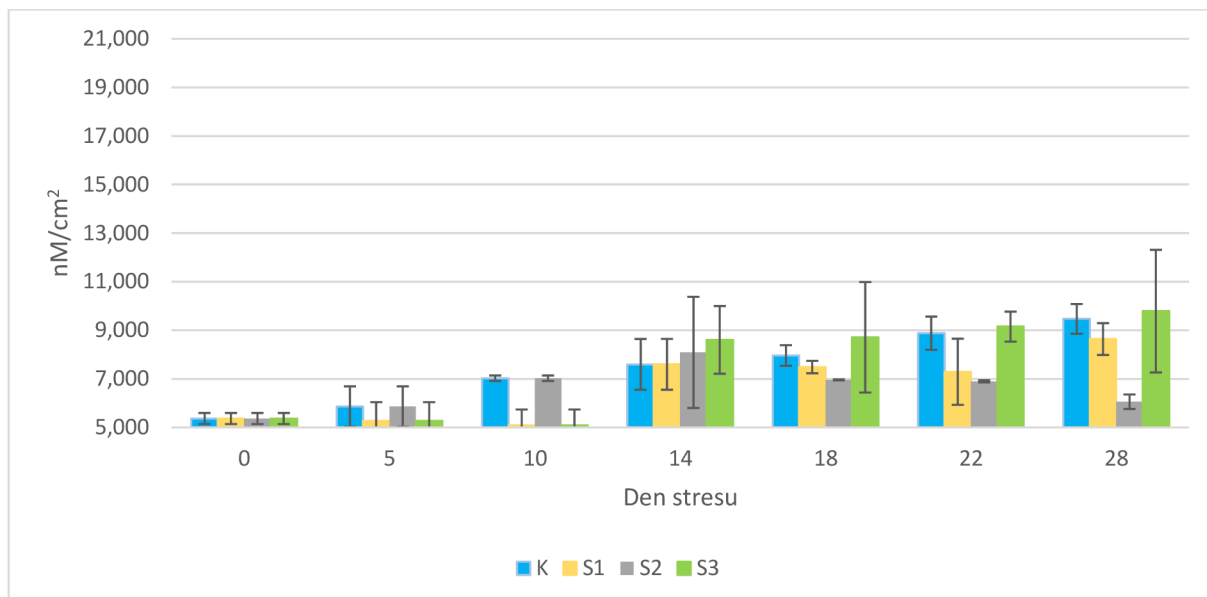
- Při změně odrůdy na V1 kontrolu je obsah karotenoidů v průměru o 1,24 větší než v případě Bohemii kontroly.

- Při změně odrůdy na V2 kontrolu je obsah karotenoidů v průměru o 0,64 větší než v případě Bohemii kontroly.

Z toho lze konstatovat, že genotyp má statisticky významný vliv na obsah karotenoidů.

5.2 Obsah pigmentů

V grafu 5 jsou zaznamenány hodnoty obsahu celkového chlorofylu (nM/cm^2) u genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.



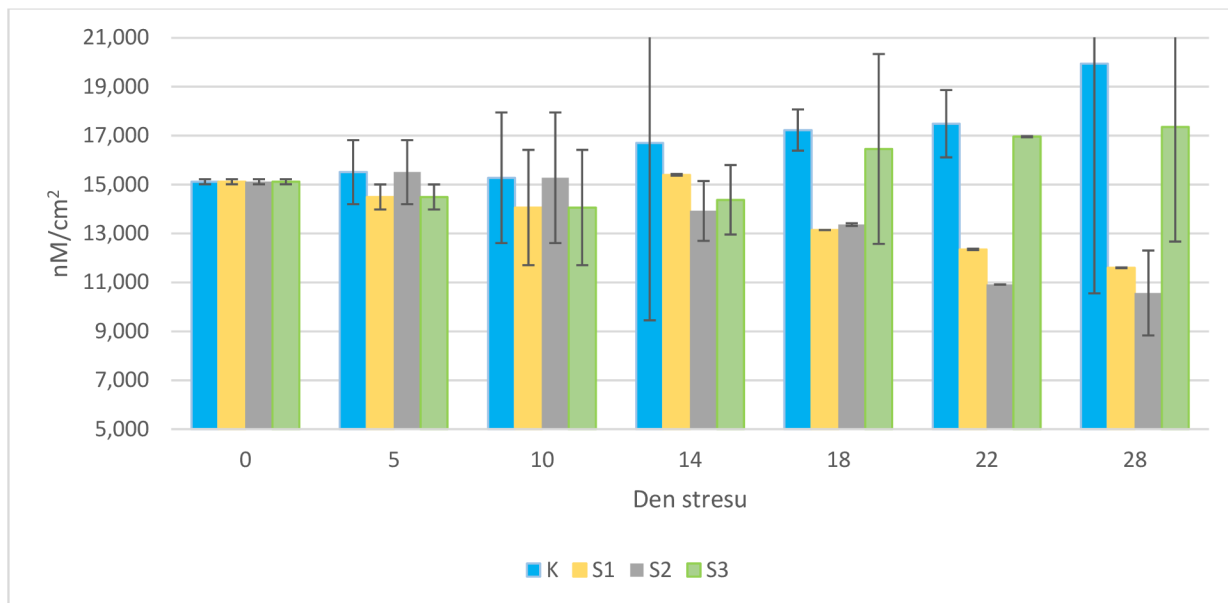
Graf 5: Změny obsahu celkového chlorofylu (nM/cm^2) u genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Z grafu je patrné že u kontrolní varianty (K), která byla pravidelně zavlažovaná, obsah celkového chlorofylu měl přibližně lineární průběh od počátku pokusu a jeho hodnoty se postupně narůstaly z $5,37 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (0. den) až do konce pokusu $9,47 \text{ nM}/\text{cm}^2$.

V případě varianty S1 lze pozorovat snížení množství pigmentů do desátého dne, které bylo způsobené vodním deficitem. Po aplikaci závlivky proběhl výrazný nárůst hodnot z $5,09 \text{ nM}/\text{cm}^2$ do $7,6 \text{ nM}/\text{cm}^2$. Následné období bez závlivky již nemělo statisticky významný vliv na obsah chlorofylu a do 22. dne měřené hodnoty byly stabilní. Po zavlažování množství celkového chlorofylu se zvýšilo o $1,35 \text{ nM}/\text{cm}^2$ na maximum $8,64 \text{ nM}/\text{cm}^2$.

Z uvedeného grafu je dále patrné, že rostliny varianty S3 měly identický průběh změn obsahu celkového chlorofylu v první tři termíny měření, z důvodu působení stejných stresových podmínek. V průběhu etapy závlivky (10. – 28. den) množství celkového chlorofylu lineárně narůstalo a ke konci pokusu dosáhlo maximální hodnoty $9,79 \text{ nM}/\text{cm}^2$, která je vyšší než u kontrolní varianty, na kterou nepůsobil žádný stres.

Změny hodnot obsahu celkového chlorofylu varianty S2 lze rozdělit na dvě etapy: první etapa trvala od začátku měření až do 14. dne, a vyznačovala se nárůstem množství chlorofylu o $2,72 \text{ nM}/\text{cm}^2$ z hodnoty $5,37 \text{ nM}/\text{cm}^2$. Poté následovala druhá etapa, kde se z hodnoty $8,09 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (14. den) obsah celkového chlorofylu postupně snižoval až na hodnotu $6,06 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (28. den).

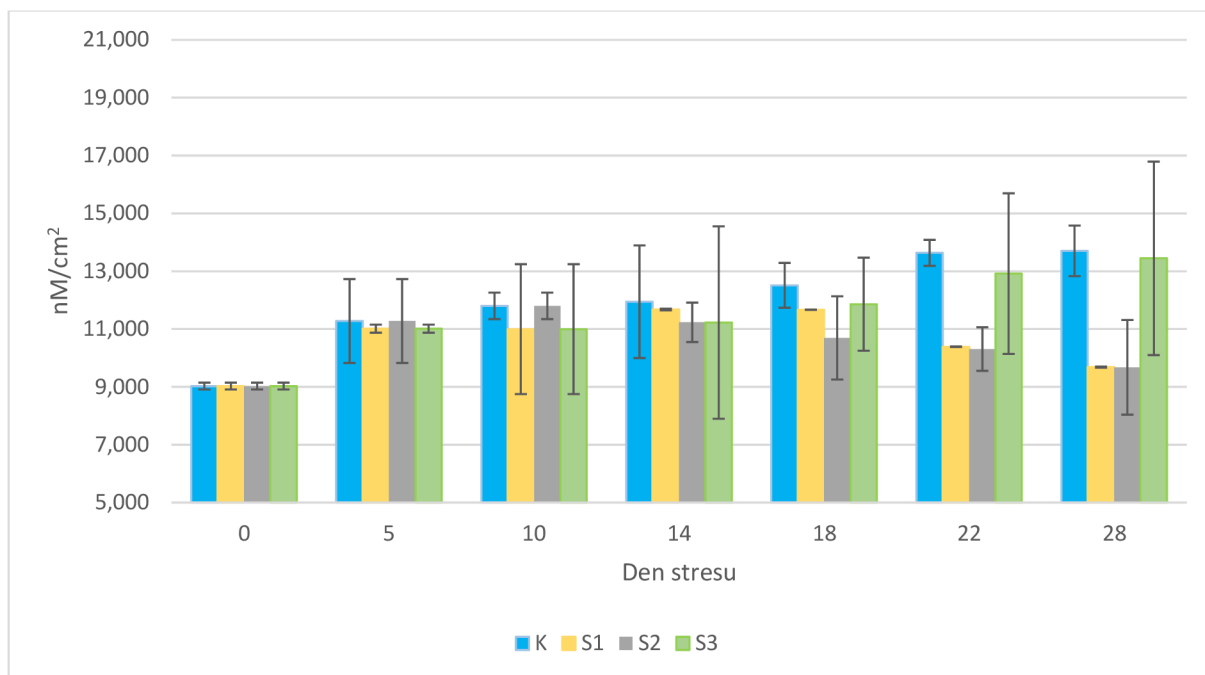


Graf 6: Změny obsahu celkového chlorofylu (nM/cm^2) u genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

V grafu 6 jsou uvedeny změny obsahu celkového chlorofylu (nM/cm^2) u genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. Nejvyšší a nejnižší hodnoty byly naměřené na konci pokusu, kde kontrola měla hodnotu $19,95 \text{ nM}/\text{cm}^2$ a varianta S2 $10,57 \text{ nM}/\text{cm}^2$.

Rostliny kontrolní varianty a varianty S2 měly prvních deset dní identický vývoj měřených hodnot, které v důsledku závlivky zůstaly beze změny. Následně rostliny z varianty S2 byly vystaveny vodnímu deficitu, který trval od 10. do 28. dne. Rostlina reagovala na stres snížením množství celkového chlorofylu na konci pokusu o $4,55 \text{ nM}/\text{cm}^2$ v porovnání s počáteční hodnotou $15,12 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (0. den). Naopak kontrolní varianta byla pravidelně zavlažovaná a vykazovala opačný trend, množství celkového chlorofylu na konci pokusu se navýšilo o $4,8 \text{ nM}/\text{cm}^2$ v porovnání s počáteční hodnotou $15,12 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (0. den).

Rostliny pěstované ve variantách S1 a S3 měly stejný vývoj hodnot do 10. dne a byly vystaveny vodnímu deficitu, avšak žádná statisticky významná změna v obsahu celkového chlorofylu za toto období nenastala. V dalších měřeních množství celkového chlorofylu u varianty S1 postupně klesalo v důsledku působení stresu: $15,4 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (14. den), $13,14 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (18. den), $12,34 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (22. den), a $11,6 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (28. den). Naopak rostliny z varianty S3 byly průběžně zavlažované a měli postupný nárůst obsahu celkového chlorofylu. Na 28. den měli rostliny z varianty S1 hodnotu $11,6 \text{ nM}/\text{cm}^2$ a z S2 $17,36 \text{ nM}/\text{cm}^2$.



Graf 7: Změny obsahu celkového chlorofylu (nM/cm^2) u genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

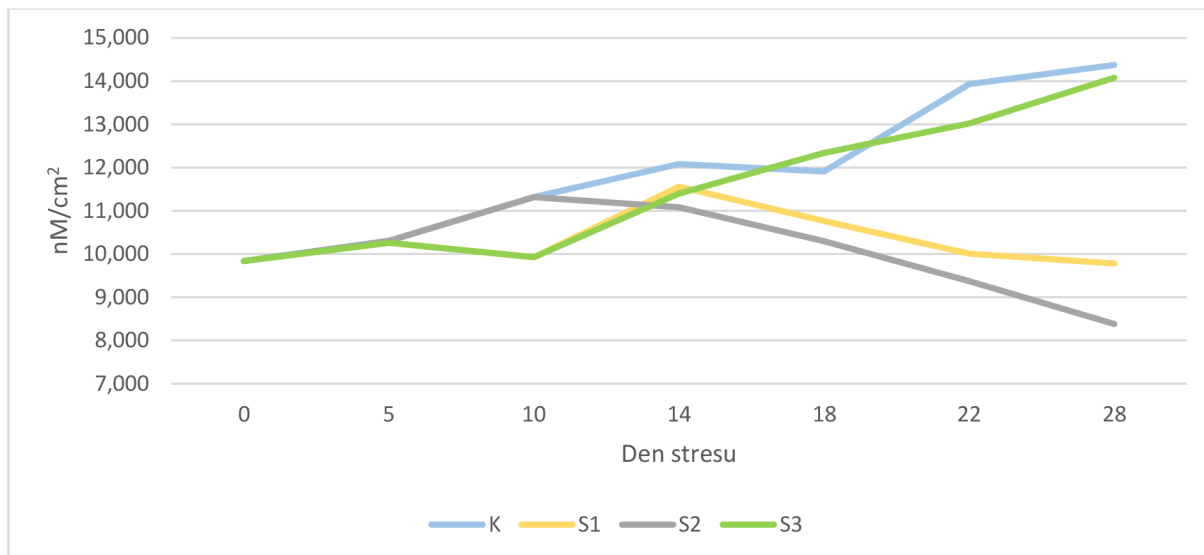
Změny obsahu celkového chlorofylu (nM/cm^2) u genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu jsou znázorněny v grafu č. 33. Vývoj měřených hodnot je obdobný jako v předchozím grafu 7.

Kontrolní varianta měla lineární nárůst obsahu celkového chlorofylu a interval byl od $9,03 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (0. den) do $13,7 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (28. den).

Při měření hodnot u varianty S1 na začátku docházelo k mírnému nárůstu z $9,03 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (0. den) na hodnotu $11,01 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (5. den). Poté se do 18. dne hodnota stabilizovala a ke konci pokusu klesla na hodnotu $9,68 \text{ nM}/\text{cm}^2$.

Varianta S2 do desátého dne měla kopírující vývoj s kontrolou. Po 10. dni byl zaznamenán trend snížení obsahu celkového chlorofylů v listech z hodnoty $11,8 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (10. den) na hodnotu $9,68 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (28. den).

U varianty S3 byl pozorován počáteční nárůst obsahu celkového chlorofylu, stejně jako u varianty S1, z $9,03 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (0. den) na hodnotu $11,01 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (5. den). Poté se hodnota držela stejných čísel do 14. dne, po němž byl zaznamenán mírný nárůst obsahu celkového chlorofylu na $13,44 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (28. den).



Graf 8: Průměrné hodnoty obsahu celkového chlorofylu (nM/cm^2) všech genotypů v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

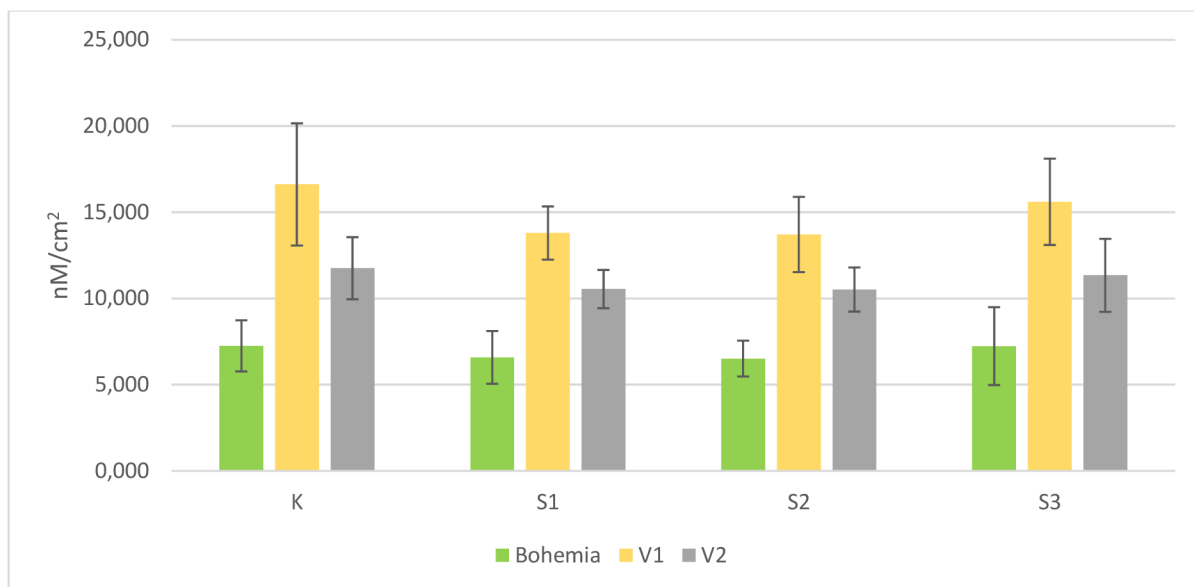
Graf 8 uvádí průměrné hodnoty obsahu celkového chlorofylu všech genotypů v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. Z uvedeného grafu lze stanovit trendy, jak pšenice reaguje na jednotlivé varianty působení vodního stresu.

Kontrolní varianta byla v průběhu pokusu pravidelně zavlažována, a proto v grafu můžeme pozorovat téměř lineární nárůst množství celkového chlorofylu v listech, který na konci pokusu byl větší než u ostatních variant.

Varianta S1 byla v prvních deseti dnech pokusu vystavena vodnímu deficitu, který se projevil ustálením měřených hodnot, na rozdíl od kontroly, která byla zavlažována a ukazovala nárůst obsahu celkového chlorofylu. Následně byla ve variantě S1 aplikována závlivka mezi 10. a 14. dnem, po které nastal statisticky významný nárůst obsahu celkového chlorofylu o $1,63 \text{ nM}/\text{cm}^2$. Od 14. do 24. dne byl pozorován trend snížení množství pigmentu, způsobený opětovným obdobím bez závlivky. Zastavení poklesu hodnot a jejich další stabilizace byla způsobena závlivkou mezi 25. a 28. dnem.

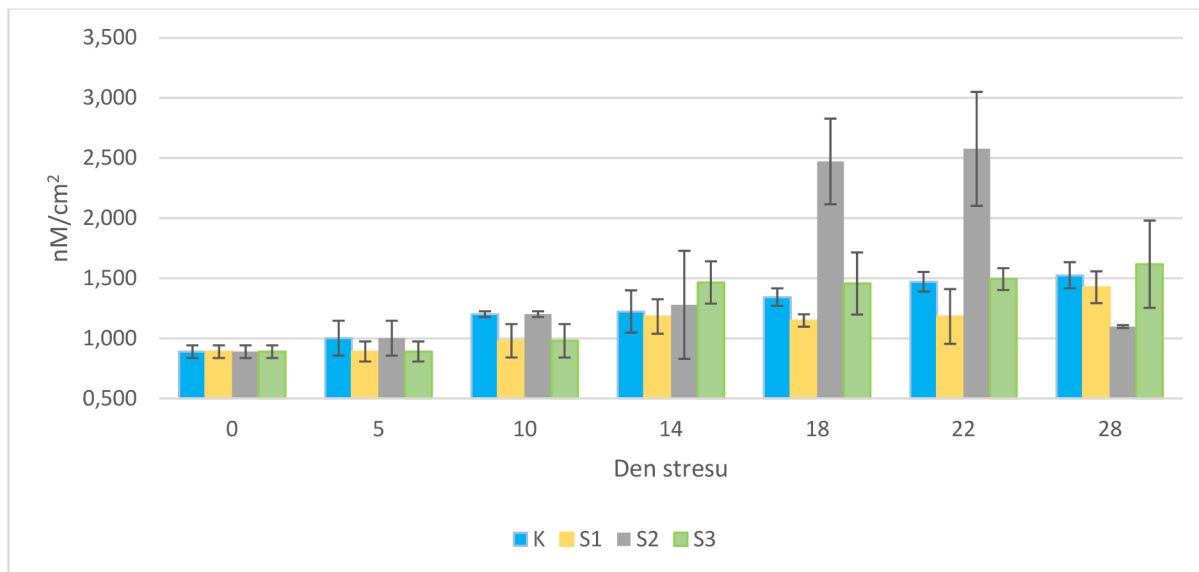
Změny hodnot obsahu celkového chlorofylu varianty S2 lze rozdělit na dvě etapy: první etapa trvala od začátku měření do 10. dne, a byla charakteristická nárůstem množství chlorofylu v průměru o $1,47 \text{ nM}/\text{cm}^2$. Tuto etapu lze vysvětlit závlivkou varianty mezi prvním a desátým dnem pokusu. Poté následovala druhá etapa, kde se průměrná hodnota obsahu celkového chlorofylu postupně snižovala z hodnoty $11,31 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (10. den) na hodnotu $8,38 \text{ nM}/\text{cm}^2$ (28. den). Druhou etapu lze vysvětlit obdobím bez závlivky, které trvalo od 10. do 28. dne.

Rostliny varianty S3 do 14. dne se nacházely v identických podmínkách jako rostliny varianty S1, proto jsou průměry měřených hodnot stejné. Na začátku stresu však stresované rostliny vykazovaly neznatelný pokles množství celkového chlorofylu. Poté lze z grafu pozorovat lineární nárůst měřených pigmentů, který trval od 10. dne až do konce pokusu. Tento nárůst lze vysvětlit zavlažováním, které proběhlo mezi 10. a 28. dnem.



Graf 9: Průměrné hodnoty obsahu celkového chlorofylu v závislosti na variantě pokusu a genotypu.

Graf 9 uvádí průměrné hodnoty obsahu celkového chlorofylu v závislosti na variantě pokusu a genotypu. Z grafu je patrné, že genotyp Bohemia měl nejmenší obsah celkového chlorofylu, genotyp V2 měl obsah chlorofylu větší než Bohemia a menší než genotyp V1, který měl nejvyšší obsah celkového chlorofylu. Uvedené pořadí odpovídá každé variantě pokusu.



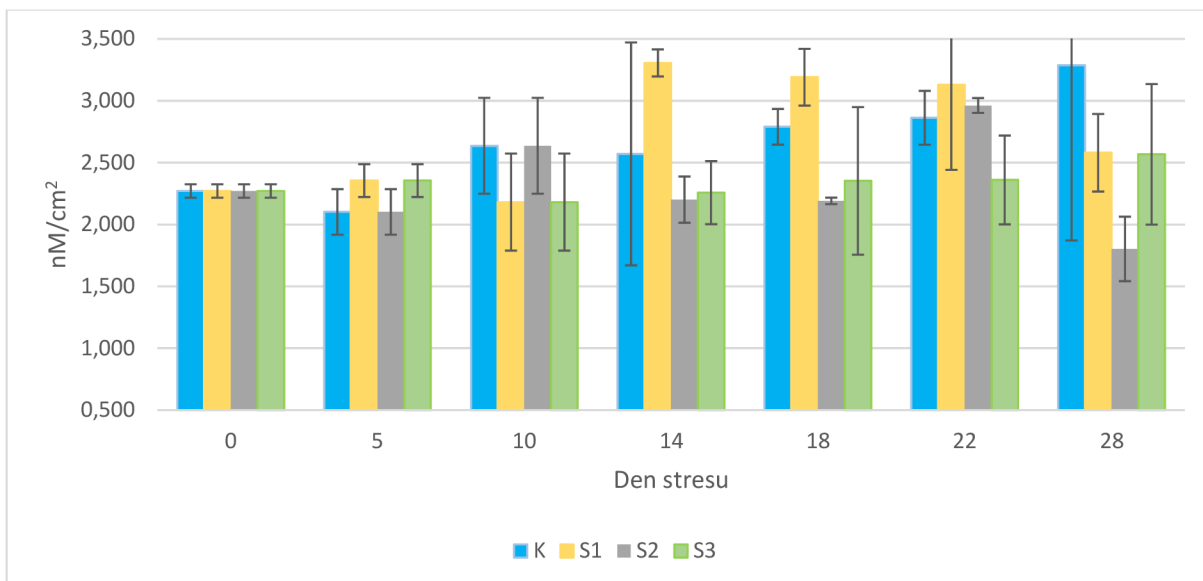
Graf 10: Změny obsahu karotenoidů (nM/cm²) genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Graf 10 demonstruje hodnoty obsahu karotenoidů (nM/cm²) genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. Kontrolní varianta, která nebyla ovlivněna vodním deficitem vykazovala postupný mírný nárůst obsahu karotenoidů od začátku (0,89 nM/cm²) do konce pokusu (1,52 nM/cm²).

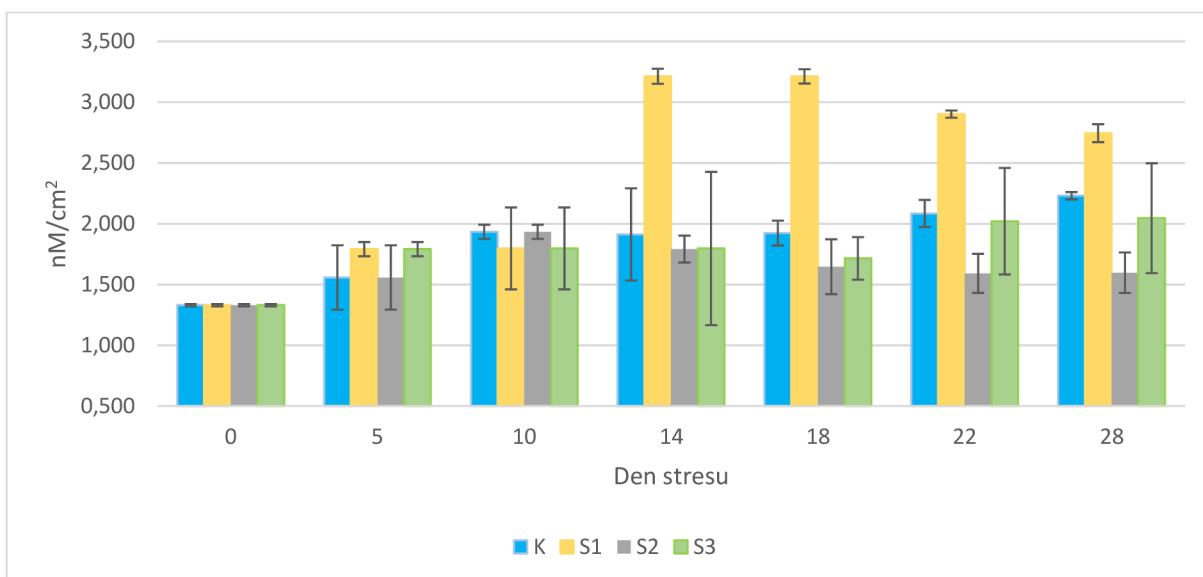
Varianta S1, která byla prvních deset dní pokusu stresována nedostatkem vody, na 5. den měření vykázala nepatrné snížení a na 10. den nepatrné zvýšení obsahu karotenoidů. Po záливce mezi 10. a 14. dnem byla naměřená hodnota 1,18 nM/cm² (14. den), další dva dny měření (období bez záливky) rostliny vykazovaly téměř stejné hodnoty a ke konci pokusu po aplikaci záливky zase byl pozorován nevýznamný nárůst obsahu karotenoidů na hodnotu 1,42 nM/cm².

Rostliny varianty S3 prvních 10 dnů stresu měly identické hodnoty s variantou S1 kvůli stejným podmínkám stresu. Po aplikaci záливky mezi 10. a 14. dnem lze pozorovat statisticky významný nárůst obsahu karotenoidů v rostlině, a to z hodnoty 0,98 nM/cm² (10. den) na hodnotu 1,46 nM/cm² (14. den). Následně varianta byla pravidelně zavlažována a žádné statisticky významné změny v obsahu karotenoidů neprobíhaly do konce pokusu.

V případě rostlin pěstovaných ve variantě S2 lze pozorovat nejcitlivější reakci na stres. Na začátku pokusu byly naměřené hodnoty stejné jako u kontrolní varianty a po navození vodního deficitu, který trval od 10. do 28. dne pokusu, můžeme pozorovat zjevné rozdíly. V prvním měření po začátku období bez záливky (14. den) nebyly zjištěny žádné statisticky významné rozdíly, avšak poté nastal výrazný nárůst obsahu karotenoidů v listech z 1,28 nM/cm² (14. den) na 2,47 nM/cm² (18. den). V dalších měřeních hodnoty zůstaly beze změny a ke konci pokusu nastal statisticky významný pokles obsahu karotenoidů v rostlině z hodnoty 2,58 nM/cm² (22. den) na 1,08 nM/cm² (28. den).



Graf 11: Změny obsahu karotenoidů (nM/cm²) genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.



Graf 12: Změny obsahu karotenoidů (nM/cm²) genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Grafy 11 a 12 znázorňují změny obsahu karotenoidů (nM/cm²) u genotypů V1 a V2. Oproti Bohemii vybrané genotypy vykazují téměř stejné trendy a reakce na vodní deficit.

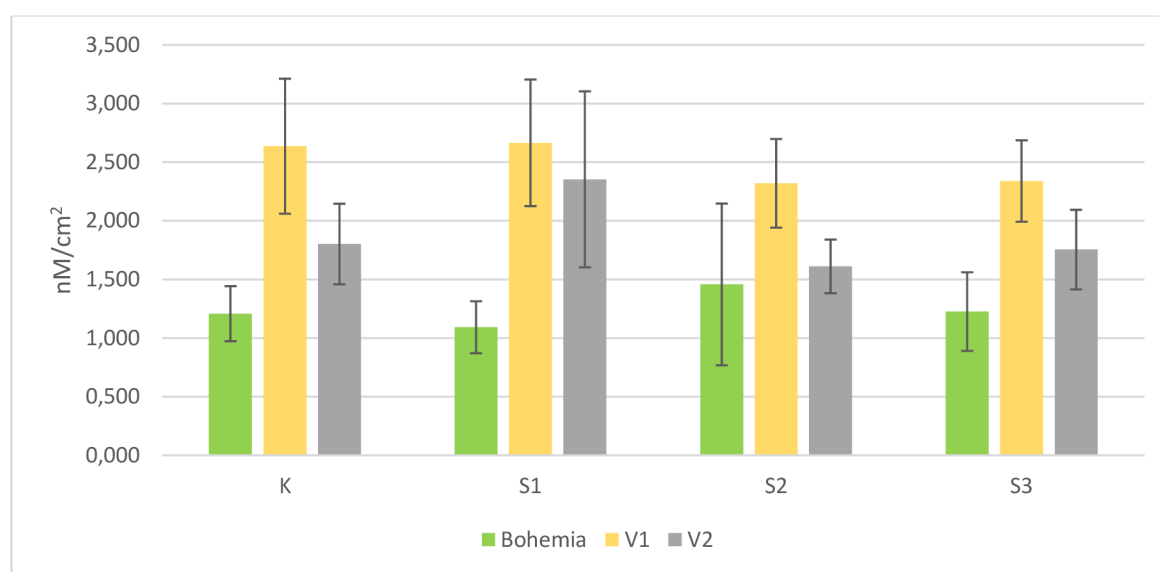
U rostlin kontrolní varianty obsah karotenoidu v listech v průběhu vegetace mírně narůstal. Tak u genotypu V1 počáteční hodnota byla 2,27 nM/cm² a konečná 3,29 nM/cm², u genotypu V2 odpovídající hodnoty byly 1,33 nM/cm² a 2,23 nM/cm².

Rostliny varianty S1 prvních deset dní pokusu byly stresované suchem a nevykazovaly žádné velké změny v obsahu karotenoidů. Avšak po aplikaci závlivky nastal statisticky významný nárůst u V1 o 1,12 nM/cm² a u V2 o 1,41 nM/cm². Následně obsah karotenoidů mírně klesal a na konci pokusu u V1 dosáhl hodnoty 2,58 nM/cm² a u V2 2,75 nM/cm².

Zajímavé je, že po stejně dlouhém období bez závlivky rostliny už nereagovaly nárůstem obsahu karotenoidů, jak bylo zjištěno na 14. den měření.

Obsah karotenoidů u varianty S2 genotypu V2 po ukončení období zavlažování stoupl o $0,61 \text{ nM/cm}^2$ z hodnoty $1,33 \text{ nM/cm}^2$ (0. den) na hodnotu $1,93 \text{ nM/cm}^2$ (10. den), následně se obsah karotenoidů výrazně neměnil až do konce pokusu. Rostliny genotypu V2 vykazovaly stejné trendy, jediný rozdíl nastal na 22. den měření, kde byl zaznamenán statisticky významný nárůst obsahu pigmentů z $2,19 \text{ nM/cm}^2$ (18. den) na $2,96 \text{ nM/cm}^2$ (22. den), ke konci pokusu obsah karotenoidů klesl na hodnotu $1,8 \text{ nM/cm}^2$.

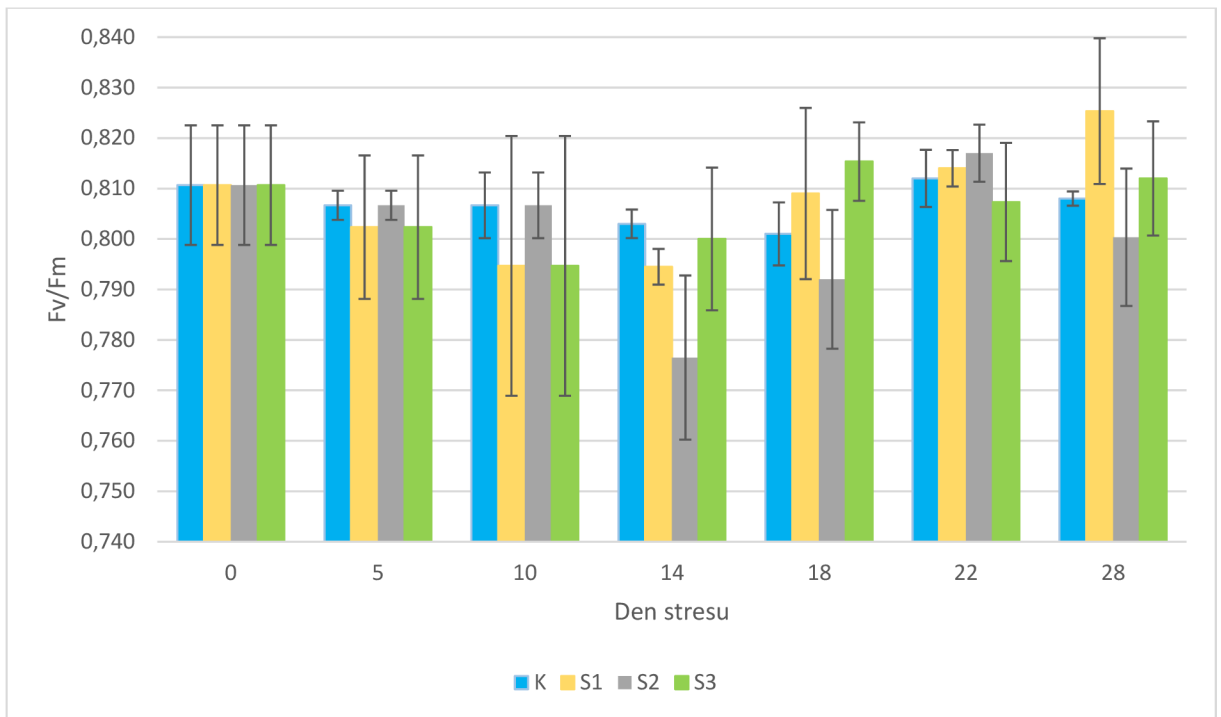
Dále z grafu je patrné, že v případě varianty S3 u genotypu V1 nebyl zjištěn žádný statisticky významný rozdíl mezi jednotlivými měřeními v průběhu pokusu. Genotyp V2 reagoval na počáteční stres nárůstem obsahu pigmentů z $1,33 \text{ nM/cm}^2$ (0. den) na hodnotu $1,8 \text{ nM/cm}^2$ (5. den). Následně nebyly zaznamenány žádné statisticky významné změny.



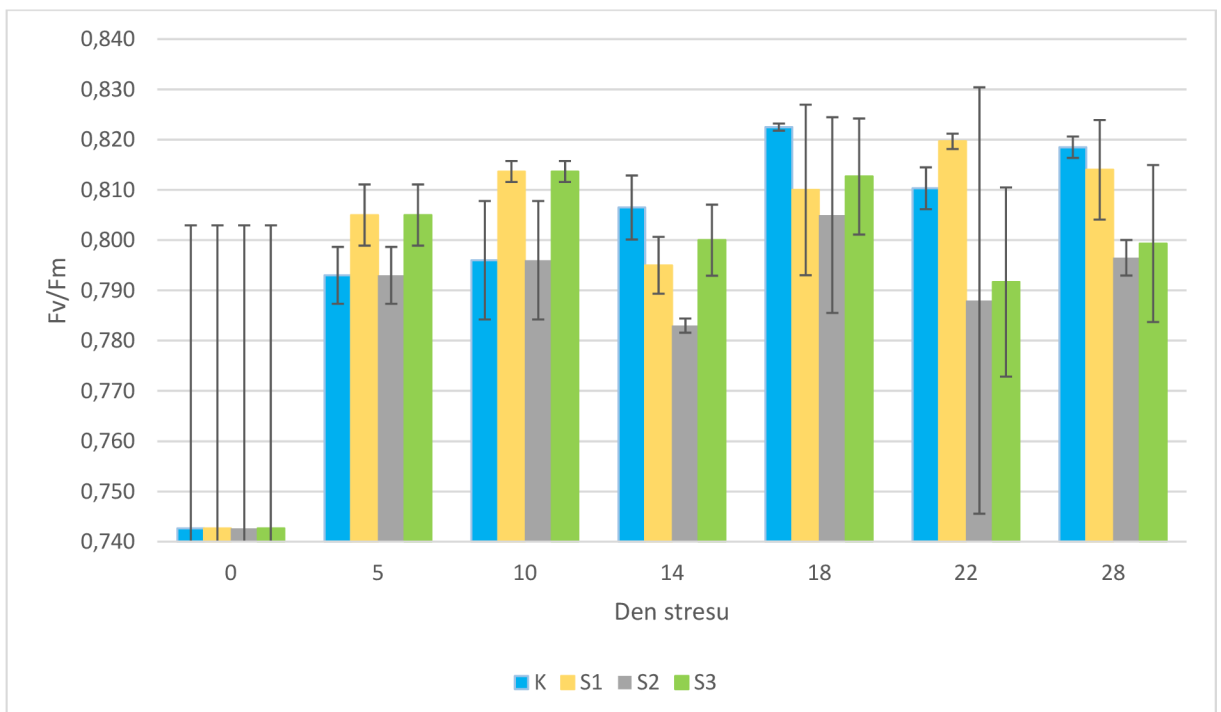
Graf 13: Průměrné hodnoty obsahu karotenoidů v závislosti na variantě pokusu a genotypu.

Graf 14 znázorňuje průměrné hodnoty obsahu karotenoidů v závislosti na variantě pokusu a genotypu. Z uvedeného grafu lze konstatovat, že genotyp Bohemia měl nejmenší hodnotu obsahu karotenoidů v listech, dále následoval genotyp V2 a nejvyšší hodnotu v průměru měl genotyp V1.

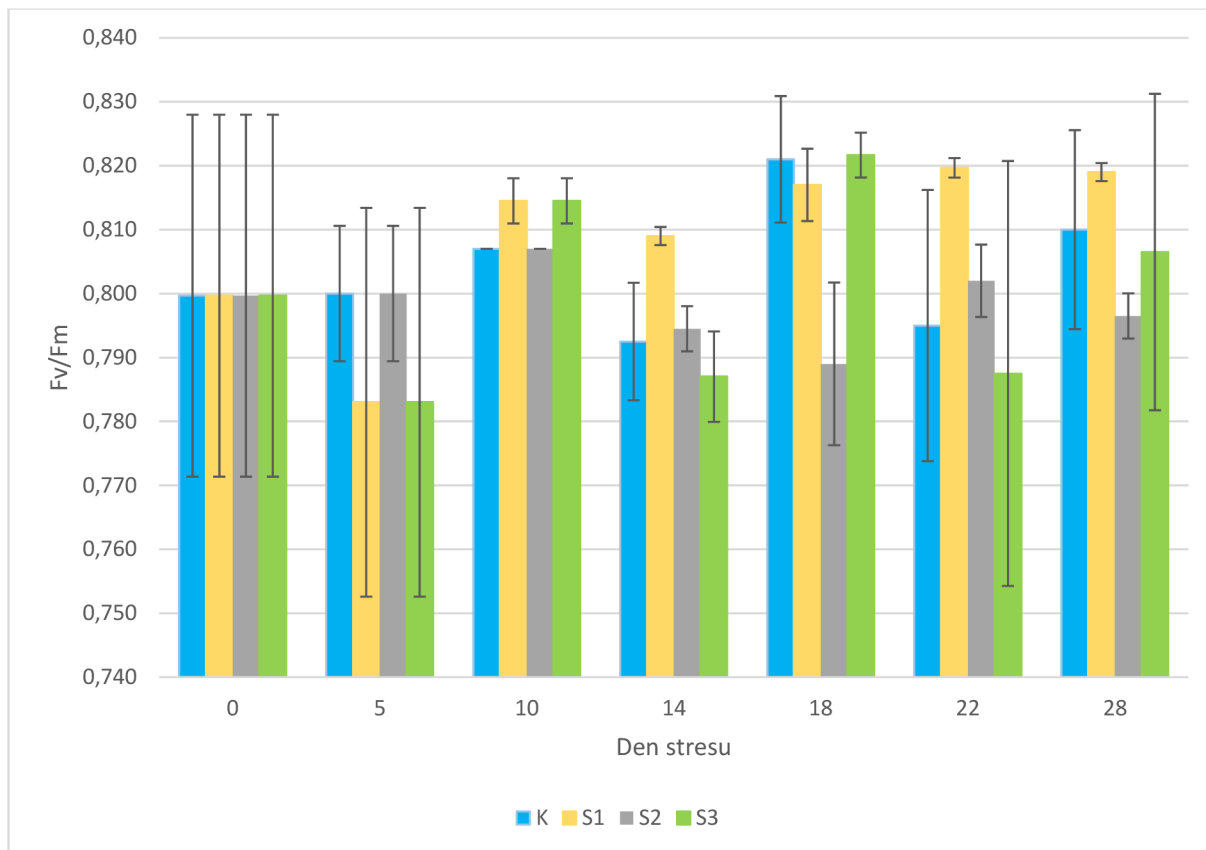
5.3 Fluorescence



Graf 15: Maximální kvantový výtěžek fluorescence (Fv/Fm) u genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.



Graf 16: Maximální kvantový výtěžek fluorescence (Fv/Fm) u genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.



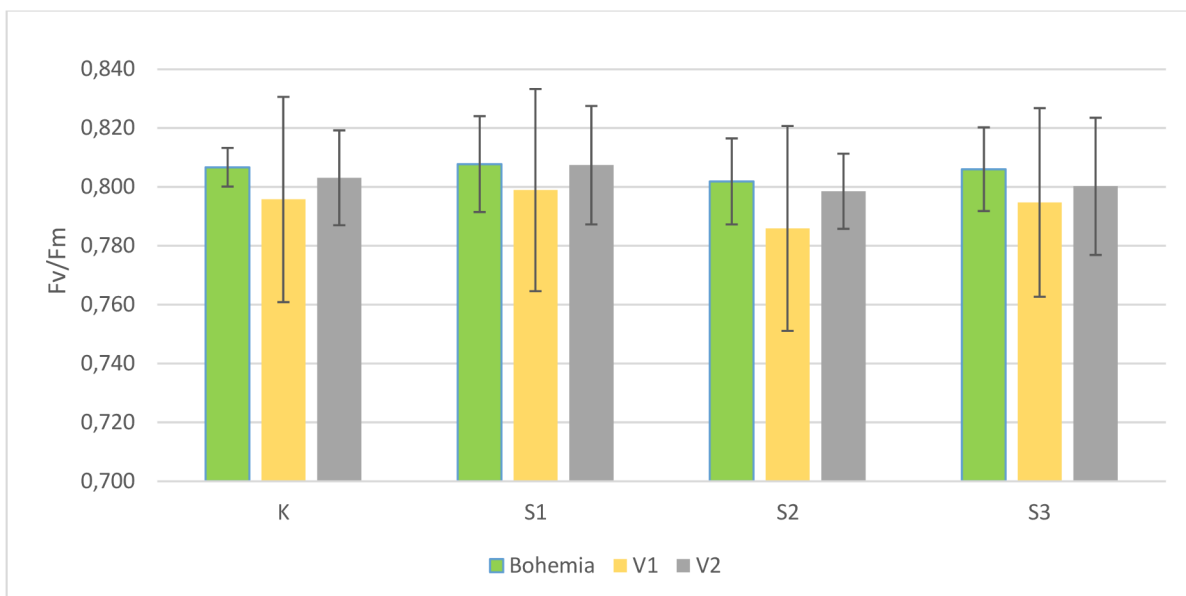
Graf 17: Maximální kvantový výtěžek fluorescence (F_v/F_m) u genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Maximální kvantový výtěžek fluorescence (F_v/F_m) u zkoumaných genotypů je uveden v grafech 15, 16 a 17. V průběhu pokusu u všech zkoumaných genotypů nebyla zaznamenána statisticky významná změna v hodnotě maximálního kvantového výtěžku fluorescence (F_v/F_m).

V případě genotypu Bohemia je patrná změna pozorována u varianty S2, kde mezi 10. (0,81) a 14. (0,78) dnem hodnota klesá. Tento pokles je následně vystřídán nárůstem hodnoty od 22. dne (0,82). U genotypu V1 měla kontrolní varianta statisticky průkazný nárůst F_v/F_m od začátku pokusu (0,74) do 18. dne (0,82), poté se hodnota neprůkazně snížila. U varianty S1 byl od začátku pokusu do 10. dne zaznamenán nárůst hodnot F_v/F_m , poté 14. den se hodnota fluorescence snížila o 0,02 na hodnotu 0,79. Mezi 14. a 22. dnem (0,82) byl opět zaznamenán průkazný nárůst F_v/F_m .

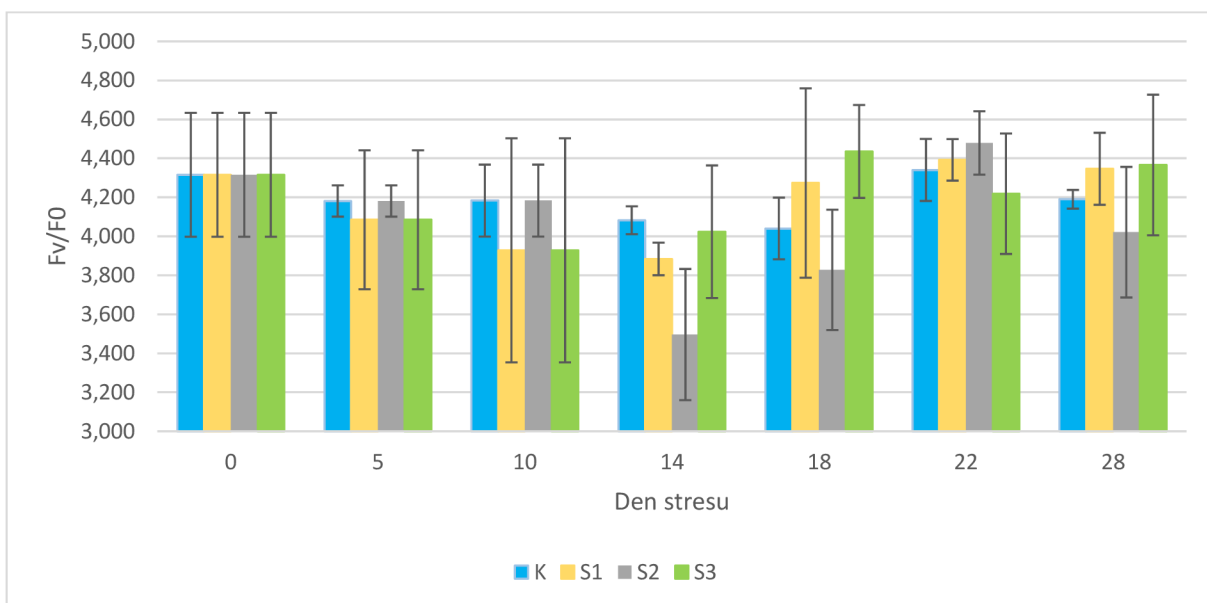
Varianta S3 vykázala statisticky průkaznou změnu ve změřených hodnotách nárůstem z 0,74 (0. den) na 0,81 (10. den) a následným poklesem na 0,8 (14. den). U rostlin z varianty S2 byly statisticky průkazné rozdíly zjištěny mezi těmito dny: 5. (0,79), 14. (0,78) a 28. den (0,8).

Dále je z grafu 8 patrné, že genotyp V2 nevykazuje žádné statisticky významné trendy ve změnách hodnot F_v/F_m , avšak lze poznamenat průkazný pokles maximálního kvantového výtěžku fluorescence (F_v/F_m) na 14. den stresu u všech variant.



Graf 18: Průměrné hodnoty maximálního kvantového výtěžku fluorescence (F_v/F_m) v závislosti na variantě pokusu a genotypu.

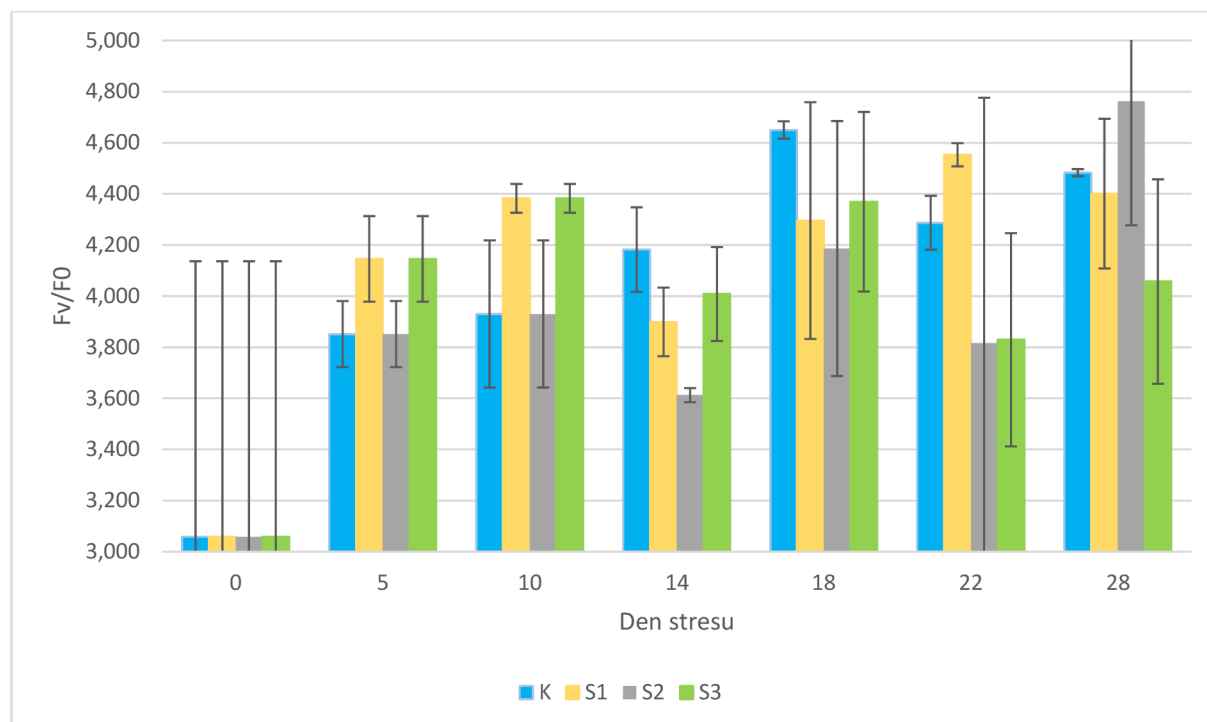
U všech sledovaných genotypu, dle grafu 18, nebyl zjištěn statisticky průkazný rozdíl ve fluorescenci chlorofylů, stejně tak nebyl zjištěn statisticky průkazný rozdíl mezi varianty pokusu.



Graf 19: Potenciální účinnost fluorescence (F_v/F_0) u genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

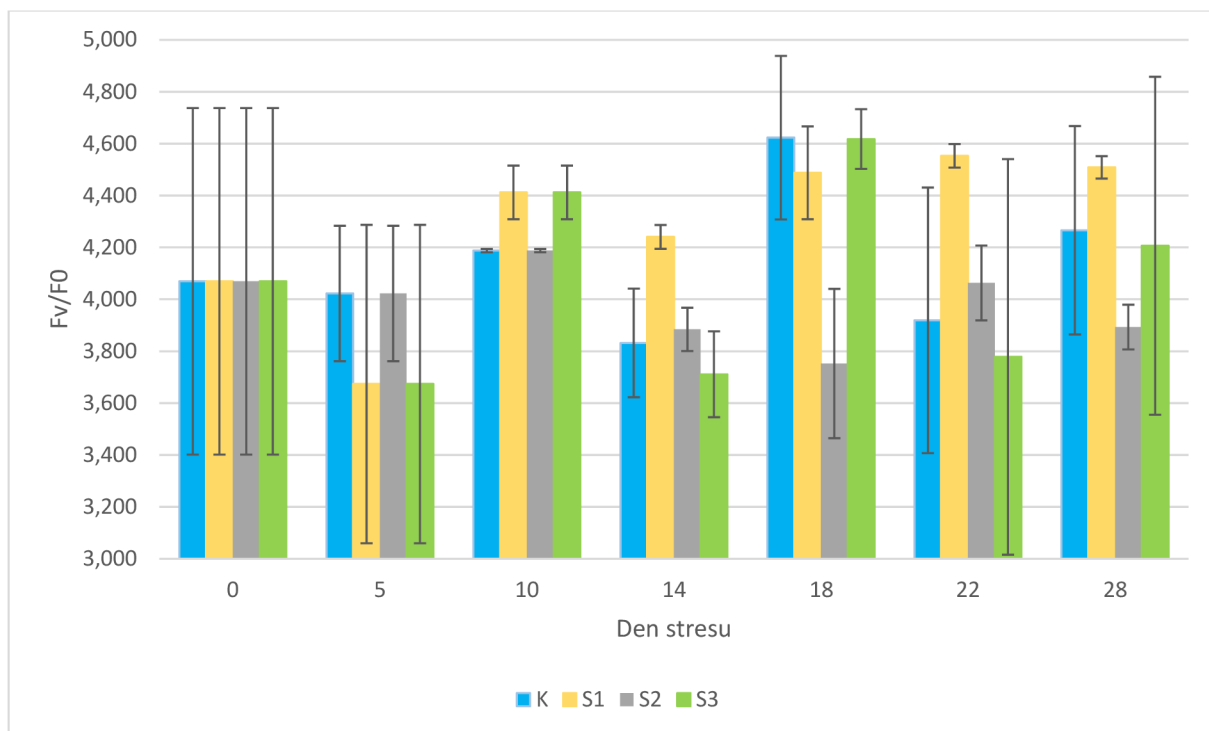
Potenciální účinnost fluorescence (F_v/F_0) u genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu je demonstrována v grafu 19. U kontrolní varianty nebyla zjištěna žádná statisticky průkazná změna v hodnotách. Varianta S1 vykazovala průkazný nárůst F_v/F_0 mezi 14. (3,88) a 22. (4,39) dnem. U S2 lze pozorovat snížení F_v/F_0 od 5. (4,08) do 14. (3,5) dne, přičemž průkazný rozdíl byl zjištěn pouze mezi 14. dnem vůči 5. a 10 dnu

pokusu. Poté potenciální účinnost fluorescence se průkazně zvýšila na hodnotu 4,48 (22. den). Rostliny varianty S3 nevykázaly žádné statisticky významné změny v průběhu experimentu.



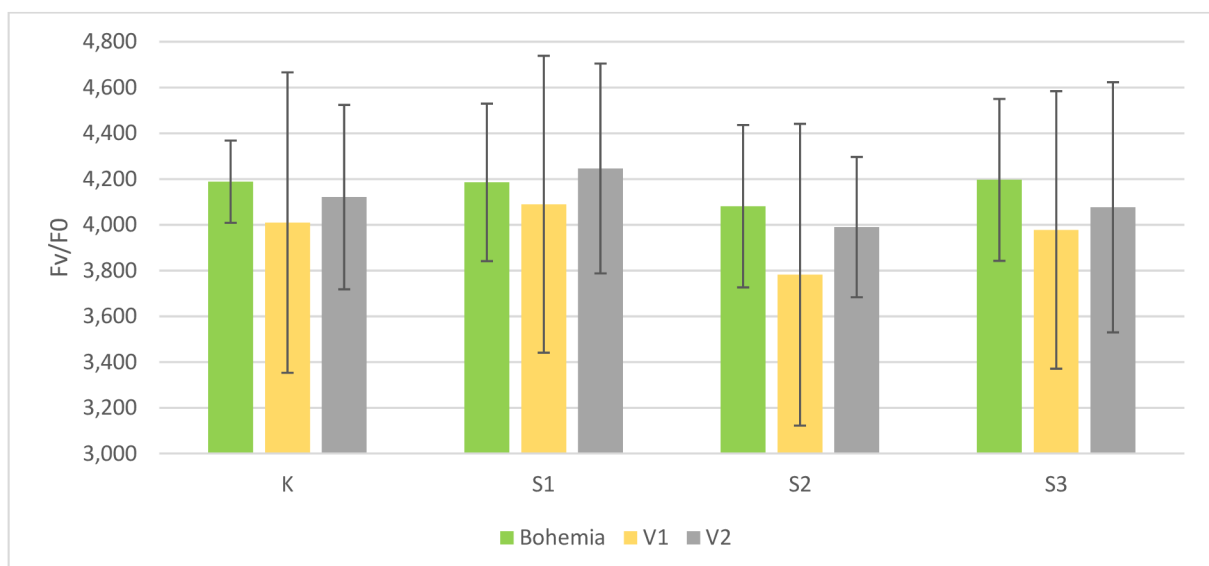
Graf 20: Potenciální účinnost fluorescence (F_v/F_0) u genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Potenciální účinnost fluorescence (F_v/F_0) u genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru variantě pokusu lze pozorovat v grafu 20. Rostliny kontrolní varianty od začátku pokusu (3,06) do 18. dne (4,65) vykazovaly trend nárůstu potenciální účinnosti fluorescence. Ke konci pokusu hodnota F_v/F_0 se neprůkazně snížila na 4,48. Varianta S1 měla statisticky průkazný pokles hodnot mezi 10. (4,38) a 14. dnem (3,9) a statisticky průkazný nárůst hodnot mezi 14. a 22. dnem (4,55). Podobný trend měla varianta S2, kde se v průběhu pokusu potenciální účinnost fluorescence měnila z hodnoty 3,93 F_v/F_0 (10. den) na 3,61 (14. den) a na 4,76 (28. den). Průkazný rozdíl mezi těmito termíny byl zjištěn pouze u 14. dne vůči zbývajícím termínům. Rostliny pšenice pěstované ve variantě S3 neměly žádnou statisticky průkaznou změnu F_v/F_0 v průběhu pokusu.



Graf 21: Potenciální účinnost fluorescence (Fv/F0) u genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

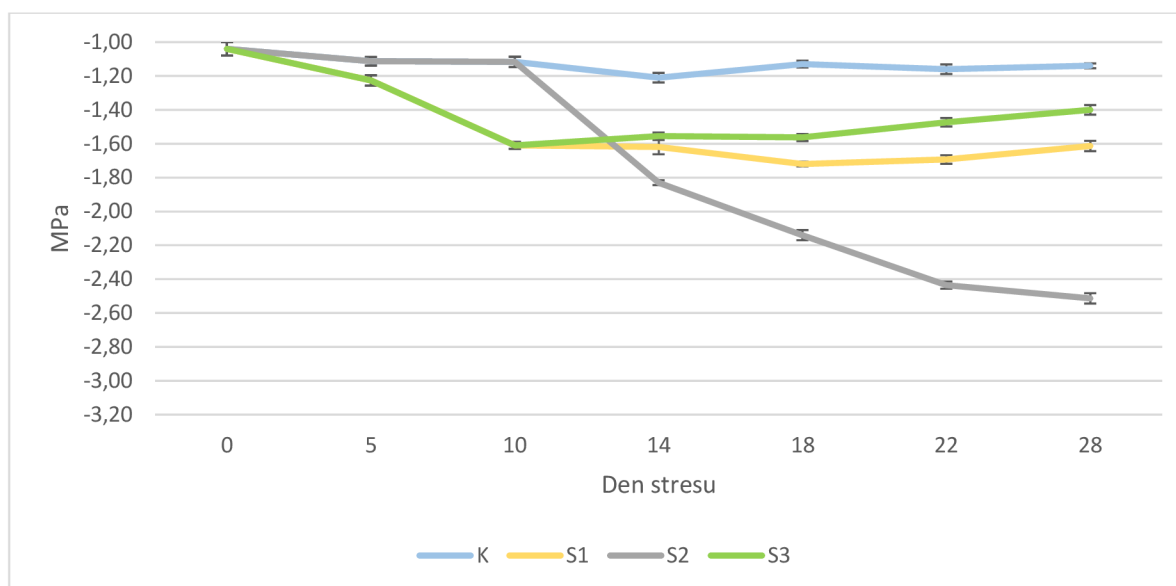
Graf 21 ukazuje potenciální účinnost fluorescence (Fv/F0) u genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. U kontrolní varianty lze pozorovat statisticky významné rozdíly mezi 10. (4,19 Fv/F0), 14. (3,83 Fv/F0) a 18. dnem (4,62 Fv/F0). Identický trend byl pozorován u varianty S1 a S3. U S2 nebyl zaznamenán žádný statisticky významný výkyv hodnot v průběhu pokusu.



Graf 22: Průměrné hodnoty potenciální účinnosti fluorescence (Fv/F0) v závislosti na variantě pokusu a genotypu.

U všech sledovaných genotypu, dle grafu 22, nebyl zjištěn statisticky průkazný rozdíl potenciální účinnosti fluorescence, stejně tak nebyl zjištěn statisticky průkazný rozdíl mezi varianty pokusu.

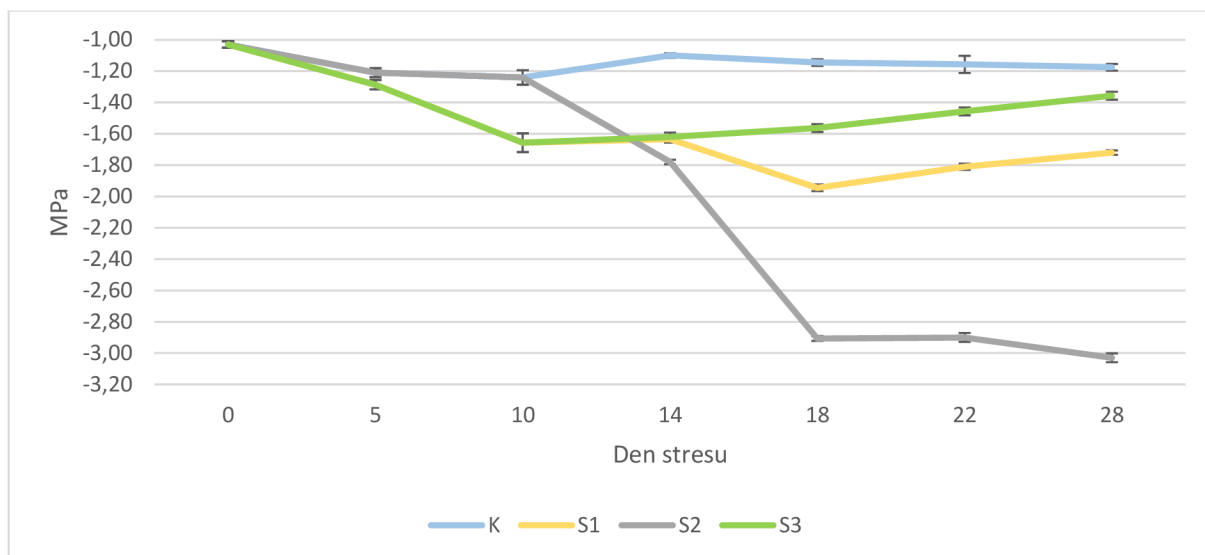
5.4 Osmotický potenciál



Graf 23: Osmotický potenciál (MPa) v listech genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

V grafu 23 jsou uvedené hodnoty osmotického potenciálu (MPa) v listech genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. Z uvedeného grafu je patrné že u kontrolní varianty (K), která byla pravidelně zavlažovaná, osmotický potenciál měl přibližně lineární průběh od počátku pokusu a jeho hodnoty se pohybovali v rozmezí hodnot od -1,21 (14. den) až -1,04 MPa (0. den). U rostlin pěstovaných ve variantě S1 lze pozorovat statisticky průkazný pokles osmotického potenciálu v důsledku vodního deficitu z hodnoty -1,04 MPa na hodnotu -1,61 MPa, který trval od začátku pokusu až do desátého dne. Po následující záливce mezi 10 a 14 dnem byl pokles vodního potenciálu zastaven a jeho hodnota činila -1,62 MPa a následně byla stabilní, bez statisticky průkazných diferencí do konce pokusu, bez ohledu na další období bez záливky. Naměřená hodnota na konci pokusu byla -1,61 MPa. Rostliny rostoucí ve variantě S2, tedy ve variantě, která byla prvních 10 dnů zavlažovaná a následně vystavená dlouhodobému suchu do konce pokusu, velmi citlivě reagovaly na změny. Od prvního do desátého dne pokusu hodnoty osmotického potenciálu byly neprůkazné a v byly -1,09 MPa. Od 10 dne dále následoval výrazný pokles osmotického potenciálu až do konce pokusu, kdy byla naměřena minimální hodnota ve výši -2,51 MPa. Uvedený pokles vodního potenciálu byl v rámci jednotlivých měření statisticky průkazný, jak vyplývá z grafu 23.

Obdobným způsobem jako u varianty S1 na stres reagovaly rostliny varianty S3. Od prvního do desátého dne hodnoty osmotického potenciálu klesaly v důsledku nedostatku vody z hodnoty -1,23 MPa na hodnotu -1,61 MPa. Následně byla varianta zavlažována až do konce pokusu, což zapříčinilo mírný lineární nárůst osmotického potenciálu z hodnoty -1,61 MPa na hodnotu -1,4 MPa ke konci pokusu. Statisticky průkazné difference byly nalezeny pouze mezi 22. a 28. den pokusu.



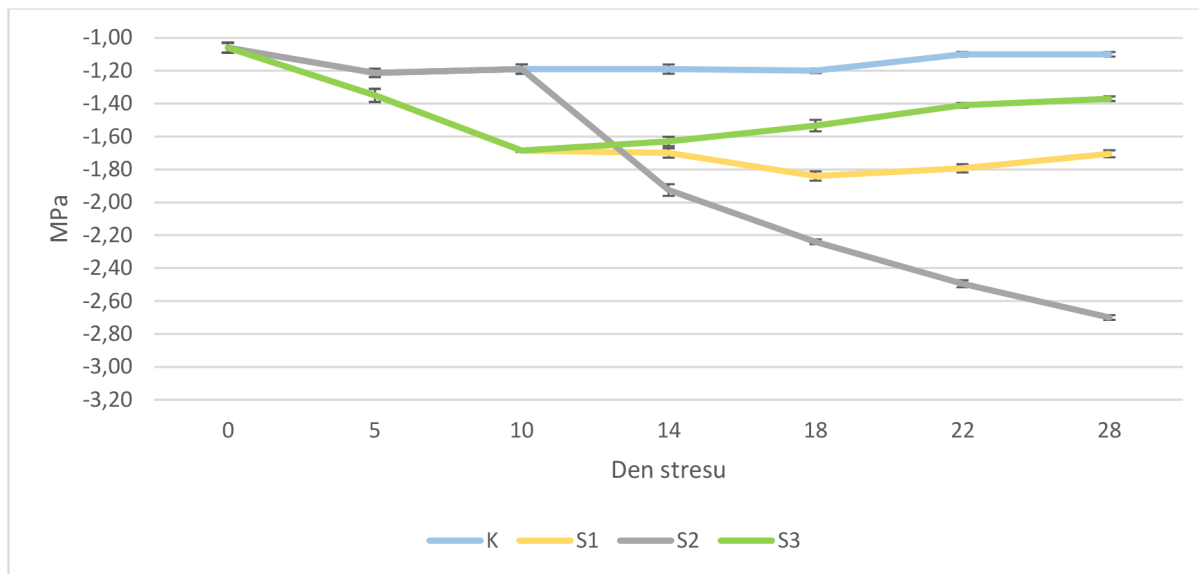
Graf 24: Osmotický potenciál (MPa) v listech genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Změny hodnot osmotického potenciálu (MPa) v listech genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu jsou uvedeny v grafu 24, z něhož vyplývá, že nejvyšší naměřenou hodnotu vykazovala kontrola 14. den stresu (-1,1 MPa), naopak nejnižší hodnota byla naměřena u varianty S2 (-3,03 MPa) v posledním dni pokusu.

U kontrolní varianty rostliny nebyly ovlivněny suchem a hodnoty osmotického potenciálu nekolísaly, držely se v rozmezí hodnot -1,24 MPa (10. den) až -1,03 MPa (0. den).

Dále je z grafu patrný identický vývoj hodnot osmotického potenciálu od začátku pokusu do 14. dne u varianty S1 a S3. V důsledku působení vodního deficitu klesl osmotický potenciál z -1,03 MPa (1. den) na -1,66 MPa (10. den) a poté, po aplikaci zálivky u obou variant, se neprůkazně zvýšil na hodnotu -1,62 MPa (14. den).

V případě varianty S3, která následně byla zavlažována až do ukončení pokusu, byl zaznamenán lineární nárůst hodnot osmotického potenciálu, kdy na konci pokusu dosáhl hodnoty -1,36 MPa, což je pouze o 0,18 MPa nižší než u nestresované kontroly. U varianty S1 následovalo období vodního deficitu od 14. do 24. dne pokusu, kdy rostliny reagovaly poklesem měřených hodnot z -1,62 MPa (14. den) na hodnotu -1,94 MPa (18. den). Uvedený pokles byl statisticky průkazný. Poté následoval mírný neprůkazný nárůst až do 22. dne měření, i přes pokračující působení vodního deficitu. Po aplikaci zálivky se vodní potenciál průkazně zvyšoval na hodnotu -1,72 na konci pokusu. Rostliny pšenice genotypu V1, pěstované ve variantě S2, kde byla prvních 10 dnů zálivka a poté až do konce pokusu byl navozený stres, reagovaly na podmínky následujícím způsobem: rostliny vykázaly mezi prvním a třetím měřením pouze neprůkazné snížení hodnoty osmotického potenciálu z hodnoty -1,03 MPa na -1,24 MPa. Od tohoto termínu měření v důsledku působení vodního deficitu se hodnota osmotického potenciálu výrazně a průkazně snižovala. Na konci pokusu, vzhledem k působení vodního deficitu, byla dosažena hodnota vodního potenciálu -3,03 MPa, což je nejnižší hodnota ze všech porovnávaných genotypů.

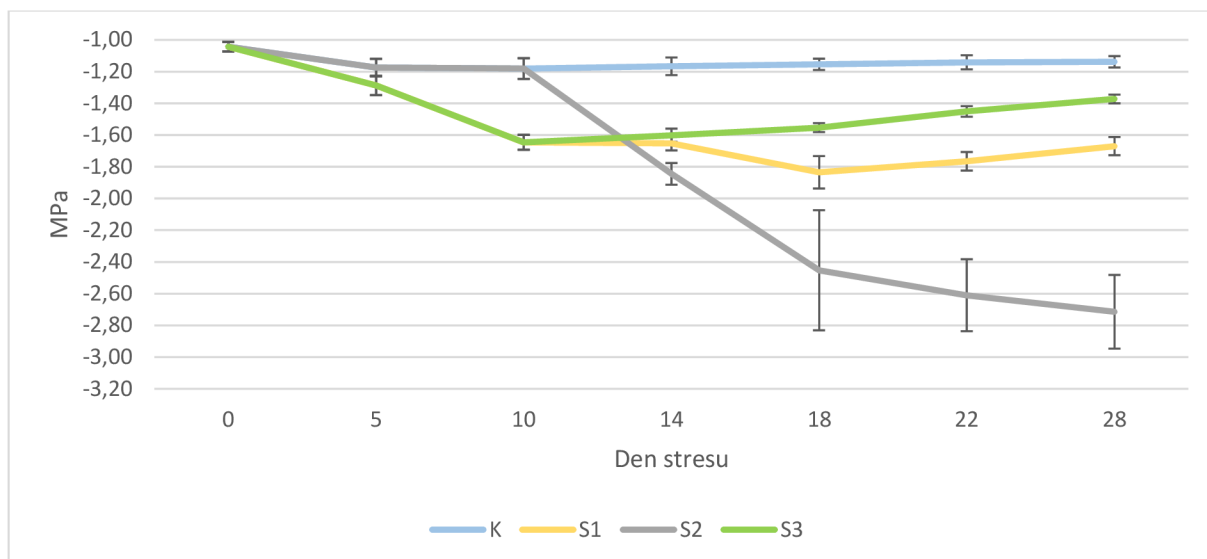


Graf 25: Osmotický potenciál (MPa) v listech genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Graf 25 uvádí osmotický potenciál (MPa) v listech genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. V případě kontrolní varianty byly měřené hodnoty stabilní a v průběhu experimentu se průkazně neměnily.

Varianty S1 a S3 měly stejné stresové podmínky po dobu 10 dnů, kdy na ně působil vodní deficit, což způsobilo pokles hodnot osmotického potenciálu z -1,06 MPa (1. den) na -1,68 MPa (10. den). U varianty S1 byl po zálivce v období 10–14 dnů pokles vodního potenciálu zastaven a hodnota osmotického potenciálu 14. den dosáhla výše -1,7 MPa. Následné období stresu způsobilo mírné, avšak průkazné snížení hodnot na -1,84 (18. den) a -1,79 (22. den). Hodnota u varianty S1 při ukončení experimentu byla -1,7 MPa. Osmotický potenciál v listech varianty S3 pozitivně reagoval na zálivku od 10. do 28. dne experimentu, kdy jeho hodnoty postupně průkazně narůstaly na -1,63 MPa (14. den), -1,53 MPa (18. den), -1,41 MPa (22. den) a -1,37 MPa (28. den).

Průběh hodnot osmotického potenciálu rostlin pěstovaných ve variantě S2 během období zálivky má lineární průběh, který přibližně kopíruje hodnoty kontrolní varianty. Od desátého dne stresu pozorujeme počátek poklesu hodnot osmotického potenciálu. Nejvyšší průkazný pokles osmotického potenciálu je patrný mezi 10. a 14. dnem experimentu, kdy došlo k poklesu z hodnoty -1,19 MPa na hodnotu -1,93 MPa. Nejnižší hodnota osmotického potenciálu byla zjištěna poslední den stresu (-2,7 MPa). Rozdíl mezi hodnotou v nultém a dvacátém osmém dni experimentu je -1,64 MPa



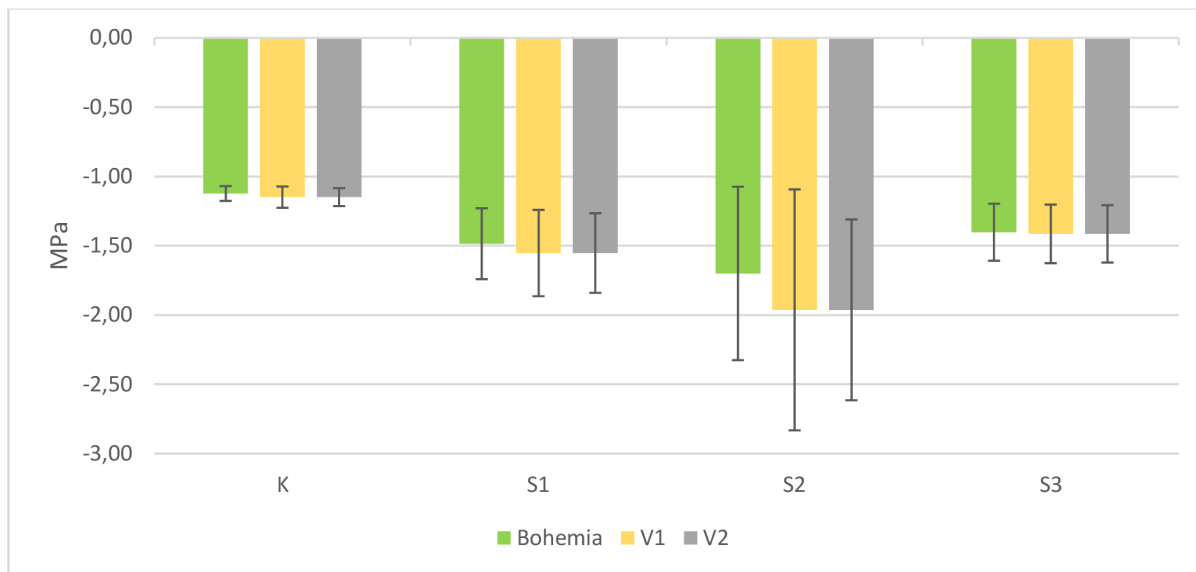
Graf 26: Průměrné hodnoty osmotického potenciálu všech genotypů v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Graf 26 uvádí průměrné hodnoty osmotického potenciálu všech genotypů v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. Z uvedeného grafu lze stanovit trendy, jak pšenice reaguje na jednotlivé varianty působení vodního stresu.

Kontrolní varianta, která byla pravidelně zavlažována, vykazuje téměř stejné neprůkazné hodnoty v průběhu pokusu, kde nejnižší průměrná naměřená hodnota byla -1,18 MPa a naopak nejvyšší 1,04 MPa. V případě varianty S3 od začátku pokusu do 10. dne lze pozorovat působení vodního deficitu, který se projevuje lineárním průkazným poklesem hodnot osmotického potenciálu z -1,04 MPa (1. den) do -1,65 MPa (10. den). Dále byly rostliny z této varianty zavlažované až do konce pokusu, což odpovídá lineárnímu průkaznému nárůstu od 10. dne do konce pokusu.

Varianta S1 má stejný vývoj naměřených hodnot do 14. dne jako varianta S3 v důsledku působení identických podmínek stresu. Rozdíl nastává po 14. dnu, kde v důsledku opětovného vysušení substrátu nastává mírný pokles osmotického potenciálu o 0,18 MPa. Poté následoval mírný nárůst až ke 22. dni měření, i přes pokračující působení vodního deficitu. Po aplikaci závlivky mezi 22. a 28. dnem trend nárůstu stále pokračoval do konce pokusu.

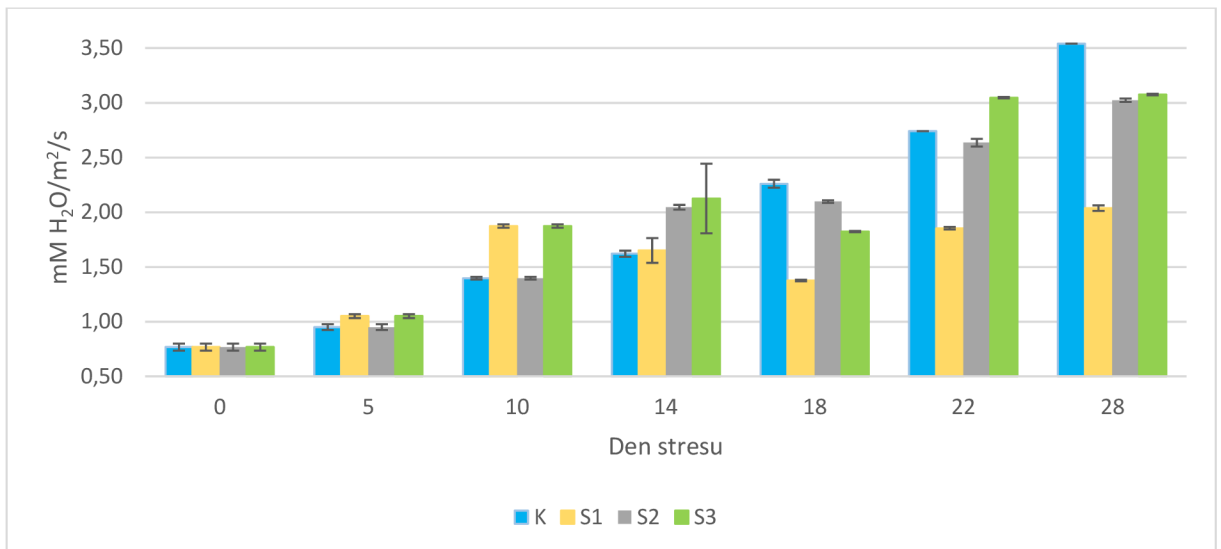
Rostliny rostoucí ve variantě S2, tedy ve variantě, která byla prvních 10 dnů zavlažována a následně vystavena dlouhodobému suchu do konce pokusu, výrazně reagovaly na konkrétní design stresu. Varianta prvních 10 dnů byla zavlažována a hodnoty osmotického potenciálu v tomto období kopírovaly hodnoty kontrolní varianty. Následně varianta S2 byla vystavena dlouhodobému suchu do konce pokusu. Reakce rostlin na vodní deficit se projevila patrným poklesem hodnot osmotického potenciálu z -1,18 MPa (10. den) na -2,45 MPa (18. den). Od 18. dne do konce pokusu trend poklesu pokračoval, ale byl neprůkazný.



Graf 27: Průměrné hodnoty osmotického potenciálu v závislosti na variantě pokusu a genotypu.

Z grafu 27 jsou patrné průměrné hodnoty osmotického potenciálu jednotlivých variant pokusu u všech genotypů. Z grafu je zřejmé, že nejnižší průměrné hodnoty byly dosaženy rostlinami ve variantě S2, následované variantou S1, poté S3 a kontrolou. Mezi průměry jednotlivých genotypů nebyl zaznamenán statisticky významný rozdíl.

5.5 Rychlost transpirace a fotosyntézy

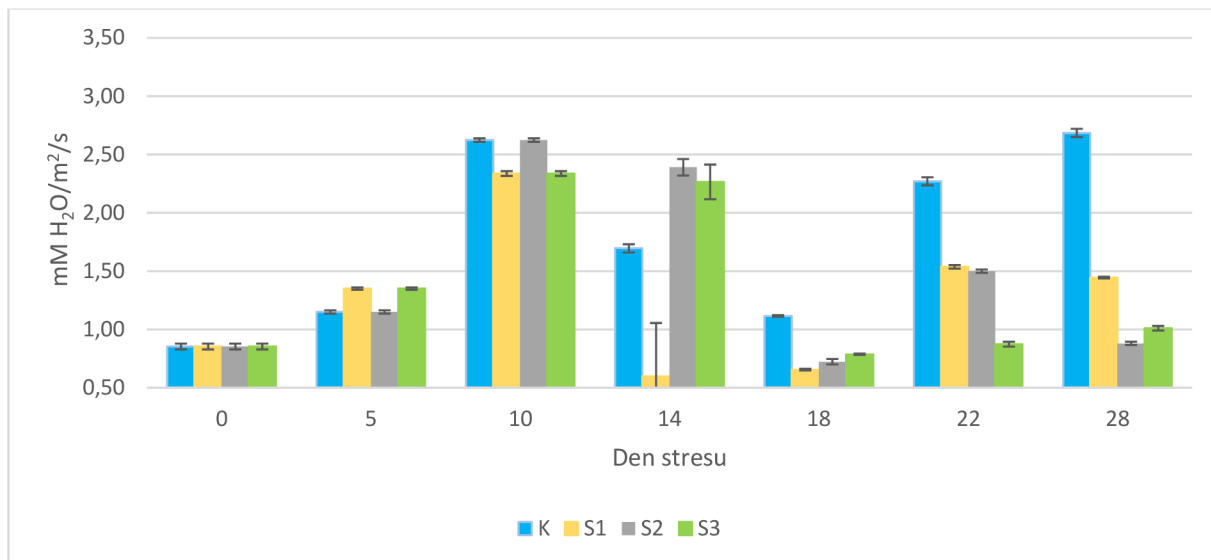


Graf 28: Změny rychlosti transpirace u genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu

V grafu 28 jsou uvedeny změny rychlosti transpirace u genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. Z grafu vyplývá, že rychlost transpirace u kontrolní varianty se zvyšovala téměř lineárně během celého pokusu. Tento vzestup byl hodnot transpirace byl statisticky průkazný. Naměřená hodnota na začátku pokusu byla 0,77 mM H₂O/m²/s a na jeho konci 3,54 mM H₂O/m²/s.

U varianty S1 postupně narůstala rychlost transpirace až do 10. dne pokusu, kdy dosáhla hodnoty 1,87 mM H₂O/m²/s. Poté se rychlost transpirace začala snižovat a po 18. dni (1,37 mM H₂O/m²/s) se opět průkazně zvyšovala. Ke konci pokusu varianta S1 dosáhla své maximální hodnoty 2,04 mM H₂O/m²/s.

U rostlin varianty S2 lze pozorovat stabilní navyšování rychlosti transpirace v průběhu pokusu, kdy se rychlost transpirace průkazně zvyšovala z počáteční hodnoty 0,77 mM H₂O/m²/s. (0. den) na hodnotu 3,02 mM H₂O/m²/s. (28. den). Podobný trend byl také zaznamenán u varianty S3.



Graf 29: Změny rychlosti transpirace u genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

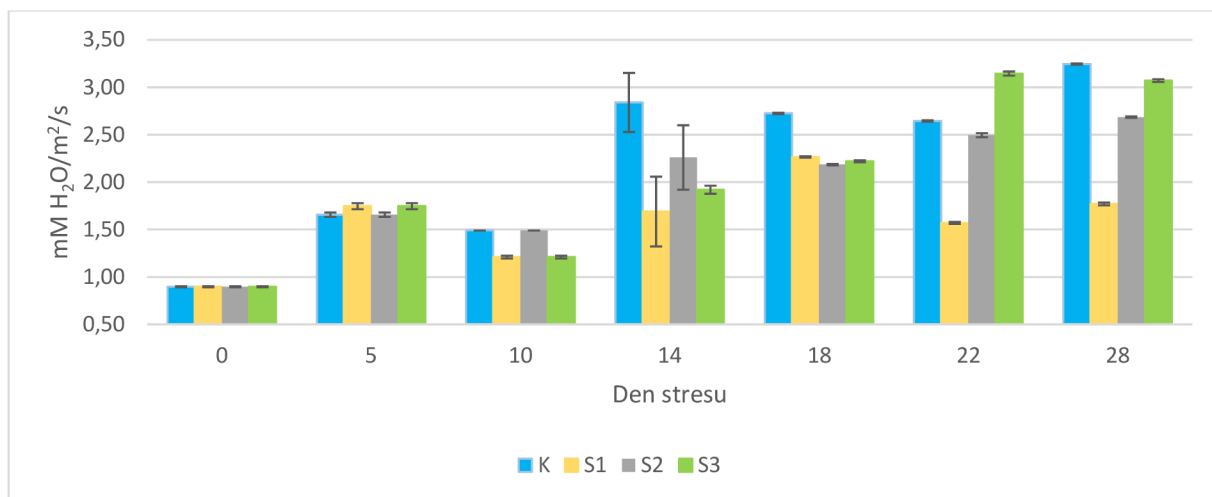
Změny rychlosti transpirace u genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu jsou zobrazené v grafu 29. Z něho je patrné, že nejintenzivněji transpirace probíhala v poslední den měření u kontrolní varianty (2,68 mM H₂O/m²/s), zatímco nejnižší intenzita transpirace byla naměřena na 14. den pokusu u varianty S1 (0,59 mM H₂O/m²/s).

Rychlost transpirace kontrolních rostlin se v prvních třech měřeních průkazně zvyšovala, poté byl pozorován průkazný pokles z hodnoty 2,62 H₂O/m²/s (10. den) na hodnotu 1,11 H₂O/m²/s (18. den), následně se rychlost transpirace opět průkazně zvyšovala až do konce pokusu. Také lze poznamenat, že poslední tři měření kontrolní varianta měla statisticky vyšší hodnoty než stresované varianty.

U rostlin pšenice rostoucích ve variantě S1, stejně jako u ostatních variant, je pozorován statisticky významný nárůst rychlosti transpirace od začátku pokusu (0,85 mM H₂O/m²/s) do 10. dne (2,34 mM H₂O/m²/s). Trend nárůstu rychlosti je dále nahrazen průkazným snížením rychlosti transpirace na hodnotu 0,59 H₂O/m²/s (14. den). V závěru pokusu se rychlost transpirace průkazně zvýšila na konečnou hodnotu 1,44 mM H₂O/m²/s.

U juvenilních rostlin pšenice ve variantě S2 byly naměřeny hodnoty transpirace v intervalu hodnot od 0,72 mM H₂O/m²/s (18. den) až po 2,62 mM H₂O/m²/s (10. den). Do 22. dnu stresu hodnoty transpirace a jejich vývoj kopírovaly kontrolní variantu, rozdíl byl zaznamenán poslední den měření, kde z hodnoty 1,5 mM H₂O/m²/s (22. den) nastal průkazný pokles na 0,88 mM H₂O/m²/s (28. den).

Varianta S3 vykazovala obdobný průběh s ostatními variantami, tedy zvýšení rychlosti transpirace od začátku pokusu 0,85 mM H₂O/m²/s až po 2,34 mM H₂O/m²/s na 10. den. Průkazný pokles byl zaznamenán 18. den, kdy naměřená hodnota transpirace byla 1,47 mM H₂O/m²/s. Poté následoval pozvolný nárůst rychlosti transpirace až do konce pokusu (1,01 mM H₂O/m²/s).



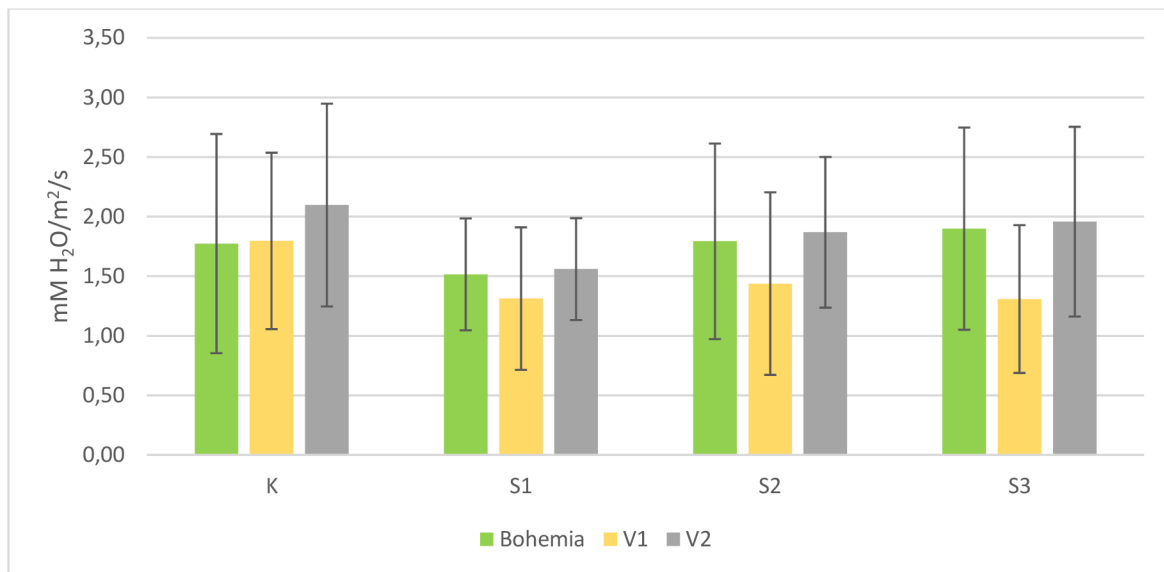
Graf 30: Změny rychlosti transpirace u genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Graf 30 charakterizuje změny rychlosti transpirace u genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. Nejvyšší hodnota rychlosti transpirace byla dosažena na 28. den u kontrolní varianty (3,24 mM H₂O/m²/s), zatímco průkazně nejnižší na začátku pokusu u všech variant (0,87 mM H₂O/m²/s).

Kontrolní varianta, stejně jako ostatní varianty, měla v prvních třech měřeních střídající hodnoty rychlosti transpirace: 0,9 mM H₂O/m²/s (0. den), 1,66 mM H₂O/m²/s (5. den), 1,00 mM H₂O/m²/s (10. den). Mezi 10. a 14. dnem je pozorován statisticky významný nárůst rychlosti transpirace o 1,35 mM H₂O/m²/s. Další průkazná změna v rychlosti transpirace byla pozorována mezi 22. a 28. dnem měření, kdy se hodnoty transpirace průkazně zvyšovaly z 2,64 mM H₂O/m²/s na 3,24 mM H₂O/m²/s.

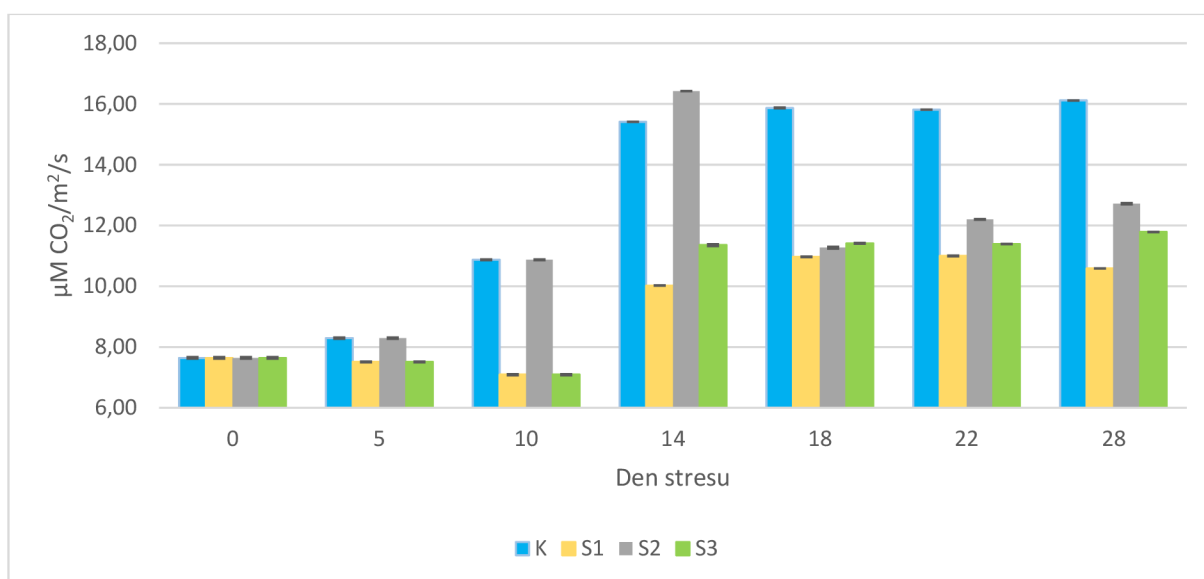
V případě varianty S1 byla nejvyšší naměřená hodnota rychlosti transpirace 2,65 mM H₂O/m²/s (18. den). Nejnižší hodnota rychlosti transpirace v této variantě byla naměřena na začátku pokusu a dosahovala hodnoty 0,9 mM H₂O/m²/s. V porovnání s ostatními variantami byla rychlost transpirace v této variantě nejnižší v 10., 14., 22. a 28. dni měření.

Varianty S2 a S3 měly téměř stejné trendy v rychlosti transpirace. První měření bylo stejné pro všechny varianty 0,87 mM H₂O/m²/s. Na druhém měření byla rychlost transpirace u S2 1,66 mM H₂O/m²/s a u S3 1,75 mM H₂O/m²/s. Na třetím měření byla rychlost transpirace u S2 1,00 mM H₂O/m²/s a u S3 1,21 mM H₂O/m²/s. V následujícím měření byla rychlost transpirace u S2 2,26 mM H₂O/m²/s a u S3 1,92 mM H₂O/m²/s. Na 18. den pokusu se hodnoty téměř srovnaly a byly v rozmezí 2,18 mM H₂O/m²/s až 2,22 mM H₂O/m²/s. Na 22. den pokusu měla varianta S2 hodnotu 2,50 mM H₂O/m²/s a S3 měla hodnotu 3,14 mM H₂O/m²/s. Ke konci pokusu dosáhla rychlost transpirace rostlin pěstovaných ve variantě S2 hodnoty 2,68 mM H₂O/m²/s a varianta S3 dosáhla hodnoty 3,07 mM H₂O/m²/s.



Graf 31: Průměrné hodnoty rychlosti transpirace v závislosti na variantě pokusu a genotypu.

Graf 31 uvádí průměrné hodnoty rychlosti transpirace v závislosti na variantě pokusu a genotypu. Z uvedeného grafu lze konstatovat, že mezi genotypy nejsou patrné žádné statisticky významné rozdíly. Stejně tak nejsou patrné žádné statisticky významné rozdíly mezi variantami pokusu.



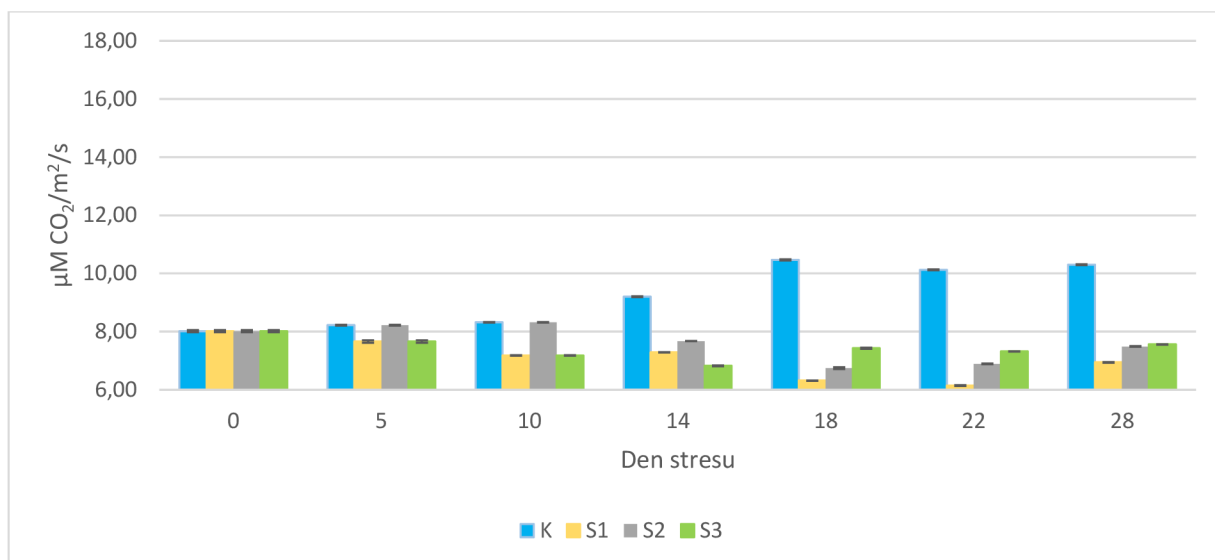
Graf 32: Změny rychlosti fotosyntézy u genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Změny rychlosti fotosyntézy u genotypu Bohemia v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu jsou uvedené v grafu 32. Rychlost fotosyntézy se u toho genotypu pohybovala v rozpětí od 7,09 µmol µM CO₂/m²/s (10. den, varianta S1 a S3) do 16,42 µM CO₂/m²/s (14. den, varianta S2). Rozdíl mezi maximální a minimální rychlostí fotosyntézy činil 9,33 µM CO₂/m²/s.

U kontrolních rostlin byla rychlost fotosyntézy $7,64 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ (0. den) až $16,11 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ (28. den). Rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší hodnotou činil $8,47 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. U kontroly lze pozorovat statisticky významné zrychlení fotosyntézy v období mezi 0. a 14. dnem pokusu, následně rychlost fotosyntézy stále stoupá, ale s mnohem nižší intenzitou.

Varianta S2 v prvních deseti dnech měření kvůli stejným podmínkám závlivky kopíruje kontrolní variantu. Na 14. den je rychlost fotosyntézy dokonce o $1,01 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ vyšší než u kontroly. Mezi 14. a 18. dnem lze pozorovat statisticky významný pokles rychlosti fotosyntézy z hodnoty $16,42 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ až na $11,27 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Následně do konce pokusu byl pozorován pozvolný nárůst rychlosti fotosyntézy.

Rostliny pěstované ve variantách S1 a S3 měly identický vývoj rychlosti fotosyntézy mezi 0. a 10. dnem, kde v důsledku působení vodního deficitu rychlost fotosyntézy klesla z $7,64 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ (0. den) na $7,09 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ (10. den). Mezi 10. a 14. dnem lze pozorovat statisticky významné zrychlení fotosyntézy v důsledku ontogenetického vývoje a aplikace závlivky. Následně do konce pokusu u varianty S1 rychlost fotosyntézy mírně klesá, zatímco u varianty S3 mírně stoupá.



Graf 33: Změny rychlosti fotosyntézy u genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

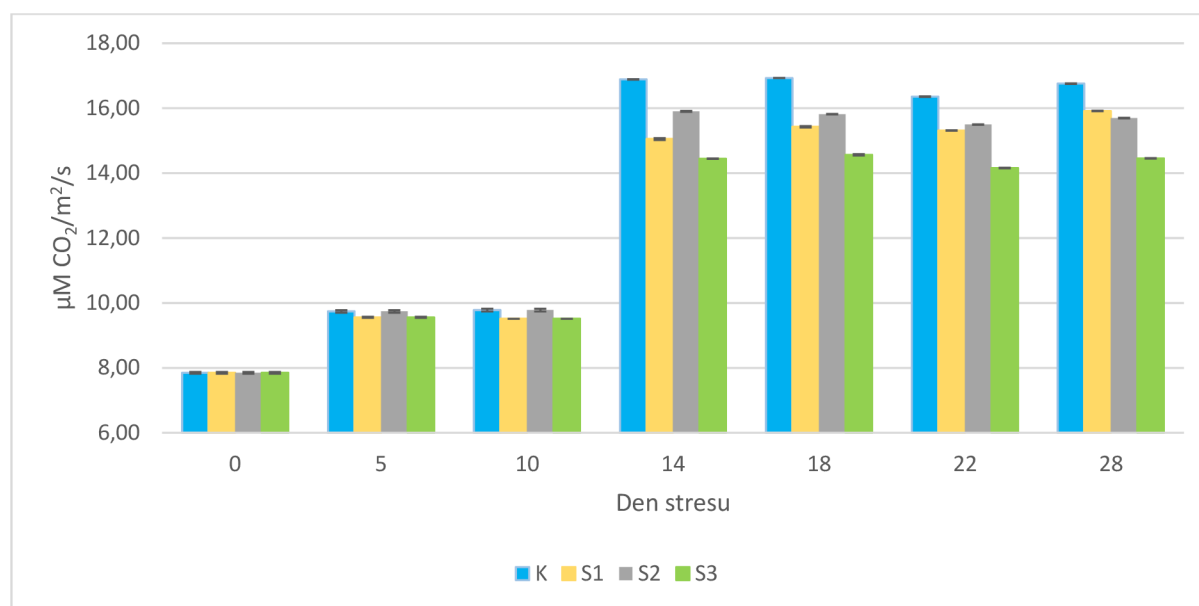
Graf 33 znázorňuje změny rychlosti fotosyntézy u genotypu V1 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. Rychlost fotosyntézy u kontrolní varianty zůstávala téměř stejná v prvních třech měřeních ($8,02 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ až $8,32 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$). Mezi 10. a 14. dnem byl zaznamenán statisticky významný nárůst rychlosti fotosyntézy z $8,32 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ (10. den) na $10,45 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ (14. den), poté se rychlost fotosyntézy výrazně neměnila. Lze také poznamenat, že od 14. dne stresu až do konce pokusu byla hodnota kontrolní varianty výrazně vyšší než u stresovaných variant.

Rostliny pěstované ve variantě S1 měly v průběhu pokusu dvě období poklesu rychlosti fotosyntézy, která byla pak na konci vystřídána jedním obdobím nárůstu hodnot. První pokles byl zaznamenán mezi 0. a 10. dnem, kdy se rychlost snížila o $0,84 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ z počáteční hodnoty $8,02 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Následné období poklesu nastalo mezi 14. a 22. dnem, kdy rychlost fotosyntézy klesla o $1,13 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Poté rychlost fotosyntézy narůstala z hodnoty $6,15$

$\mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ (22. den) na hodnotu $6,94 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ (28. den). Z uvedeného grafu lze předpokládat, že zastavení poklesu rychlosti fotosyntézy mezi 10. a 14. dnem a její nárůst mezi 22. a 28. dnem byly způsobeny aplikací závlivky po opakovaném období vodního deficitu.

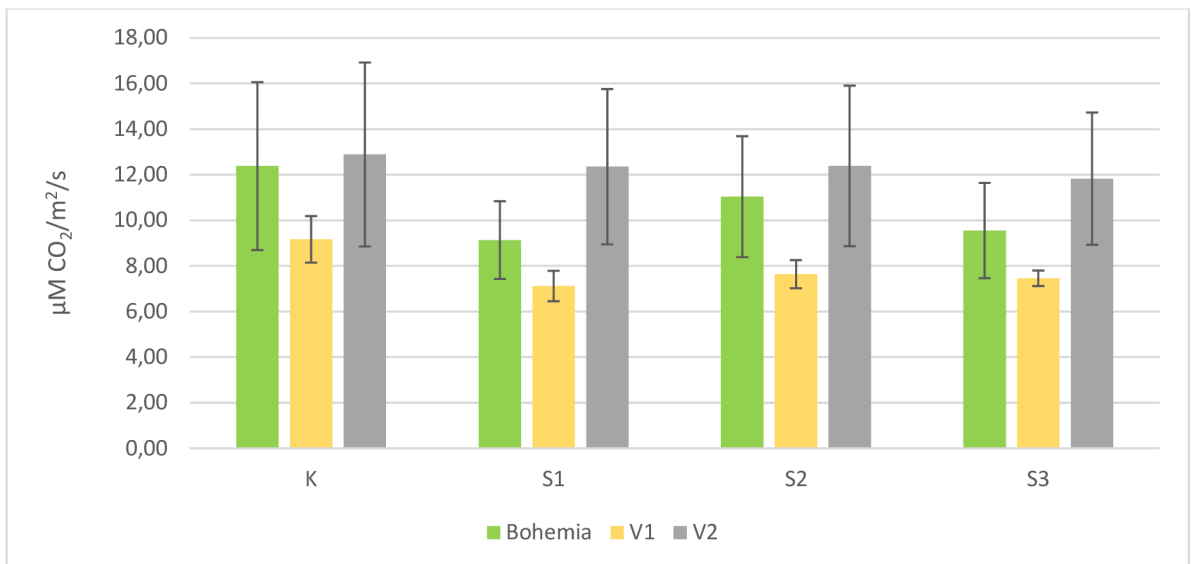
Dále z uvedeného grafu vyplývá, že rychlost fotosyntézy rostlin z varianty S2 v prvních třech měřeních kopírovala hodnoty kontrolní varianty. Poté mezi 14. a 18. dnem byl zaznamenán pokles rychlosti o $0,93 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Následný nárůst rychlosti fotosyntézy byl pozorován mezi 22. ($6,89 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) a 28. ($7,49 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) dnem.

Rychlost fotosyntézy u varianty S3 od začátku pokusu ($8,02 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) má klesající trend, po 14. dnu ($6,82 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) rostlina reagovala na závlivku zvýšením rychlosti měřené hodnoty ($7,56 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$).



Graf 34: Změny rychlosti fotosyntézy u genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu.

Graf 34 uvádí změny rychlosti fotosyntézy u genotypu V2 v závislosti na délce působení stresoru a variantě pokusu. Vývoj rychlosti fotosyntézy u genotypu V2 lze rozdělit na dvě etapy. První trvala mezi 0. a 10. dnem pokusu, kde se hodnota pohybovala v rozmezí od $7,85 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$ až do $9,78 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$. Rychlost fotosyntézy u všech variant v rámci každého měření byla téměř stejná. Druhá etapa nastává po téměř dvounásobném statisticky významném nárůstu rychlosti fotosyntézy mezi 10. a 14. dnem měření. Na 14. den měření dosáhla kontrola nejvyšších hodnot ($16,88 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$), na druhém místě byla varianta S2 ($15,9 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$), na třetím místě varianta S1 ($15,05 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) a na posledním varianta S3 ($14,45 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$). Rychlost transpirace se držela na stejných hodnotách a pořadí variant se neměnilo až do konce pokusu.



Graf 35: Průměrné hodnoty rychlosti fotosyntézy v závislosti na variantě pokusu a genotypu.

Graf 35 charakterizuje průměrné hodnoty rychlosti fotosyntézy v závislosti na variantě pokusu a genotypu. Z grafu 11 vyplývá, že genotyp V1 měl v průměru nižší rychlost fotosyntézy oproti Bohemii a V2. Genotyp V2 měl mírně vyšší průměrné hodnoty rychlosti fotosyntézy než Bohemia.

6 Diskuze

6.1 Obsah pigmentů

Z výsledků vyplývá, že vodní deficit měl výrazný vliv na obsah celkového chlorofylu v listech juvenilních rostlin pšenice. U všech testovaných genotypů byl zaznamenán stejný vývoj trendu reakci rostlin na sucho a závlivku. U kontrolní varianty byl lineární nárůst množství celkového chlorofylu v listech, který na konci pokusu byl vyšší než u ostatních stresovaných variant. Rostliny pšenice pěstované ve variantě S3 prvních deset dnů byly vystavené vodnímu deficitu a nevykazovaly průkazné změny v obsahu celkového chlorofylu, následně dny až do konce pokusu ve variantě byla aplikovaná pravidelná závlivka v důsledku, které obsah celkového chlorofylů v listech lineárně narůstal a téměř se srovnal s obsahem v kontrolní variantě. Změny hodnot obsahu celkového chlorofylu varianty S2 lze rozdělit na dvě etapy: první etapa trvala od začátku měření do 10. dne, a byla charakteristická nárůstem množství chlorofylu. Tuto etapu lze vysvětlit závlivkou varianty mezi prvním a desátým dnem pokusu. Poté následovala druhá etapa, kde se průměrná hodnota obsahu celkového chlorofylu postupně snižovala. Druhou etapu lze vysvětlit obdobím bez závlivky, které trvalo od 10. do 28. dne. Varianta S1 byla v prvních deseti dnech pokusu vystavena vodnímu deficitu, který se projevil ustálením měřených hodnot, na rozdíl od kontroly, která byla zavlažována a ukazovala nárůst obsahu celkového chlorofylu. Následně byla ve variantě S1 aplikována závlivka mezi 10. a 14. dnem, po které nastal statisticky významný nárůst obsahu celkového chlorofylu. Od 14. do 24. dne byl pozorován trend snížení množství pigmentu, způsobený opětovným obdobím bez závlivky. Zastavení poklesu hodnot a jejich další stabilizace byla způsobena závlivkou mezi 25. a 28. dnem.

Z uvedených trendů je možné v souladu s prací Hussein et. al (2022) konstatovat, že obsah chlorofylů v listech rostlin pšenice v důsledku vodního deficitu se snižuje. Tento závěr dále potvrzují ve své práci Balouchi et. al (2010), kteří sledovali tolerance jednotlivých genotypů pšenice vůči tepelnému a vodnímu stresu. Stejný trend u rostlin pšenice pozorují ve své práci Chandrasekar et al (2000). Obdobně na vodní stres reaguje slunečnice roční (*Helianthus annuus* L.) (Kiani et al. 2008), barvínek růžový (*Catharanthus roseus*) (Jaleel et al. 2008) a brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) (Tahkokorpi et al. 2007).

Chandrasekar et al. (2000) zkoumali vliv vodního deficitu na náchylné a tolerantní genotypy pšenice seté (*Triticum aestivum* L.) a zjistili, že udržování úrovně chlorofylů je nezbytné pro fotosyntézu při stresu suchem. Jejich výsledky ukazují, že genotypy tolerantní vůči suchu vykazovaly nižší procentuální redukci obsahu chlorofylů než náchylné odrůdy. Z toho tvrzení lze předpokládat, že genotyp Bohemia, který měl u nejvíce stresované varianty (S2) redukci chlorofylů o 13,7 % oproti V1 (31 %) a V2 (18 %), může být odolnějším vůči suchu a genotyp V1 méně odolným. Nicméně Kraus et al. (1995) a Sairam et al. (1997) uvádějí, že tolerantnější genotypy pšenice vykazují vyšší množství chlorofylů v rostlinách, což by znamenalo, že genotyp V1 může být suchovzdornějším než genotypy V2 a Bohemia, což neodpovídá předchozímu předpokladu.

Narozdíl od výše popsáných trendech ve změnách obsahu celkového chlorofylu, nelze v případě obsahu karotenoidů konstatovat, že u všech testovaných genotypů byl zaznamenán stejný vývoj trendu reakci rostlin na sucho a závlivku. Rostliny genotypu Bohemia pěstované ve variantě S2 (10 dnů závlivka a poté až do konce pokusu navozený stres) vykazovaly dvojnásobný

narůst obsahu karotenoidů v rostlině. Oproti tomu u rostlin genotypů V1 a V2 byl zaznamenán obdobný nárůst obsahu karotenoidů v důsledku působení vodního deficitu, ale ve variantě S1 (10 dnů nezavlažována, 4 dny zálivka, opětovné 10denní navození vodního deficitu, 4 dny zálivka). Nejadalimoradi et al. (2014) uvádí, že se obsah karotenoidu výrazně zvyšuje v důsledku působení vodního deficitu. Karotenoidy mají ochrannou funkci v rostlině, protože vnitřní přeměnou své molekuly při nadbytku zachycené světelné energie jsou schopné tuto energii přeměnit na teplo a ochránit tak ostatní součásti fotosystémů před destrukcí přebytečnou excitační energií. Často je uváděna také jejich anti-oxidační funkce. Karotenoidy, jako je například β -karoten, jsou klíčovými v zachycení reaktivních forem kyslíku, a chrání tak tylakoidní membrány před oxidačním poškozením (Young 1991). Z toho lze předpokládat, že Bohemia může být suchovzdornější než genotypy V1 a V2 v podmínkách sucha podobných variantě S2, a naopak V1 a V2 mohou lépe snášet vodní deficit oproti Bohemii v podmínkách stresu podobných variantě S1.

V práci Chandrasekar et al. (2000) byl potvrzen vliv genotypu na obsah karotenoidů u hexaploidních a tetraploidních genotypu pšenice. Tento závěr byl potvrzen i v rámci testovaného souboru pšenic, kde genotyp Bohemia měl nejnižší obsah karotenoidů v listech, dále následoval genotyp V2 a nejvyšší hodnotu v průměru měl genotyp V1. Dále Chandrasekar et al. (2000) konstatují, že odrůdy tolerantní vůči suchu měly vyšší množství karotenoidů v listech než náchylné odrůdy. Vyšší hladiny karotenoidů u tolerantních genotypů pšenice byly zaznamenány také v pracích Gummuluru et al. (1989) a Kraus et al. (1995). Vyšší množství karotenoidů v odrůdách tolerantních vůči suchu ukazuje jejich schopnost odolávat stresu (Chandrasekar et al 2000). Proto můžeme předpokládat, že genotyp V1 může lépe zvládat stres suchem než genotypy V2 a Bohemia.

6.2 Fluorescence

Parametry fluorescence chlorofylu jsou velice vhodný nástroj k detekci a analýze fotosyntetické výkonnosti rostlin pod vlivem abiotických a biotických stresorů (Melo et al. 2017). Podle Maxwell & Johnson (2000) lze z poměru F_v/F_m nazývaného maximální kvantový výtěžek fluorescence zjistit působení stresu na rostlinu. Citlivějším poměrem na detekci potenciálního rostlinného stresu je poměr F_v/F_0 . Je ho vhodné používat k poměru F_v/F_m , neboť lépe znázorňuje malé rozdíly detekované v tomto poměru (Roháček 2002; Melo et al. 2017). Fluorescence chlorofylů je podle Sayed (2003) subtilní odraz prvotních reakcí fotosyntézy a je v současné době používána při hodnocení fyziologického stresu, zejména vodního stresu, teplotního stresu a stresu zasolením. Tohidi – Moghadam et al. (2009) uvádí, že vodní stres má vliv na snížení hodnot agronomických parametrů, mezi které patří i fluorescence chlorofylu. Podle Liu et al. (2012) sucho způsobuje nižší fluorescenci chlorofylů u kukuřice seté. Podobné závěry uvádí také Betrán et al. (2003) pro rostliny kukuřice, Li et al. (2006) pro ječmen, Paknejad a kol. (2007) pro pšenici a Nauman et al. (2007) pro rákos obecný a voskovník obecný. Lichtenthaler et al. (2004) uvádějí, že by zdravá rostlina měla mít F_v/F_m v rozpětí 0,750 - 0,840.

V rámci diplomové práce nebyl prokázán vliv vodního deficitu a genotypu na hodnoty fluorescence chlorofylu. Změřené hodnoty nevykazovaly žádné statisticky významné změny a reakci na vodní deficit, což je v rozporu se zmíněnými předem pracemi. Průměrná hodnota F_v/F_m u všech variant stresu a genotypu byla 0,8, což odpovídá hodnotám zdravé rostliny.

6.3 Osmotický potenciál

Osmotický potenciál vyjadřuje energii, která umožňuje pohyb vody v rostlině (Shabala 2002) a o kolik je aktivita vody v pletivech nižší než aktivita chemicky čisté vody (Ehlers & Goss 2016). Z výsledků dosažených v této práci vyplývá, že vodní deficit měl výrazný vliv na osmotický potenciál juvenilních rostlin pšenice. U všech testovaných genotypů byl zaznamenán stejný vývoj reakce rostlin na suchu a závlivku. Tak kontrolní varianta, která byla pravidelně zavlažována, vykazovala téměř stejné neprůkazné hodnoty v průběhu pokusu, kde nejnižší průměrná naměřená hodnota byla -1,18 MPa a naopak nejvyšší -1,04 MPa. V případě varianty S3 od začátku pokusu do 10. dne bylo pozorováno působení vodního deficitu, který se projevil lineárním průkazným poklesem hodnot osmotického potenciálu z -1,04 MPa (1. den) do -1,65 MPa (10. den). Dále byly rostliny z této varianty zavlažované až do konce pokusu, což odpovídá lineárnímu průkaznému nárůstu od 10. dne do konce pokusu. Varianta S1 měla stejný vývoj naměřených hodnot do 14. dne jako varianta S3 v důsledku působení identických podmínek stresu. Rozdíl nastal po 14. dnu, kde v důsledku opětovného vysušení substrátu nastal mírný pokles osmotického potenciálu o 0,18 MPa. Poté následoval mírný nárůst až ke 22. dni měření, i přes pokračující působení vodního deficitu. Po aplikaci závlivky mezi 22. a 28. dnem trend nárůstu stále pokračoval do konce pokusu. Rostliny rostoucí ve variantě S2, tedy ve variantě, která byla prvních 10 dnů zavlažována a následně vystavena dlouhodobému suchu do konce pokusu, výrazně reagovaly na konkrétní design stresu. Varianta prvních 10 dnů byla zavlažována a hodnoty osmotického potenciálu v tomto období kopírovaly hodnoty kontrolní varianty. Následně varianta S2 byla vystavena dlouhodobému suchu do konce pokusu. Reakce rostlin na vodní deficit se projevila patrným poklesem hodnot osmotického potenciálu z -1,18 MPa (10. den) na -2,45 MPa (18. den). Od 18. dne do konce pokusu trend poklesu pokračoval, ale byl neprůkazný.

Raza et al. (2013) ve své práci sledovali vliv aplikaci draslíku na rostliny pšenice seté v podmínkách vodního deficitu a zjistili, že nižší osmotický potenciál byl zaznamenán u rostlin, které byly vystaveny suchu než u kontrolních zavlažovaných variant. Siddique et al. (2000) měli obdobné výsledky, kde hodnota osmotického potenciálu u rostlin kontrolní varianty byla -0,63 MPa a u stresované -2,00 MPa. Tyto výsledky jsou ve shodě s výsledky Rascia et al. (1988). Pennypacker et al. (1990) rovněž zjistili podobný pokles osmotického potenciálu listů vojtěšky (*Medicago sativa*) v důsledku stresu suchem. Čím je obsah vody v buňkách nižší, tím je hodnota vodního potenciálu nižší a zároveň se zvyšuje nasávací síla rostlinných pletiv (Nilsen & Orcutt 1996). Tyto závěry byly potvrzené i v rámci této diplomové práce, kdy vlivem působení vodního deficitu vodní potenciál se u všech stresovaných rostlin průkazně snižoval.

Vliv genotypu na osmotický potenciál, popsali ve své práci Quarrie a Jones (1979), kde mezi sebou porovnávali 26 genotypů jarní pšenice v podmínkách sucha a zjistili značné rozdíly mezi vodním potenciálem stresovaných rostlin. Sayar et al (2008) ve své práci sledovali fyziologické reakce tolerantních a citlivých vůči suchu odrůd tvrdé pšenice na vodní deficit. Po 15. dnech vodního deficitu hodnota osmotického potenciálu se u citlivých odrůd změnila z -0,29 MPa na -2,74 MPa a u tolerantních odrůd z -0,29 MPa na -1,15 MPa. Takže u citlivých k suchu odrůd jsme zaznamenali vyšší záporné hodnoty vodního potenciálu než u tolerantních

odrůd. Tyto výsledky souhlasí s výsledky Benlaribi et al. (1990) na pšenici, která prokázala korelaci mezi udržení vyšších hodnot vodního potenciálu listů a tolerancí k suchu.

V rámci diplomové práce nebyl prokázán žádný statisticky průkazný rozdíl v hodnotách osmotického potenciálu mezi genotypy. Proto na základě změřených hodnot nemůžeme hodnotit žádný genotyp, jako tolerantnější nebo citlivější vůči vodnímu deficitu.

6.4 Rychlost transpirace a fotosyntézy

Výsledky z měření rychlosti transpirace ukazují, odlišnou reakci genotypů na stresové podmínky, avšak u varianty S2 (10 dnů nezavlažována, 4 dny záливka, opětovné 10denní navození vodního deficitu, 4 dny záливka) byla zaznamenána obdobná reakce změn hodnot rychlosti transpirace u všech genotypů, kde se v období sucha rychlost transpirace snižovala a po záливce mírně narůstala, avšak byla vždycky nižší než v ostatních variantách stresu. U pravidelně zavlažované kontroly byl zaznamenán téměř lineární nárůst rychlosti transpirace u všech genotypů. Uvedený výsledek je v souladu s prací Tatar et al. (2016), kdy se autoři zabývali vodním deficitem u rostlin pšenice a zdokumentovali, že transpirace rostlin vystavených stresu suchem se začala snižovat poté, co obsah vody v půdě klesl pod 50 %. U stresovaných rostlin byl pozorován rychlý pokles hodnot. Opětovné zavlažování rostlin stresovaných vodním deficitem vedlo ke zvýšení rychlosti transpirace, která však zůstala výrazně nižší než transpirace rostlin z kontrolní varianty. Opětovné zavlažování rostlin po vodním deficitu vedlo v této studii k částečnému obnovení transpirace. Stále však existovaly významné rozdíly mezi varianty stresu a kontrolou.

Genotypy Bohemia a V2 reagovaly na stresové varianty stejným způsobem, genotyp V1 vykazoval odlišné změny s výjimkou kontroly a varianty S1. Tak u ostatních variant stresu (S2 a S3) v nezávislosti na záливce a vodním deficitu u Bohemii a V2 byl zaznamenán růst rychlosti transpirace, zatímco Bohemia vykazovala pokles rychlosti. Snižování transpirace způsobené suchem je dobře zdokumentovaný jev (Nicolas et al. 1985, Gupta et al. 2001). Na úkor tomu Changhai et al. (2010) ve svém pokusu zjistili, že rychlost transpirace ve variantě se suchem se zvýšila u zkoumaných genotypů ozimé pšenice o 5 až 20 % oproti nestresované variantě. Blum (1985) také ve své práci potvrzuje, že transpirace na jednotku listové plochy se mezi odrůdami významně liší.

Z toho lze předpokládat, že genotyp V1 pomocí snížení rychlosti transpirace omezí výpar vody a zpomalí metabolismus, což může pomoci zvládnout období vodního deficitu lépe v porovnání s genotypy Bohemia a V2. Nebo také předpokládat, že genotyp V1 je naopak citlivější k vodnímu deficitu oproti Bohemii a V2, což se může projevit následným zpomalením růstu a snížením výnosu.

Také v rámci pokusu byl prokázán vliv vodního deficitu na rychlost fotosyntézy. Rychlost fotosyntézy u juvenilních rostlin pšenice v průběhu pokusu narůstala. Kontrolní varianta, která byla pravidelně zavlažovaná měla převážně vyšší průměrnou rychlost transpirace ($11,46 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) oproti stresovaným rostlinám. Dále následovala varianta S2 ($10,34 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$), S1 ($9,47 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$) a S3 ($9,5 \mu\text{M CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$). Snižování rychlosti fotosyntézy, jako následek nedostatku vody pro rostliny potvrzuje ve své práci i Flexas et al. (2004). Petr et al. (1987) konstatují, že rychlost fotosyntézy je přímo závislá na přístupném množství vody pro rostlinu, což se v pokusu potvrdilo. Tyto výsledky také potvrzuje práce

Singha a kol. (1973), kteří podobou reakci na rehydrataci sledovali u rostlin ječmene. Podobné výsledky zjistili i Vomáčka a Pospíšilová (2003). Stejný efekt ve své práci pozoruje Zhao et al. (2020), kde v důsledku vodního stresu rychlost fotosyntézy u pšenice se snižovala v různé míře v závislosti od varianty, největší efekt byl zejména při středním a silném stresu.

Z výsledků práce je zřejmé, že genotyp měl vliv na rychlost fotosyntézy. Tak novošlechtění V1 mělo v průměru nižší rychlost fotosyntézy oproti Bohemii a V2. Genotyp V2 měl neprůkazně vyšší průměrné hodnoty rychlosti fotosyntézy než Bohemia. Výše uvedené závěry dále potvrzují práce Logginiho a kol. (1999) a Kocona (2006), kteří se zabývali rozdíly v rychlosti fotosyntézy u rostlin kukuřice a pšenice.

7 Závěr

U třech genotypů juvenilních rostlin pšenice seté (*Triticum aestivum L.*) byl sledován vliv krátkodobého vodního deficitu na vybrané fyziologické charakteristiky. Ze získaných výsledků byly potvrzené následující hypotézy:

- Fyziologické reakce rostlin jsou ovlivněny genotypem.

V rámci lineární regresní analýzy bylo prokázáno, že genotyp měl statisticky průkazný vliv na rychlost transpirace, rychlost fotosyntézy, na obsah celkového chlorofylu a na obsah karotenoidů.

1. Nejvyšší množství celkového chlorofylu a karotenoidů měl genotyp V1, na druhém místě byl genotyp V2 a na třetím genotyp Bohemia.
2. Genotyp V2 měl v průměru průkazně větší rychlost transpirace a fotosyntézy oproti ostatním genotypům.

- Vodní deficit ovlivňuje fyziologické reakce juvenilních rostlin pšenice

V rámci lineární regresní analýzy bylo prokázáno, že vodní deficit měl statisticky průkazný vliv na rychlost transpirace, rychlost fotosyntézy, osmotický potenciál a celkový obsah chlorofylu.

1. Rychlost transpirace byla průkazně nižší v podmínkách stresu S1.
2. Rychlost fotosyntézy byla průkazně nižší ve všech variantách stresu. Nejsilnější vliv měl design stresu S1 a S3. Podmínky varianty S2 měly slabší, ale stále průkazný vliv na rychlost fotosyntézy.
3. Osmotický potenciál byl průkazně nižší ve všech variantech stresu. Nejsilnější vliv měl design stresu S2, potom S1 a nejslabší S3.
4. Obsah celkového chlorofylu byl průkazně nižší v podmínkách stresu S1 a S2.

- Existují genotypové rozdíly na působení vodního deficitu

1. Rostliny genotypů Bohemia a V2 reagovaly na stresové podmínky S2 a S3 zvýšením rychlosti transpirace, zatímco u genotypu V1 rychlost transpirace se snižovala.
2. Rostliny genotypů Bohemia a V2 reagovaly na stresové podmínky S1, S2 a S3 zvýšením rychlosti fotosyntézy, zatímco u genotypu V1 rychlost fotosyntézy zůstala beze změny nebo mírně klesala.
3. Rostliny genotypů V1 a V2 reagovaly na stresové podmínky S1 průkazným zvýšením obsahu karotenoidů oproti ostatním variantám, zatímco u genotypu Bohemia byl obdobný průkazný nárůst nalezen u rostlin z varianty S2.

8 Literatura

8.1 Literární zdroje

- Acevedo E, Fereres E, Hsiao TC, Henderson DW. 1979. Diurnal growth trends, water potential, and osmotic adjustment of maize and sorghum leaves in the field. *Plant Physiology* **64(3)**: 476-480.
- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M. 1998. Crop evapotranspiration. Guidelines for computing crop water requirements. FAO Irrigation and Drainage Paper **56**: 290.
- Ashraf M, Harris P. 2005. Abiotic stresses. *Plant Resistance Through Breeding and Molecular Approaches*.
- Atwell B, Kriedeman P, Turnbull C. 1999. *Plants in action*. South Yarra: MacMillan Publishers Australia.
- Azri W, Cosette P, Guillou C, Rabhi M, Nasr Z, Mliki A. 2020. Physiological and proteomic responses to drought stress in leaves of two wild grapevines (*Vitis sylvestris*): a comparative study. *Plant Growth Regulation* **91**:37–52.
- Balouchi HR. 2010. Screening wheat parents of mapping population for heat and drought tolerance, detection of wheat genetic variation. *Int. J. Biol. Life Sci* **6(1)**.
- Benlaribi M, Monneveux P, Grignac P. 1990. Etude des caractères d'enracinement et de leur rôle dans l'adaptation au déficit hydrique chez le blé dur. *Agron* **10**: 305–322.
- Betrán FJ, Ribaut JM, Beck D, Gonzalez de León D. 2003. Genetic diversity, specific combining ability, and heterosis in tropical maize under stress and nonstress environments. *Crop Science* **43(3)**: 797-806.
- Bhattacharjee S, Saha AK. 2014. *Plant Water-Stress Response Mechanisms*. 149-172 in *Approaches to Plant Stress and their Management*. Springer India, New Delhi.
- Bláha L. 2003. *Rostlina a stres*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.
- Blum A, Sinmena B, Mayer J, Golan G, Shpiler L. 1994. Stem reserve mobilisation supports wheat-grain filling under heat stress. *Functional Plant Biology* **21(6)**: 771-781.
- Blum A, Zhang JX, Nguyen HT. 1999. Consistent differences among wheat cultivars in osmotic adjustment and their relationship to plant production. *Field Crops Research* **64**: 287-291.
- Blum A. 1985. Photosynthesis and transpiration in leaves and ears of wheat and barley varieties. *Journal of experimental botany* **36(3)**: 432-440.
- Blum A. 1988. Improving wheat grain filing under stress by stem reserve mobilisation. *Euphytica* **100**: 77 – 83.
- Blum A. 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research* **56(11)**: 1159-1168.

- Bondada BR, Oosterhuis DM. 2001. Canopy photosynthesis, specific leaf weight, and yield components of cotton under varying nitrogen supply. *J. Plant Nutr.* **24**: 469–477.
- Boyer J. 1970. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant physiology* **46(2)**: 233-235.
- Boyer JS. 1982. Plant productivity and environment. *Science* **218(4571)**: 443-448.
- Brázdil R, Trnka M, Dobrovolný P, Chromá K, Hlavinka P, Žalud Z. 2009. Variability of droughts in the Czech Republic 1881–2006. *Theoretical and Applied Climatology* **97**: 297–315.
- Brázdil R, Trnka M, Řezníčková L, Balek J, Bartošová L, Bičík I, Žalud Z. 2015. Sucho v českých zemích: minulost, současnost a budoucnost. Centrum výzkumu globální změny Akademie věd České republiky, Brno.
- Brestič M, Olšovská K, 2005. Funkcia chemickej a hydraulickéj signalizácie o vodnom strese pri hodnotení suchovzdornosti juvenilných rastlín. Slovenská poľnohospodárska univerzita Nitra.
- Burt C, Hollins TW, Nicholson P. 2011. Identification of QTL conferring seedling and adult plant resistance to eyspot on chromosome 5A of Cappelle Desprez. *Theoretical and Applied Genetics* **122**: 119-128.
- Campos H, Cooper M, Habben JE, Edmeades GO, Schussler JR. 2004. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. *Field crops research* **90(1)**: 19-34.
- Cassells AC, Curry RF. 2001. Oxidative stress and physiological, epigenetic and genetic variability in plant tissue culture: implications for micropropagators and genetic engineers. *Plant Cell Tissue Organ. Cult.* **64**: 145–167.
- Cohen I, Zandalinas SI, Huck C, Fritschi FB, Mittler R. 2020. Metaanalysis of drought and heat stress combination impact on crop yield and yield components. *Physiologia Plantarum* **171(1)**: 66-76.
- Da Silva JV, Naylor AW, Kramer PJ. 1974. Some ultrastructural and enzymatic effects of water stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **71(8)**: 3243-3247.
- Dai A. 2011. Drought under global warming: a review. *WIREs Climate Change* **2**: 45–65.
- Delcour AJ, Hosene RC. 2010. Principles of cereal science and technology. 3rd ed. AACC International, St.Paul.
- Dobrovolskaya O, Arbusova VS, Lohwasser U, Roder MS., Börner A. 2006. Microsatellite mapping of complementary genes for purple grain colour in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* **150(3)**: 355-363.
- Dobrovolskaya OB, Martinek P, Voylokov AV, Korzun V, Röder MS, Börner A. 2009. Microsatellite mapping of genes that determine super numerary spikelets in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*). *Theoretical and Applied Genetics* **119**: 867-874.

- Dobrovolskaya OB, Pont C, Sibout R, Martinek P, Badeva E, Mura F, Chosson A, Watanabe N, Prat E, Gautier N, Gautier V, Poncet Ch, Orlov YuL, Krasnikov A, Berges H, Salina E, Laikova LI, Salse J. 2015. FRIZZY PANICLE drives supernumerary spikelets in bread wheat. *Plant Physiol* **167**: 189-199.
- Dostál J. 1989. Nová květena ČSSR. Academia, Praha.
- Drought Stress in Plants: A Review on Morphological Characteristics and Pigments Composition. *International Journal of Agriculture and Biology* **11(1)**: 100–105.
- Dubrovský M, Hayes M, Duce P, Trnka M, Svoboda M, Zara P. 2014. Multi-GCM projections of future drought and climate variability indicators for the Mediterranean region. *Regional Environmental Change* **14**: 1907–1919.
- Eckardt NA. 2010. Evolution of domesticated bread wheat. *Plant Cell* **22**: 993.
- Ehlers W, Goss M. 2016. Water dynamics in plant production, 2nd Edition. CABI, Boston.
- Eitzinger J, Trnka M, Semerádová D, Thaler S, Svobodová E, Hlavinka P, Žalud Z. 2013. Regional climate change impacts on agricultural crop production in Central and Eastern Europe—hotspots, regional differences and common trends. *The Journal of Agricultural Science* **151(6)**: 787-812.
- El Sabagh A, Hossain A, Barutcular C, Islam MS, Awan SI, Galal A, Iqbal MA, Sytar O, Yildirim M, Meena RS, Fahad S, Najeeb U, Konuskan O, Habib RA, Llanes A, Hussain S, Farooq M, Hasanuzzaman M, Abdelaal KH, Hafez Y, Cig F, Saneoka H. 2019. Wheat (*Triticum aestivum* L.) production under drought and heat stress—adverse effects, mechanisms and mitigation: a review. *Appl Ecol Environ Res* **17**:8307–8332.
- Fellows RJ, Boyer JS. 1978. Altered ultrastructure of cells of sunflower leaves having low water potentials. *Protoplasma* **93(4)**: 381-395.
- Fischer RA. 1979. Growth and water limitation to dryland wheat yield in Australia: a physiological framework. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* **45**: 83–94.
- Flaksberger CA, Rozhevits RJ, Wulf EV, Vavilov NI. 1935. Flora of cultivated plants: Cereals, wheat. State agricultural publishing company, Moscow & Leningrad.
- Flexas J, Medrano H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of botany* **89(2)**: 183–189.
- Foulkes MJ, Slafer GA, Davies WJ, Berry PM, Sylvester-Bradley R, Martre P, Calderini DF, Griffiths S, Reynolds MP. 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *Journal of Experimental Botany* **62**: 469–486.
- Gabrovská D, Hálová I, Chrpová D, Ouhrabková J, Sluková M, Vavreinová S, Faměra O, Kohout P, Pánek J, Skřivan P. 2015. Obiloviny v lidské výživě: Stručné shrnutí poznatků se zvýšeným zaměřením na problematiku lepku. Publikace České technologické platformy pro potraviny. Praha.

- Gaspar T, Franck T, Bisbis B, Kevers C, Jouve L, Hausman JF, Dommes J. 2002. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant growth regulation* **37**: 263-285.
- Gibson L, Benson G. 2002. Origin, History, and Uses of Oat (*Avena sativa*) and Wheat (*Triticum aestivum*). Iowa State University: Department of Agronomy, Ames.
- Gloser J, Prášil I. 1998. Fyziologie stresu. Procházka S. a kol: Fyziologie rostlin. Academia, Praha.
- Goncharov NP, Kondratenko EJ. 2008. Wheat origin, domestication and evolution. *Vestník VOGiS* 1/2: 159-179.
- Grzesiak MT, Rzepka A, Hura T, Hura K, Skoczowski A. 2007. Changes in response to drought stress of triticale and maize genotypes differing in drought tolerance. *Photosynthetica* **45(2)**: 280-287.
- Gummuluru S, Hobbs SA, Jana S. 1989. Physiological responses of drought tolerant and drought susceptible durum wheat genotypes. *Photosynthetica (Praha)* **23(4)**: 479-485.
- Gupta NK, Gupta S, Kumar A. 2001. Effect of waterstress on physiological attributes and their relationship with growth and yield of wheat cultivars at different stages. *J. Agron. Crop Sci.* **186**: 55–62.
- Haberle J, Trčková M, Růžek P. 2008. Příčiny nepříznivého působení sucha a dalších abiotických faktorů na příjem a využití živin obilninami a možnosti jeho omezení. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.
- Haghverdi A, Najarchi M, Öztürk HS, Durner W. 2020. Studying unimodal, bimodal, PDI and bimodal-PDI variants of multiple soil water retention models: I. direct model fit using the extended evaporation and dewpoint methods. *Water* **12(3)**: 900.
- Hájková L. 2012. Atlas fenologických poměrů Česka: Atlas of the phenological conditions in Czechia. 1. vyd. Český hydrometeorologický ústav, Praha.
- Hanišová A, Knytl V, Haniš M, Horčíčka P, Klíčová J. 1997. Breeding for resistance to mildew and rusts in wheat. Pages 119-124 in *Protection of cereals crops against harmful organisms*. Kroměříž.
- Hanzalová A. 2020. Rzi na pšenici a jejich šíření v České republice i v Evropě. Page 11 in *Šlechtitelský seminář: Pšenice 2020*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.
- Heim RR. 2002. A review of twentieth-century drought indices used in the United States. *Bulletin of the American Meteorological Society* **83**: 1149–1165.
- Hejtnák V, Pulkrábek J, Šafránková I, Stuchlíková K, Otáhal V. 2004. Water stress in production process of sugar beet and regulatory role of abscisic acid. *Listy cukrovarnické a řepařské* **120 (7-8)**: 216-219.
- Hirayama T, Shinozaki K. 2010. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: past, present and future. *The Plant Journal* **61**:1041–1052.

- Hlavinka P, Trnka M, Semerádová D, Dubrovský M, Žalud Z, Možný, M. (2009): Effect of drought on yield variability of key crops in Czech Republic. *Agricultural and Forest Meteorology* **149**: 431–442.
- Hnilička F, Hniličková H, Holá D, Kočová M, Rothová O. 2008. Vliv sucha na rychlost fotosyntézy a transpirace juvenilních rostlin kukuřice. In: Sb. z konf. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin. ČZU, VÚRV. Praha.
- Hnilička F, Hniličková H. 2016. Obecná koncepce stresu. Pages 1-27 in *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresory*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Hnilička F, Martinek P, Hniličková H. 2020. Zvyšování výnosu pšenice a hodnocení bilance energie s využitím spalné kalorimetrie. *Obilnářské listy* **2**: 38-42.
- Holá D, Benešová M, Honnerová J, Hnilička F, Rothová O, Kočová M, Hniličková H. 2010. The evaluation of photosynthetic parameters in maize inbred lines subjected to water deficiency: Can these parameters be used for the prediction of performance of hybrid progeny? *Photosynthetica* **48**:545–558.
- Holubec V. 2016. Stres a adaptace rostlin v přírodních podmínkách. Pages 39 - 58 in *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresory*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Hong MJ, Kim DY, Nam BM, Ahn JW, Kwon SJ, Seo YW, Kim JB. 2019. Characterization of novel mutants of hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) with various depths of purple grain color and antioxidant capacity. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **99(1)**: 55-63.
- Horčíčka P, Veškrna O, Bláha T. 2016. Výnos a tvorba výnosů pšenice. Pages 4-8 in *Šlechtitelský seminář: Pšenice 2016*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.
- Horčíčka P. 2008. Možnosti šlechtění pšenice. Pages 46-50 in Hosnedl V, Doležel J, Chloupek O, Hořčíčka P, editors. *Pšenice – od genomu po rohlík: aktuální poznatky doktorandů získané ve výzkumných laboratořích a na pokusných pozemcích*. Kurent, České Budějovice.
- Hurd EA. 1976. Plant breeding for drought resistance. In: T.T. Kozlowski, *Water Deficits and Plant Growth*. Vol. 4, Soil and Water Measurements, Plant Response, and Breeding for Drought Resistance. Academic Press, New York.
- Hussein HAA, Alshammari SO, Kenawy SK, Elkady FM, Badawy AA. 2022. Grain-priming with L-arginine improves the growth performance of wheat (*Triticum aestivum* L.) plants under drought stress. *Plants* **11(9)**: 1219.
- Chandrasekar VK, Sairam R, Srivastava GC. 2000. Physiological and Biochemical Responses of Hexaploid and Tetraploid Wheat to Drought Stress. *Journal of Agronomy and Crop Science* **185**: 219-227.
- Changhai S, Baodi D, Yunzhou Q, Yuxin L, Lei S, Mengyu L, Haipei L. 2010. Physiological regulation of high transpiration efficiency in winter wheat under drought conditions. *Plant, Soil and Environment* **56(7)**: 340-347.

- Chen YE, Liu WJ, Su YQ, Cui JM, Zhang ZW, Yuan M, Zhang HY, Yuan S. 2016. Different response of photosystem II to short and long-term drought stress in *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plant.* **158**: 225–235.
- Chrprová J, Palicová J, Kozová J, Trávníčková. 2020. Šlechtění na rezistenci k fuzarióze klasu je stále výzvou. Pages 9-10 in Šlechtitelský seminář: Pšenice 2020. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.
- Ismail AM, Hall AE. 1999. Reproductive-stage heat tolerance, leaf membrane thermostability and plant morphology in cowpea. *Crop Science* **39(6)**: 1762-1768.
- Jackson RB, Pockman WT, Hoffmann WA, Bleby TM, Armas C. 2007. Structure and function of root systems. Pages 151-174 In *Functional plant ecology*. CRC Press.
- Jaleel CA, Gopi R, Manivannan P, Gomathinayagam M, Sridharan R, Panneerselvam R. 2008. Antioxidant potential and indole alkaloid profile variations with water deficits along different parts of two varieties of *Catharanthus roseus*. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* **62(2)**: 312-318.
- Jaleel CA, Manivannan P, Wahid A, Farooq M, Al-Juburi HJ, Somasundaram R, Vam RP. 2009.
- Jenks M, Hasegawa P. 2005. *Plant abiotic stress*. Victoria, Blackwell Publishing.
- Jiang T, Dou Z, Liu J, Gao Y, Malone RW, Chen S, Feng H, Yu Q, Xue G, He J. 2020. Simulating the influences of soil water stress on leaf expansion and senescence of winter wheat. *Agricultural and Forest Meteorology* **291**: 108061.
- Jones AM. 2015. A new look at stress: abscisic acid patterns and dynamics at high- resolution. *New Phytologist*. **1**: 210.
- Jones HG, Flowers TJ, Jones MB. 2008. *Plants under stress: Biochemistry, physiology and ecology and their application to plant improvement*. Cambridge university press, Cambridge.
- Jones HG. 2007. Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. *Journal of experimental botany* **58(2)**: 119-130.
- Kalus J. 1948. *Pěstování obilovin*. Mílotický Hospodář, Mílotice nad Bečvou.
- Kent NL. 1994. *Kent's Technology of Cereals: An introduction for students of food science and agriculture*. Elsevier.
- Khaleghi A, Naderi R, Brunetti C, Maserti BE, Salami SA, Babalar M. 2019. Morphological, physiochemical and antioxidant responses of *Maclura pomifera* to drought stress. *Sci. Rep.* **9**: 19250.
- Khlestkina EK, Pestsova EG, Roder MS, Borner A. 2002. Molecular mapping, phenotypic expression and geographical distribution of genes determining anthocyanin 54 pigmentation of coleoptiles in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* **104**: 632–637.

- Khlestkina EK. 2013. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Research Communications, List of Issues* **41**: 1-14.
- Kiani SP, Maury P, Sarrafi A, Grieu P. 2008. QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Plant science* **175(4)**: 565-573.
- Killi D, Haworth M. 2017. Diffusive and metabolic constraints to photosynthesis in quinoa during drought and salt stress. *Plants* **6**: 49.
- Kislev ME. 1984. Emergence of wheat agriculture. *Paléorient* 10(2): 61-70.
- Klimešová J, Holková L, Středa T. 2016. Stres suchem a jeho vliv na projevy rostlin. Pages 119-147 in *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresory*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Kocon A. 2006. Efektywność fotosyntetyczna pszenicy w warunkach stresu wodnego. *Nawozy i Nawożenie* **8(1)**.
- Kosová K, Vítámvás P, Prášil IT, Renaut J. 2011. Plant proteome changes under abiotic stress—contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *Journal of proteomics* **74(8)**: 1301–1322.
- Kraus TE, McKersie BD, Fletcher RA. 1995. Paclobutrazol-induced tolerance of wheat leaves to paraquat may involve increased antioxidant enzyme activity. *Journal of Plant Physiology* **145(4)**: 570-576.
- Kůdela V, Ackermann P, Prášil IT, Rod J, Veverka K. 2013. Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění. *Academia, Praha*.
- Kumar J, Beoni E, Bartáková P, Jarošová J, Slavíková L, Červená Z. 2016. Virové choroby u pšenice. Pages 30-31 in *Šlechtitelský seminář: Pšenice 2016*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.
- Kupcov AI. 1975. *Vvedenie v geografiju kul'turnyh rastenij*. Nauka, Moskva.
- Lachman J, Martinek P, Kotíková Z, Orsák M, Šulc M. 2017. Genetics and chemistry of pigments in wheat grain—A review. *Journal of Cereal Science* **74**: 145-154.
- Langridge P, Reynolds M. 2021. Breeding for drought and heat tolerance in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* **134**: 1753–1769.
- Larcher W. 1987. Stress bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74(4): 158-167.
- Larcher W. 2001. *Ökophysiologie der Pflanzen*. Eugen Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- Larcher W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. Correct. print. of the 5. ed. Springer-Verlag, Berlin.
- Lee DK, Jung H, Jang G, Jeong JS, Kim YS, Ha SH, Do Choi Y, Kim JK. 2016. Overexpression of the OsERF71 transcription factor alters rice root structure and drought resistance. *Plant Physiol.* **172**: 575–588.

- Leišová-Svobodová L, Chrpová J, Hermuth J, Dotlačil L. 2020. Quo vadis československé šlechtění pšenice. Pages 3-4 in Šlechtitelský seminář: Pšenice 2020. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.
- Levitt J. 1972. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.
- Levitt J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses: water, radiation, salt and other stresses. Academic Press, London.
- Li D, Wang P, Luo Y, Zhao M, Chen F. 2017. Health benefits of anthocyanins and molecular mechanisms: Update from recent decade. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* **57(8)**: 1729–1741.
- Li Y, Li H, Li Y, Zhang S. 2017. Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *The Crop Journal* **5(3)**: 231-239.
- Lipiec J, Doussan C, Nosalewicz A, Kondracka K. 2013. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *International Agrophysics* **27(4)**.
- Lisar SY, Motafakkerazad R, Hossain MM, Rahman IM. 2012. Causes, effects and responses. *Water stress* **25(1)**: 33.
- Liu M, Qi H, Zhang ZP, Song ZW, Kou TJ, Zhang WJ, Yu JL. 2012. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence to drought stress in two maize cultivars. *Africal Journal of Agricultural Research* **7(34)**: 4751-4760.
- Lloyd-Hughes B. 2013. The impracticality of a universal drought definition. *Theoretical and Applied Climatology* **117**: 607–611.
- Loggini B, Scartazza A, Brugnoli E, Navari-Izzo F. 1999. Antioxidative defense system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiology* **119(3)**: 1091-1100.
- Long SP, Ort DR. 2010. More than taking the heat: crops and global change. *Current opinion in plant biology* **13(3)**: 240-247.
- Lukaszewski A. 2017. A set of new 1RS translocations from wheat cv. Amigo in a uniform genetic background. *Euphytica* **213(9)**: 214.
- Martínek P, Eliášová M, Paznocht L, Orsák M, Mrkvicová E, Trávníčková M, Bezdíčková A. 2019. Barevné látky a další antioxidanty v zrně pšenice. *Úroda* **10**: 30-35.
- Martínek P, Polišenská I. 2018. Barevné látky mohou ovlivňovat adaptaci pšenice ke stresu. *Obilnářské listy* **3-4**: 56-58.
- Martínek P. 2018. Genové zdroje pšenice. Pages 8-12 in Šlechtitelský seminář: Pšenice 2018. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.
- Maxwell K & Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescence – a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**: 659–668.

- Melo HFD, Souza ERD, Cunha JC. 2017. Fluorescence of chlorophyll a and photosynthetic pigments in *Atriplex nummularia* under abiotic stresses. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* **21**: 232–237.
- Mishra AK, Singh VP. 2010. A review of drought concepts. *Journal of Hydrology* **391**: 202–216.
- Mittler R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in plant science* **11**(1): 15–19.
- Moazzami AL, Lampi AM, Karnal-Eldin A. 2011. Bioactive lipids in cereals and cereal products. Pages 229-249 in Tokusoglu O, Hall C, editors. *Fruit and cereal bioactives: Sources, chemistry, and applications*. CRC Press, Boca Raton.
- Mosa KA, Ismail A, Helmy M. 2017. *Plant stress tolerance: an integrated omics approach*. Springer International Publishing.
- Munns R. 1988. Why measure Osmotic Adjustment. *Australian Journal of Plant Physiology* **15**: 717-726.
- Mwadingeni L, Shimelis H, Dube E, Laing MD, Tsilo T J. 2016. Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies. *Journal of Integrative Agriculture* **15**(5): 935-943.
- Nátr L. 2000. *Koncentrace CO₂ a rostliny (CO₂ concentration and plants)*. ISV publishing house, Praha.
- Naumann JC, Young DR, Anderson JE. 2007. Linking leaf chlorophyll fluorescence properties to physiological responses for detection of salt and drought stress in coastal plant species. *Physiologia plantarum* **131**(3): 422–433.
- Nejadalmoradi HAVVA, Nasibi FATEMEH, Kalantari KM, Zanganeh ROYA. 2014. Effect of seed priming with L-arginine and sodium nitroprusside on some physiological parameters and antioxidant enzymes of sunflower plants exposed to salt stress. *Agric Commun* **2**(1): 23–30.
- Nelissen H, Sun XH, Rymen B, Jikumaru Y, Kojima M, Takebayashi Y, Abbeloos R, Demuyneck K, Storme V, Vuylsteke M. 2018. The reduction in maize leaf growth under mild drought affects the transition between cell division and cell expansion and cannot be restored by elevated gibberellic acid levels. *Plant Biotechnol.* **16**: 615–627.
- Nicolas ME, Lambers H, Simpson RJ, Dalling MJ. 1985. Effect of drought on metabolism and partitioning of carbon in two wheat varieties differing in drought-tolerance. *Ann. Bot.* **55**: 727–742.
- Nilsen ET, Orcutt DM. 1996. *Physiology of plants under stress. Abiotic factors*. John Wiley and Sons, New York.
- Orcutt DM, Nilsen ET. 2000. *Physiology of plants under stress: Soil and biotic factors (Vol. 2)*. John Wiley & Sons.

- Ottman MJ, Kimball BA, White JW, Wall GW. 2012. Wheat growth response to increased temperature from varied planting dates and supplemental infrared heating. *Agronomy Journal* **104(1)**: 7–16.
- Paknejad F, Nasri M, Moghadam HRT, Zahedi H, Alahmadi MJ. 2007. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. *Journal of Biological Sciences* **7(6)**: 841-847.
- Parry MA, Andralojc PJ, Khan S, Lea PJ, Keys AJ. 2002. Rubisco activity: Effects of drought stress. *Ann Bot.* **89**: 833–839.
- Parvaiz A. 2012. Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change. Springer, India.
- Pavlová L. 2005. Fyziologie rostlin. Karolinum, Praha.
- Paznocht L, Kotíková Z, Orsák M, Lachman J, Martinek P. 2019. Carotenoid changes of colored grain wheat flours during bun making. *Food chemistry* **277**: 725-734.
- Penka M. 1985. Transpirace a spotřeba vody rostlinami. Academia. Praha.
- Pennypacker BW, Leath KL, Stout WL, Hill RR. 1990. Technique for simulating field drought stress in greenhouse. *Agron. J.* **82**: 951-957.
- Popko M, Michalak I, Wilk R, Gramza M, Chojnacka K, Górecki H. 2018. Effect of the new plant growth biostimulants based on amino acids on yield and grain quality of winter wheat. *Molecules* **23(2)**: 470.
- Porra R, Thompson W, Kriedemann P. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: Verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochim. Biophys. Acta (BBA)-Bioenerg* **975**: 384–394.
- Potopová V, Štěpánek P, Možný M, Türkott L, Soukup J. 2015. Performance of the standardised precipitation evapotranspiration index at various lags for agricultural drought risk assessment in the Czech Republic. *Agricultural and Forest Meteorology* **202**: 26–38.
- Prášil T, Musilová J, Kosová K, Vítámvás P, Martinek P. 2018. Sucho a reakce pšenice. *Agromanual* **6**: 113-115.
- Příhoda J, Skřivan P, Hrušková M. 2004. Cereální chemie a technologie I: cereální chemie, mlýnská technologie, technologie výroby těstovin. Vysoká škola chemickotechnologická v Praze, Praha.
- Quarrie SA, Jones HG. 1979. Genotypic variation in leaf water potential, stomatal conductance and abscisic acid concentration in spring wheat subjected to artificial drought stress. *Annals of Botany*, **44(3)**: 323-332.
- Rascio A, Cedola G, Sorrentino D, Wittmer G. 1988. Pressure volume curves and drought resistance in two wheat genotypes. *Physiol. Plant.* **73**: 122-127.
- Ray LL, Wendt CW, Roark B, Quisenberry JE. 1974. Genetic modification of cotton plants for more efficient water use. *Agric. Meteorol* **14**: 31-38.

- Raza S, Farrukh Saleem M, Mustafa Shah G, Jamil M, Haider Khan I. 2013. Potassium applied under drought improves physiological and nutrient uptake performances of wheat (*Triticum Aestivum* L.). *Journal of soil science and plant nutrition* **13**(1): 175–185.
- Reynolds M, Foulkes J, Firbank R, Griffith's S, King J, Murchie E, Parry M, Slater G. 2012. Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environ* **35**: 1799-1823.
- Roháček K & Barták M. 1999. Technique of the modulated chlorophyll fluorescence: basic concepts, useful parameters, and some applications. *Photosynthetica* **37**:339–363.
- Roháček K. 2002. Chlorophyll Fluorescence Parameters: The Definitions, Photosynthetic Meaning, and Mutual Relationships. *Photosynthetica* **40**: 13–29.
- Rueda M, Godoy O, Hawkins BA. 2017. Spatial and evolutionary parallelism between shade and drought tolerance explains the distributions of conifers in the conterminous United States. *Global Ecol. Biogeogr.* **26**: 31–42.
- Sairam RK, Deshmukh PS, Shukla DS. 1997. Tolerance of drought and temperature stress in relation to increased antioxidant enzyme activity in wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* **178**(3): 171-178.
- Sayar R, Khemira H, Kameli A, Mosbahi M. 2008. Physiological tests as predictive appreciation for drought tolerance in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Agronomy research* **6**(1): 79-90.
- Sayed OH. 2003. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research. *Photosynthetica* **41**(3): 321-330.
- Sekhon HS, Singh G, Sharma P, Bains TS. 2010. Water use efficiency under stress environments. *Climate change and management of cool season grain legume crops*: 207-227.
- Serna-Saldívar SO. 2010. *Cereal grains: properties, processing, and nutritional attributes*. CRC Press, Boca Raton.
- Shabala SN, Lew RR. 2002. Turgor regulation in osmotically stressed *Arabidopsis* epidermal root cells. Direct support for the role of inorganic ion uptake as revealed by concurrent flux and cell turgor measurements. *Plant physiology* **129**(1): 290-299.
- Shoeva OY, Gordeeva EI, Arbuzova VS, Khlestkina EK. 2017. Anthocyanins participate in protection of wheat seedlings from osmotic stress. *Cereal Research Communications* **45**(1): 1-10.
- Shpaar D. 2008. *Cereals (Cultivation, harvesting, refinement and use)*. DLV AGRODELO, Moscow.
- Schmidt JW. 1983. Drought resistance and wheat breeding. *Agric. Water Manage* **7**: 181-194.
- Siddique, M. R. B., Hamid, A. I. M. S., & Islam, M. S. (2000). Drought stress effects on water relations of wheat. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* **41**.
- Sihna RK. 2003. *Modern Plant Physiology*. Narosa Publishing House.

- Silva JVD. 1974. Some Ultrastructural and Enzymatic Effects of Water Stress in Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) Leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **71(8)**: 3243-3247.
- Singh TN, Paleg LG, Aspinall D. 1973. Stress metabolism III. Variations in response to water deficit in the barley plant. *Australian Journal of Biological Sciences* **26(1)**: 65-76.
- Situační a výhledová zpráva – Obiloviny. 2013. Ministerstvo zemědělství, Praha.
- Slafer GA, Andrade FH. 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica* **58**: 37-49.
- Slafer GA, Whitechurch EM. 2001. Manipulating wheat development to improve adaptation. *Application of physiology in wheat breeding*: 160-170.
- Spáčilová B, Středová H, Středa T. 2014. Dopady měnícího se klimatu na zemědělskou produkci. Mendelova univerzita v Brně, Brno.
- Spinoni J, Barbosa P, De Jager A, McCormick N, Naumann G, Vogt JV, Magni D, Dario Masante D, Mazzeschi M. 2019. A new global database of meteorological drought events from 1951 to 2016. *Journal of Hydrology: Regional Studies* **22**:100593.
- Sreenivasulu N, Schnurbusch T. 2011. A genetic playground for enhancing grain number in cereals. *Trends in Plant Science* **17**: 91-101.
- Strock CF, Burrige JD, Niemiec MD, Brown KM, Lynch JP. 2021. Root metaxylem and architecture phenotypes integrate to regulate water use under drought stress. *Plant Cell Environ.* **44**: 49–67.
- Šarapatka B. 2010. Agroekologie: východiska pro udržitelné zemědělské hospodaření. Bioinstitut, Olomouc.
- Šašková D. 1993. Trávy a obilí. Artia a. s. & Granit s.r.o., Praha.
- Šivel M, Klejdus B, Kráčmar S, Kubáň V. 2013. Lutein – významný karotenoid ve výživě člověka. *Chemické listy* **107**: 456-463.
- Špaldon E. 1963. Rostlinná výroba 1. 1.vyd. SZN, Praha.
- Tahkokorpi M, Taulavuori K, Laine K, Taulavuori E. 2007. After-effects of drought-related winter stress in previous and current year stems of *Vaccinium myrtillus* L. *Environmental and experimental botany* **61(1)**: 85-93.
- Taiz L, Zeiger E. 2002. *Plant Physiology*, 3rd. Sinauer Associates, Sunderland.
- Tardieu F. 2013. Plant response to environmental conditions: assessing potential production, water demand, and negative effects of water deficit. *Frontiers in physiology* **4**: 17.
- Tatar Ö, Brück H, Asch F. 2016. Photosynthesis and remobilization of dry matter in wheat as affected by progressive drought stress at stem elongation stage. *Journal of agronomy and crop science* **202(4)**: 292-299.

- Thangthong N, Jogloy S, Punjansing T, Kvien CK, Kesmala T, Vorasoot N. 2019. Changes in root anatomy of peanut (*Arachis hypogaea* L.) under different durations of early season drought. *Agronomy* **9**: 215.
- Thomé OW. 1886. *Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz in Wort und Bild für Schule und Haus*. Verlag von Fr. Eugen Köhler, Gera-Untermhaus.
- Tian LX, Li J, Bi WS, Zuo SY, Li LJ, Li WL, Sun L. 2019. Effects of waterlogging stress at different growth stages on the photosynthetic characteristics and grain yield of spring maize (*Zea mays* L.) under field conditions. *Agr. Water Manag.* **218**: 250–258.
- Tian YL, Zheng CY, Chen J, Chen CQ, Deng AX, Song ZW, Zhang BM, Zhang WJ. 2015. Climatic warming increases winter wheat yield but reduces grain nitrogen concentration in East China. *PLoS ONE* **9** (4): e95108.
- Tohidi-Moghadam HR, Shirani-Rad AH, Nour-Mohammadi G, Habibi D, Modarres-Sanavy SAM, Mashhadi-Akbar-Boojar M, Dolatabadian A. 2009. Response of six oilseed rape genotypes to water stress and hydrogel application. *Pesquisa Agropecuária Tropical* **39**(3): 243.
- Tolasz R, Míková T, Valeriánová A, Voženílek V. 2007. *Atlas podnebí Česka. Český hydrometeorologický ústav, Univerzita Palackého v Olomouci, Praha — Olomouc.*
- Trnka M, Brázdil R, Možný M, Štěpánek P, Dobrovolný P, Zahradníček P, Balek J, Semerádová D, Dubrovský M, Hlavinka P, Eitzinger J, Wardlow B, Svoboda M, Hayes M, Žalud Z. 2015. Soil moisture trends in the Czech Republic between 1961 and 2012. *International Journal of Climatology* **35**(13): 3733-3747.
- Trnka M, Dubrovský M, Svoboda M, Semerádová D, Hayes M, Žalud Z, Wilhite D. 2009. Developing a regional drought climatology for the Czech Republic. *International Journal of Climatology* **29**: 863–883.
- Trnka M, Eitzinger J, Semerádová D, Hlavinka P, Balek J, Dubrovský M, Kubu G, Štěpánek P, Thaler S, Možný M, Žalud Z. 2011. Expected changes in agroclimatic conditions in Central Europe. *Climatic Change* **108**: 261–289.
- Trnka M, Kersebaum KC, Eitzinger J, Hayes M, Hlavinka P, Svoboda M, Dubrovský M, Semerádová D, Wardlow B, Pokorný E, Možný M, Wilhite D, Žalud Z. 2013. Consequences of climate change for the soil climate in Central Europe and the central plains of the United States. *Climatic Change* **120**: 405–418.
- Trnka M. 2014. Představení projektu InterSucho aneb proč je sucho aktuální problém. *Vodní hospodářství* **64**: 29–30.
- Tyree MT. 2007. Water relations and hydraulic architecture. Pages 175-212 In *Functional plant ecology*. CRC Press.
- Van Loon AF, Stahl K, Di Baldassarre, G, Clark J, Rangelcroft S, Wanders N, Van Lanen HA. 2016. Drought in a human-modified world: reframing drought definitions, understanding, and analysis approaches. *Hydrology and Earth System Sciences* **20**(9): 3631-3650.

- Vomáčka L, Pospíšilová J. 2003. Rehydration of Sugar Beet Plants after Water Stress: Effect of Cytokinins. *Biologia planetarium* **46**: 57-62
- Wang X, Huang M, Zhou Q, Cai J, Dai TB, Cao WX, Jiang D. 2016. Physiological and proteomic mechanisms of waterlogging priming improves tolerance to waterlogging stress in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Environ. Exp. Bot.* **132**: 175–182.
- Weise MV. 1987. Compendium of wheat disease. 2nd editions. APS, Minnesota.
- Wilhite DA, Glantz MH. 1985. Understanding the drought phenomenon: The role of definitions. *Water International* **10**: 111–120.
- Wu J, Wang J, Hui W, Zhao F, Wang P, Su C, Gong W. 2022. Physiology of Plant Responses to Water Stress and Related Genes: A Review. *Forests* **13(2)**: 324.
- Yang X, Li Y, Chen H, Huang J, Zhang Y, Qi M, Liu Y, Li T. 2020. Photosynthetic response mechanism of soil salinity-induced cross-tolerance to subsequent drought stress in tomato plants. *Plants* **9**: 363.
- Young AJ. 1991. The photoprotective role of carotenoids in higher plants. *Physiologia Plantarum* **83(4)**: 702–708.
- Zeven AC. 1991. Wheats with purple and blue grains: a review. *Euphytica* **56**: 243–258.
- Zhang RQ, Wang XE, Chen PD. 2013. Inheritance and mapping of gene controlling four-rowed spike tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) *Acta Argon* **39**: 29-33.
- Zhao W, Liu L, Shen Q, Yang J, Han X, Tian F, Wu J. 2020. Effects of water stress on photosynthesis, yield, and water use efficiency in winter wheat. *Water* **12(8)**: 2127.
- Zheng GQ, Zhang L, Zheng GB, Zhang YP, Wang J, Hu ZH. 2010. Effects of irrigation amount on leaf structure, photosynthetic physiology, and fruit yield of *Lycium barbarum* in arid area. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao*, **21**: 2806–2813.
- Zimolka J. 2005. Pšenice: pěstování, hodnocení a užití zrna. Profi Press, Praha.
- Žalud Z. 2014. Agroclimatology. Mendelova univerzita, Brno.

8.2 Internetové zdroje

- ADC BioScientific. 2013. LCPro+. ADC BioScientific Ltd. Available from https://www.adc.co.uk/wp-content/uploads/2013/09/LCProSD_8_Page.pdf (accessed March 2023).
- ČSÚ. 2023. Vývoj ploch, hektarových výnosů a sklizní zemědělských plodin. Available from https://vdb.czso.cz/vdbvo2/faces/cs/index.jsf?page=vystup-objekt&pvo=ZEM02G&z=T&f=TABULKA&skupId=386&katalog=30840&pvo=ZEM02G&evo=v1442_!_ZEM02G-celek_1 (accessed March 2023).
- FAOSTAT. 2023. Crop statistics. Available from <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize> (accessed March 2023).

- METER Group. 2023. WP4C Soil Water Potential Lab Instrument. Available from <https://www.metergroup.com/en/meter-environment/products/wp4c-soil-water-potential-lab-instrument> (accessed March 2023).
- OEC. 2023. Wheat. Available from <https://oec.world/en/profile/hs/wheat> (accessed March 2023).
- Opti-Sciences. 2023. OS5p+. Opti-Sciences, Inc. Available from https://www.optisci.com/assets/os5p-_brochure.pdf (accessed March 2023).
- Selgen. 2023. Bohemia. Available from <https://selgen.cz/psenice-ozima/bohemia/> (accessed March 2023).
- U.S. Department of agriculture. 2023. Wheat Explorer. Available from https://ipad.fas.usda.gov/cropexplorer/cropview/commodityView.aspx?cropid=0410000&sel_year=2022&rankby=Production (accessed March 2023).
- ZMP. 2023. CBOT wheat. Available from https://www.zmp.de/en/grains/cbot-wheat_future (accessed March 2023).