

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra chemie**



**Vliv abiotických stresových faktorů na obsah nutričně významných látek v obilovinách**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Silvie Pavlová**

**Obor studia: Zemědělství tropů a subtropů**

**Vedoucí práce: Ing. Luboš Paznocht, Ph.D.**

© 2021 ČZU v Praze



## **Čestné prohlášení**

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

V Praze dne 16. dubna 2021

\_\_\_\_\_

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Luboši Paznochtovi, Ph.D. za veškerou pomoc a trpělivost při zpracování této bakalářské práce. Za podporu a důvěru bych také ráda poděkovala i své rodině a přáteli.

# Vliv abiotických stresových faktorů na obsah nutričně významných látek v obilovinách

## Souhrn

Obiloviny mají zásadní význam pro zajištění globální potravinové bezpečnosti díky svému nutričnímu složení a široké škále využití. Mezi nejčastěji pěstované obilniny patří pšenice, kukuřice, rýže, ječmen a čirok. Obilniny jsou vystaveny širokému spektru environmentálních stresových činitelů, jako jsou sucho, salinita, vysoké teploty nebo znečištění prostředí. Působení stresových faktorů a jejich symptomy závisí na druhu, vývojovém stádiu a vitalitě rostliny. Mezi hlavní příznaky patří například ztráta turgoru listů, vadnutí, nekróza nebo etiolace. Projevy nežádoucích podmínek mohou způsobovat reakce jak na molekulární úrovni, tak i v rámci celé rostliny. Obilniny jsou schopny hromadit různé typy organických a anorganických látek při reakci na stresové faktory, čímž udržují buněčný turgor. Proces akumulace rozpuštěných látek jako jsou prolin, sacharóza a další soluty v cytoplasmě, je nazýván osmotická úprava. Společně s aktivací osmotické stresové odezvy může docházet i k iontové odpovědi na působící stresové činitele. Vlivem nevhodných abiotických podmínek je vývoj rostlin mnohem rychlejší, není tak dostatek času, který je nezbytný pro akumulaci žádoucích živin, jako jsou sacharidy, proteiny a lipidy. Při působení sucha obilniny syntetizují vysoké množství neredukujících disacharidů, které pomáhají chránit nukleové kyseliny a významné buněčné struktury před jejich nevratným poškozením. Tepelný stres snižuje ukládání škrobu v zrnech obilnin a vede tak ke zvýšení obsahu proteinů. Stresové faktory vyvolávají i snížení obsahu lipidů, které jsou nedílnou součástí membránových struktur. Abiotické stresové faktory tak nepříznivě ovlivňují produkci a kvalitu plodin po celém světě. Povědomí o rostoucím dopadu abiotických stresových činitelů na životní prostředí proto vede k celosvětovému úsilí o adaptaci zemědělské produkce těmto nepříznivým podmínkám.

**Klíčová slova:** bílkoviny, kukuřice, mikronutrienty, pšenice, sucho, vysoká teplota

# **The influence of abiotic stress factors on the nutritional important compound content in cereal grains**

## **Summary**

Cereals are essential for ensuring global food security due to their nutritional composition and wide range of uses. The most commonly grown cereals include wheat, corn, rice, barley and sorghum. Cereals are exposed to a wide range of environmental stressors, such as drought, salinity, high temperatures or environmental pollution. The action of stress factors and their symptoms depends on the species, developmental stage and vitality of the plant. The main symptoms include, for example, loss of leaf turgor, wilting, necrosis or etiolation. Demonstration of adverse conditions can cause reactions at the molecular level and within the whole plant. Cereals can accumulate various types of organic and inorganic substances in response to stress factors, thereby maintaining cell turgor. The process of accumulation of solutes such as proline, sucrose and other solutes in the cytoplasm is called osmotic treatment. Along with the activation of the osmotic stress response, an ionic response to the acting stressors can also occur. Due to unsuitable abiotic conditions, plant development is much faster, so there is not enough time to accumulate desirable nutrients such as carbohydrates, proteins and lipids. Drought cause that cereals synthesize high levels of non-reducing disaccharides that help protect nucleic acids and important cellular structures from their irreversible damage. Heat stress reduces the deposition of starch in cereal grains, thus, leads to an increase of protein content. Stress factors also cause a reduction in the content of lipids, which are an integral part of membrane structures. Abiotic stressors thus adversely affect the production and quality of crops around the world. Awareness of the growing impact of abiotic stressors on the environment, therefore, leads to global efforts to adapt agricultural production to these adverse conditions.

**Keywords:** proteins, corn, micronutrients, wheat, drought, high temperature

# Obsah

<b>1 Úvod.....</b>	<b>8</b>
<b>2 Cíl práce .....</b>	<b>9</b>
<b>3 Literární rešerše .....</b>	<b>10</b>
<b>3.1 Charakteristika nejvýznamnějších druhů obilnin .....</b>	<b>10</b>
3.1.1 Pšenice setá ( <i>Triticum aestivum</i> , <i>T. vulgare</i> ).....	11
3.1.2 Žito seté ( <i>Secale cereale</i> ).....	13
3.1.3 Ječmen setý ( <i>Hordeum vulgare</i> ) .....	13
3.1.4 Mezidruhová kříženci – žitovec ( <i>Triticale</i> ) a tritordeum .....	14
3.1.5 Kukuřice setá ( <i>Zea mays</i> ) .....	16
3.1.6 Proso seté ( <i>Panicum miliaceum</i> ).....	17
3.1.7 Čirok zrnový ( <i>Sorghum bicolor</i> ).....	18
3.1.8 Rýže setá ( <i>Oryza sativa</i> ) .....	20
<b>3.2 Abiotické stresové faktory .....</b>	<b>21</b>
3.2.1 Stresový faktor – sucho a vysoké teploty .....	21
3.2.2 Stresový faktor – salinita .....	23
3.2.3 Stresový faktor – znečištění ovzduší, minerální toxicita a deficit .....	24
<b>3.3 Důsledky působení abiotických stresových faktorů na rostliny .....</b>	<b>26</b>
3.3.1 Morfologické změny .....	26
3.3.2 Fyziologické změny .....	27
3.3.3 Biochemické změny .....	29
<b>3.4 Dopad abiotických stresových faktorů na nutriční kvalitu zrna obilnin ..</b>	<b>30</b>
3.4.1 Sacharidy .....	31
3.4.2 Proteiny .....	32
3.4.3 Lipidy .....	34
3.4.4 Minerální látky a vitaminy .....	34
3.4.5 Další sekundární metabolity .....	36
<b>4 Závěr .....</b>	<b>38</b>
<b>5 Seznam literatury .....</b>	<b>39</b>

# 1 Úvod

Bez rostlin by na planetě nebyl lidský ani zvířecí život. Obilniny jsou nedílnou součástí výroby potravin. Od doby prvních sběračů zrn až po současnost byly obiloviny zaměstnanci života. Název cereálie je odvozen od Ceres, starověké římské a řecké bohyně výživy. Potravin z obilovin jsou nejdůležitějšími dodavateli dietní energie po více než 24 století a v příštích letech budou i nadále hlavním zdrojem potravy pro lidstvo. Většina kultur silně souvisí s pěstováním a používáním obilovin; například rýže byla hlavní potravinou asijských civilizací, zatímco čirok a proso byly základem pro populace v Africe a Indii. V Evropě nejstarší a nejmodernější společnosti tradičně závisely na pšenici, žitě a ječmeni. V Novém světě se poté stala zrovna kukuřice nejdůležitější složkou potravy (Serna-Saldivar 2010).

Obiloviny jsou považovány za kvalitní zdroje sacharidů, bílkovin, lipidů a minerálních látek. Během posledních let zásadně vzrostl význam stravovacích návyků a spotřeby celých zrn, a to z důvodu pozitivních účinků na zdraví. Strava založená na celozrnných obilovinách je globálně považována za terapeutickou pro populaci s diabetes mellitus, vysokým cholesterolem a gastrointestinálními problémy (Serna-Saldivar 2010).

Moderní zemědělství se stalo závislé na stále menším počtu odrůd plodin pro intenzivní zemědělské postupy, přičemž dnes je aktivně pěstováno přibližně 150 druhů a méně, než deset poskytuje 80 % našeho kalorického příjmu. Tato praxe směřující k monokultuře vyvolává vážné problémy s bezpečností potravin. Jelikož ztrácíme nebo ignorujeme druhovou rozmanitost, hlavní plodiny, na které se stále více spoléháme, jsou zranitelnými vůči změnám prostředí, včetně abiotických a biotických stresových faktorů. Genetická variace na toleranci vůči stresu je proto v domestikovaných genových fondech, které mají velmi úzký genetický základ, poměrně omezená (Barkla 2016).



## 2 Cíl práce

S použitím dostupné vědecké literatury zpracovat přehled o:

- 1) obilovinách, jež mají zcela zásadní význam pro zajištění globální potravinové bezpečnosti,
- 2) nejčastěji se vyskytujících typech abiotických stresových faktorů vyskytujících se v agroekosystémech (zejména v souvislosti s globálními změnami klimatu),
- 3) vlivu nepříznivých podmínek prostředí na nutriční kvalitu zemědělských produktů.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Charakteristika nejvýznamnějších druhů obilnin

Obilniny podle botanického zařazení patří do čeledi lipnicovité (*Poaceae, Gramineae*), považované za nejrozšířenější a nejdůležitější plodiny. Hlavními charakteristickými znaky jsou stonky s kolénky, ze kterých v horní části vyrůstají listové pochvy s listy. Stéblo je zakončeno klasem nebo latou, které po oplodnění a zrání přinášejí jednoděložné škrobnaté plody (Serna-Saldivar 2010).

Stavba různých obilných zrn se liší, ale i tak mají určité strukturální podobnosti. Zrno je složeno z embrya (zárodku, klíčku), které obsahuje genetický materiál pro novou rostlinu. Zárodek je oddělen štítkem (podílí se na mobilizaci zásob živin během klíčení) od endospermu, jenž je složen z tenkostěnných buněk naplněných škrobovými zrnky. Endosperm je obklopen aleuronovým obalem, tvoří jednu (pšenice, žito, oves, kukuřice a čirok), nebo tři (rýže a ječmen) buněčné vrstvy. Při klíčení zárodek využívá živiny poskytované endospermem až do vývoje zelených listů, které mu umožňují zahájení fotosyntézy. Obal tvoří oplodí (perikarp), obklopeno osemením (testa). Obilka je chráněna pluchou a pluškou, které jsou při sklizni zpravidla odděleny (McKevith 2004).

Obiloviny je možné dělit do dvou skupin, které se liší svými morfologickými a fyziologickými vlastnostmi. První skupina zahrnuje pšenici, žito, ječmen, oves a triticales. Mezi charakteristické znaky patří podélná rýha na spodní straně obilky a tvorba více zárodečných kořenů v době klíčení. Do druhé skupiny patří především kukuřice, proso, čirok a rýže, kdy hlavními znaky je obilka bez rýhy a pouze jeden zárodečný kořen na němž se vytvářejí vedlejší kořínky. Rostliny, u kterých se začnou vytvářet sekundární kořeny (odnožování) postupně přebírají vyživovací funkci a primární potom zanikají. Kukuřice a čirok tvoří i vzdušné (opěrné) kořeny (McKevith 2004).

Výrobky z obilovin jsou hluboce zakořeněny ve stravovací kultuře mnoha zemí. Jsou významným zdrojem energie, bílkovin, vitaminů skupiny B, železa, vápníku, kyseliny fosforečné, zinku, draslíku a hořčíku (Nyström et al. 2008; Shewry 2009; Halford et al. 2015). Ačkoliv všechna obilná zrna obsahují cenné minerální látky, vitaminy a fytochemikálie (definované jako žádoucí rostlinné chemikálie, o nichž se předpokládá, že mají ochranné a preventivní vlastnosti proti chorobám), existují značné rozdíly mezi druhy a genotypy (Halford et al. 2015).

Mechanizace průmyslu a vývoj nových obilovin vhodných pro různé procesy a aplikace umožnily výrobu široké škály vysoce kvalitních potravin s vysokou efektivitou zpracování. Spotřebitel dnes vyžaduje nové potraviny s lepšími nutričními vlastnostmi, které podporují zdraví. Nutraceutické nebo funkční cereální potraviny začínají hrát důležitou roli při vývoji nových produktů (Serna-Saldivar 2010).

Zajištění dostatku potravin má globální význam, zejména v rozvojových zemích (Rosegrant & Cline 2003; Hui-yong & Lübberstendt 2018). Mezi nejfrekventovaněji pěstované plodiny patří kukuřice, rýže, pšenice, sója, ječmen a čirok. Tyto obilniny jsou pěstovány pro své plody na více než 40 % celosvětové plochy orné půdy, představují tak ze všech semenných druhů plodin více než 70 % produkovaných potravin konzumovaných lidskou populací.

Ačkoli se výnos zrna během posledních desetiletí zvýšil, stále dochází, podle FAO (2015) až k 20–40% ztrátám potenciální produkce plodin, kvůli plevelům, škůdcům, chorobám a abiotickým stresovým faktorům (Hui-yong & Lübberstendt 2018). I v hlavních zemích produkujících obilné plodiny má rýže, pšenice a kukuřice stále 10–15% rozdíl ve výnosech oproti možným, skutečným a potenciálním výnosům zrna. Například průměrný výnos kukuřice v USA je 11 t/ha, ale maximální výnosy přesahují 19 t/ha. Výnos kukuřice v Číně má potenciál dramatického zvýšení díky zavedení hybridů, které jsou lépe přizpůsobeny podmínkám hustého výsevu a mechanizaci (Li et al. 2011; Hui-yong & Lübberstendt 2018). Výnosový potenciál je definován jako výnos kultivaru pěstovaného za neomezujících abiotických a biotických podmínek v prostředí, kterému je přizpůsoben. Příčiny rozdílů ve výnosech jsou nevhodné podmínky k růstu, omezený přísun vody a živin nebo vystavení rostlin abiotickým či biotickým faktorům (Hui-yong & Lübberstendt 2018).

Různé rody a druhy jsou přizpůsobeny k produkci ve většině ekosystémů po celém světě. Vyskytují se na všech kontinentech od argentinské Patagonie po Kanadu a od střední hladiny moře až po nejvyšší nadmořské výšky. Některé obilniny jsou vysety v tropických a subtropických oblastech charakterizovaných vysokou teplotou a bohatými srážkami, zatímco jiné se vyskytují v mírných a polopouštních oblastech, jako jsou subsaharské oblasti Afriky. Všechny obilniny jsou považovány za jednoleté rostliny, a proto jsou vhodné k produkci v oblastech, kde jsou vyžadovány rostliny, u kterých probíhá rychlý rozvoj a dozrávání (90–130 dní) (Serna-Saldivar 2010).

### 3.1.1 Pšenice setá (*Triticum aestivum*, *T. vulgare*)

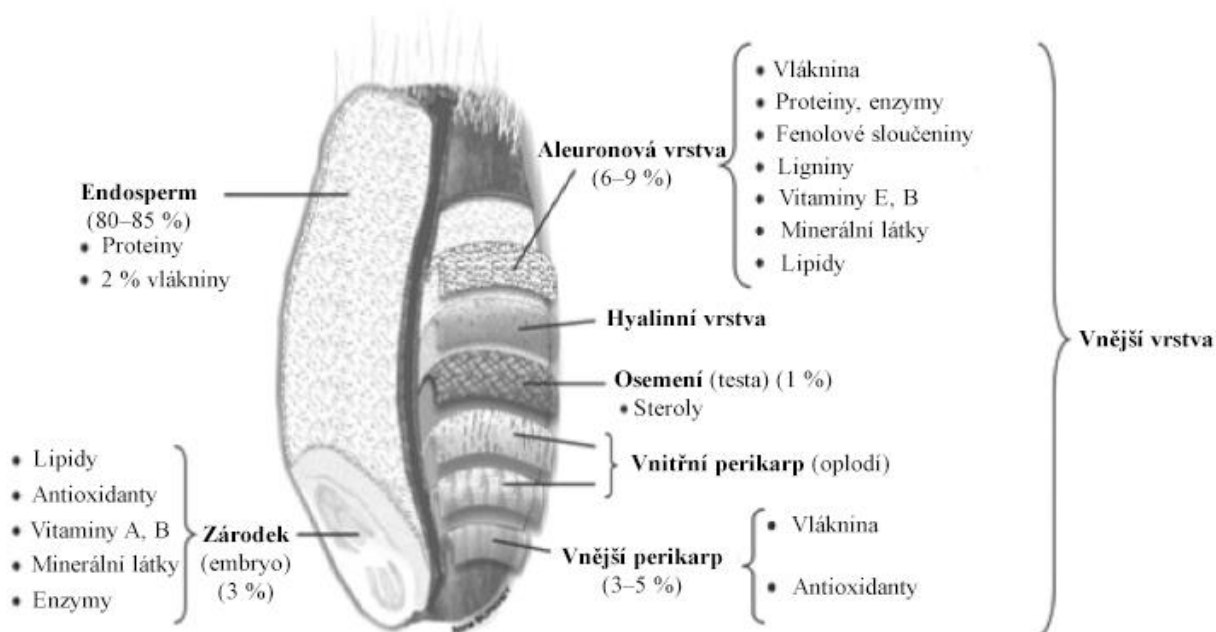
Pšenice byla spolu s ječmenem první domestikovanou plodinou. Stalo se tak zhruba před 10 000 lety na Středním východě, společně tak tvořily základnu pro zemědělství, díky čemuž docházelo k vývoji i západní civilizace. Pšenice je nyní jednou z nejvíce pěstovaných plodin na všech kontinentech a výrazně přispívá k celosvětové potravinové bezpečnosti. Představuje 11 % z celkové produkce plodin a zabírá 16 % obdělávané půdy (Langridge 2017). Globální produkce v sezóně 2018/2019 dosáhla více než 731 milionů tun a pravděpodobně dvě třetiny z toho byly použity pro lidskou potřebu. Odpovídá tomu průměrná celosvětová spotřeba, a to kolem 66 kg na obyvatele/rok (Paznocht et al. 2020). Dva největší globální producenti pšenice na zrno jsou Čína a Indie. Pšenice není jen hlavním zdrojem potravy pro chudé obyvatelstvo, má také velký význam jako potravinářská obchodní komodita v rozvinutém světě s Ruskem, USA, Francií, Kanadou, Německem a Austrálií, které jsou řazeny mezi deset nejefektivnějších světových výrobců pšeničných produktů. Důležitost pšenice pro zabezpečení potravin spočívá nejen v její roli jako stabilní, snadno přepravitelné potraviny, ale také v její nutriční hodnotě a vícečetnému konečnému využití. Pšenice je v potravinářství využívána hlavně k výrobě pečiva, těstovin a dalších rozličných pokrmů. Průmyslové použití je pak hlavně k produkci škrobu, lihu nebo piva (Langridge 2017).

Pšeničné zrno se skládá ze tří částí, otrub (14 %) (vnější vrstva), endospermu (83 %) a klíčku (3 %) (embryo). Distribuce živin přítomných v pšenici je asymetrická, podrobněji znázorněno na Obrázku 1. Endosperm obsahuje dvě složky, aleuronovou a škrobnatou vrstvu. Aleuronová vrstva obklopuje škrobnatý endosperm a obsahuje vysoké hladiny minerálních látek, lipidů a enzymů. Vnitřní vrstva škrobnatého endospermu ukládá energii

(sacharidy a škrob) a je zdrojem proteinů. Periferní buňky endospermu mají v porovnání se střední částí nejnižší obsah škrobu, což má za následek snižování obsahu proteinů a minerálních látek z vnější do střední části endospermu. Protein subaleuronové vrstvy je převážně pro skladování, obsahuje převážně gliadin a glutenin, proteinů tvořících lepek. Zatímco střední část endospermu obsahuje vyšší množství proteinů bez lepku (albumin a globulin) (Inamdar & Sakhare 2019).

Hlavní složkou endospermu je škrob, který představuje 60–70 % sušiny. Obsah bílkovin v suchém zrně je okolo 10 %. Nejběžnějšími bílkovinnými frakcemi jsou albuminy (rozpuštěné ve vodě, díky nízké molekulové hmotnosti), globuliny (rozpuštěné v roztocích solí), gliadiny (rozpuštěné v 70% alkoholu) a gluteniny (z části rozpustné ve zředěných roztocích kyselin). Obě poslední frakce mají vysokou molekulovou hmotnost a tvoří asi 78 % celkového obsahu bílkovin. Přítomnost lipidů v obilce je kolem 1,5 %. Nejvíce zastoupenými mastnými kyselinami jsou, ve vysokém množství kyselina linolová (nenasycený, 18–uhlíkový řetězec, 2 dvojné vazby vyjádřeno C18:2), ale nízká hladina kyseliny palmitové (nasycený, 16–uhlíkový řetězec, 0 dvojných vazeb, vyjádřeno C16:0) a kyseliny olejové (C18:1) (Ashraf 2014). Zastoupení minerálních látek v zrně je 1,5 %, v největším množství je obsažen fosfor (315 mg/100 g) a hořčík (125 mg/100 g), avšak podobně, jako u jiných obilovin je zde nižší zastoupení vápníku (40 mg/100 g), zinku (2,8 mg/100 g) a železa (4 mg/100 g). Nejčastěji zastoupenými vitaminy v obilce jsou riboflavin (0,15 mg/100 g), niacin (1,7 mg/100 g) a thiamin (0,5 mg/100 g) (Rao et al. 2019).

Pšenice je obilovina s optimální teplotou pro růst v rozmezí 12 až 24 °C (Aiqing et al. 2018), přičemž je velmi citlivá na vysoké teploty (> 30 °C) během reprodukční fáze, kdy je nejvíce ovlivněn počet zrn v klasu a suchá hmotnost obilky. Tyto fenotypové účinky jsou způsobeny molekulárními modifikacemi na různých úrovních genové exprese a změnami akumulace metabolitů. Abiotické stresové faktory tak mohou silně omezit výnosový potenciál a ovlivnit kvalitativní charakteristiky zrna (de Leonardis et al. 2015). Tepelný stres vede k mnoha změnám ve fyziologických procesech, jako je snížená fotosyntéza, zvýšená degradace chlorofylu nebo peroxidace lipidů a poškození membrány (Aiqing et al. 2018).



Obrázek 1 Morfologie pšeničného zrna (Mir et al. 2019; upraveno)

### 3.1.2 Žito seté (*Secale cereale*)

Žito je ve srovnání s jinými obilninami výhodnější plodinou, díky produkci nejvyšší úrovně biomasy a snadné integraci do osevních postupů, z důvodu rychlého dozrávání a možnosti dřívějšího založení následující plodiny (Mirsky et al. 2009). Podstatná část světové sklizně žita je využívána v potravinářském průmyslu, zejména k výrobě chleba v zemích střední, severní a východní Evropy. Další z možných využití je výroba piva, kvasu a whisky ve fermentačním průmyslu, nebo lze žito použít jako krmivo pro hospodářská zvířata. Mezi jeho nutriční výhody při nadměrné konzumaci patří, pozitivní účinky na trávení, hypercholesterolemii, obezitu, diabetes mellitus a snižuje riziko srdečních onemocnění (Hansen et al. 2004). Produkce žita je o něco nižší než u kukuřice, pšenice a rýže, v posledních letech se roční produkce zprůměrovaly na 13 miliónů tun, s více než 80 % světové výroby pocházející z Německa, Ruska a Polska. Zbývajících 20 % světové produkce žita pochází z jiných zemí, které mají také chladnější podnebí, a to v kombinaci s nepříznivými půdními podmínkami, které jsou méně vhodné pro jiné druhy obilovin. Protože žito může být pěstováno v chladnějších podmínkách a chudších půdách, není překvapující, že výnosy zrna u žita jsou nižší než u ostatních obilovin (Wrigley 2019).

Hlavními chemickými složkami žitného zrna jsou škrob, vláknina, bílkoviny a minerální látky. Obsah škrobu je omezen hlavně na endosperm, kde je koncentrován mezi 65–75 % sušiny zrna. Jediným nízkomolekulárním sacharidem nalezeným ve značném množství je sacharóza 0,7 %, zatímco byly měřeny nižší obsahy (<0,1 %) glukózy, fruktózy a rafinózy. Zastoupení bílkovin v obilce se pohybuje mezi 9–15 % (Henry & Saini 1989). Obsah lipidů v žitném zrně je 1,6 % (Hansen et al. 2004).

Žito má ve srovnání s pšenicí vyšší odolnost vůči chladnému podnebí a nedostatku vody, obvykle je vysazováno do méně úrodných půd v suchých podmínkách. Výhodou jsou i jeho nízké požadavky na hnojiva a pesticidy (Hansen et al. 2004). Jedná se především o zimní plodinu, která je zaseta na podzim a sklízí se brzy na jaře (Serna-Saldivar 2010).

### 3.1.3 Ječmen setý (*Hordeum vulgare*)

Ječmen patří mezi nejdůležitější obilniny, kultivován do značné míry po celém světě a je zařazen, jako čtvrtá nejvýznamnější obilnina. Patří mezi klíčové potravinářské plodiny pro několik regionů po celém světě, včetně Středního východu, severní Afriky, severní a východní Evropy a Asie (Sharma & Longvah 2019). Dnes je 80–90 % výnosu ječmene, na celém světě, využíváno jako krmivo pro hospodářská zvířata, asi 10 % je určeno na výrobu sladu pro pivo, whisky a jiné alkoholické nápoje, jen velmi malá frakce je přímo konzumována člověkem (2 %) (Punia 2020). Globálně je ječmen pěstován za pšenicí, rýží a kukuřicí, s produkcí 147 milionů tun na ploše 47 milionů hektarů. Regionálně má většinový podíl Evropa (60 %) následovaná Asií (15 %), Amerikou (11 %) a Afrikou (4,5 %) (FAO 2017; Punia 2020). Ječmen je plodina pěstována na jaře a v létě v mírných zeměpisných šířkách. Je odolný vůči chladu a je nejvíce rezistentní vůči suchu a zasoleným půdám (Serna-Saldivar 2010).

Ječmen je považován, díky svým jedinečným a vyváženým nutričním vlastnostem, za velmi výživnou obilovinu. Složení jakýchkoli rostlinných potravin však záleží na několika klíčových faktorech, a těmi jsou podmínky prostředí, složení půdy, úroveň agrotechnologie, genotyp a zásobování živinami. Hlavní složkou ječného zrna je škrob, v zastoupení přibližně 58–64 % s vysokým obsahem amylózy (20–30 %). V zrně jsou přítomny jednoduché sacharidy, i když v poměrně nízkém množství. Monosacharidy, jako jsou glukóza a fruktóza, se nacházejí ve zralém zrně v množství <0,2 %. Mezi disacharidy je nejhojněji obsahově zastoupena sacharóza, a to v 0,8 % s nejvyšší koncentrací v embryu. Proteiny jsou druhou největší složkou obilky (8–15 %) (Duffus & Cochrane 1993), avšak v několika studiích byl nalezen obsah proteinů až 25 % (Ullrich 2002). Lipidy jsou zastoupeny hlavně v endospermu, aleuronové vrstvě a zárodečných částech zrna, jejich obsah je nízký (2–3 %). Nejvyšší podíl představují lipidy nepolární (78 %), následované glykolipidy (8–13 %) a polárními lipidy (14–21 %). Volné mastné kyseliny představují pouze 10 % z celkového množství lipidů, z nichž jsou nejvíce zastoupeny kyselina linolová, palmitová a olejová (Sharma & Longvah 2019). Tokoly jsou mikronutrienty a vitamery vitamínu E (tokotrienoly a tokoferoly), což je velmi důležitý vitamin rozpustný v tucích. Hraje klíčovou roli v lidském zdraví jako antioxidant. Vitaminy B a C (rozpuštěné ve vodě) jsou syntetizovány již během klíčení. Ječmen obsahuje i minerální látky, jejichž zastoupení však závisí na genotypu a zemědělských postupech, jakož i na typech půdy, kde je plodina pěstována. Mezi minerální látky zastoupené v zrně ječmene patří vysoké množství fosforu (3,6 mg/g), dále také draslíku (5,3 mg/g), hořčíku (1,5 mg/g), vápníku (0,52 mg/g) a železa (0,52 mg/g) (Sharma & Longvah 2019).

### 3.1.4 Mezidruhová kříženci – žitovec (*Triticale*) a tritordeum

Tritikale je jedním z rostlinných druhů vytvořených člověkem. Prvně byl záměrně vytvořen roku 1876 křížením pšenice a žita s cílem získat zrna s nejlepšími vlastnostmi těchto obilovin (funkční lepek, lepší agronomické rysy a odolnost vůči škůdcům). Většina v současnosti vypěstovaného tritikale však nespňuje očekávání lepků, a proto je více než 85 % celkové produkce využíváno jako krmivo pro hospodářská zvířata (Serna-Saldivar 2010). Dnes je pěstováno v mnoha zemích. Polsko je největším producentem tritikale na světě. V roce 2018 dosáhla jeho produkce v Polsku necelých 5 milionu tun, zatímco celosvětová produkce byla zhruba 13 milionu tun. Dalšími významnými producenty tritikale jsou Německo (1,9 milionu tun), Francie (1,4 milionu tun) a Bělorusko (1 milion tun) (FAO 2018; Kaszuba et al. 2021).

Mnoho kultivarů zimního hexaploidního tritikale má vysoký výnos a jsou ekologicky lépe adaptovatelné než zimní odrůdy pšenice. Navíc snášejí sucho a vykazují lepší adaptabilitu na kyselé půdy. Zrna tritikale je používáno především jako krmivo, ačkoliv, díky své vysoké nutriční hodnotě a dobré technologické kvalitě je stále populárnější pro lidské potřeby, například při výrobě mouky. Mouka tritikale může být cennou surovinou při výrobě chleba. Mezi faktory omezující jeho široké využití patří vysoká amylolytická aktivita a nízký obsah lepků, jakož i nepříznivé reologické vlastnosti těsta, které je viskózní a málo elastické. Kromě pekařského využití při mletí a pečení je také surovinou pro výrobu sladu a piva (Kaszuba et al. 2021).

Zrno je zdrojem cenných bioaktivních složek, jejich zastoupení a množství můžeme vidět v Tabulce 1. Obsahuje fenolové kyseliny a lipidy, složky s antioxidačními a antibakteriálními vlastnostmi, které zvyšují prozdravotní charakter potravin vyrobených z této obiloviny (Kaszuba et al. 2021).

Od počátku dvacátého století se šlechtitelé obilnin zaměřili na vývoj mezidruhových hybridů, aby získali nové obilniny se zvýšeným fytochemickým obsahem, zlepšenými agronomickými vlastnostmi a technologickými kvalitami. V tomto smyslu je právě tritordeum potenciálně zajímavým kandidátem. Hexaploid tritordeum je amfidiploidní obilnina získaná křížením jihoamerického divokého ječmene (*Hordeum chilense*) a pěstované pšenice tvrdé (*Triticum turgidum*). Kromě toho, že je tritordeum využíváno jako genetický můstek pro přenos užitečných vlastností ječmene na pšenici, byl podroben i šlechtitelskému programu a vznikla tak nová bezpluchá obilnina (Giordano et al. 2019).

Tritordeum je vyznačováno tím, že má až 5,2krát vyšší obsah karotenoidů než pšenice tvrdá, což naznačuje vysoký potenciál tohoto druhu, stát se funkční plodinou a potravinou. Kromě toho obsahuje tritordeum i prolaminy syntetizované genomem *H. chilense*, které mají značný význam na funkčnost lepku. Tritordeum vykazuje dobrou agronomickou výkonnost a zajímavé fyziologické vlastnosti související s metabolismem nitrogenů (Vaquero et al. 2017).

Tabulka 1 Nutriční hodnoty zrna tritikale (Mir et al. 2019; upraveno)

**Nutriční hodnoty (na 100 g) - Tritikale (zrno)**

<b>Energie (kJ)</b>	1414	<b>Minerální látky</b>	
<b>Proteiny (g)</b>	13,2	Vápník (mg)	35
Tryptofan (g)	0,16	Železo (mg)	2,6
Treonin (g)	0,41	Hořčík (mg)	153
Isoleucin (g)	0,48	Fosfor (mg)	321
Leucin (g)	0,92	Draslík (mg)	466
Lysin (g)	0,37	Zinek (mg)	2,7
Metionin (g)	0,21	Selen (mg)	67,2
Cystein (g)	0,28	<b>Vitaminy</b>	
Fenylalanin (g)	0,64	Thiamin (mg)	0,4
Tyrosin (g)	0,39	Riboflavin (mg)	0,1
Valin (g)	0,62	Niacin (mg)	2,9
Arginin (g)	0,68	Kyselina pantothenová (mg)	2,2
Histidin (g)	0,31	Vitamin B6 (mg)	0,4
Alanin (g)	0,49	Kyselina listová (mg)	74
Glycin (g)	0,57	Vitamin A (IU)	10
Prolin (g)	1,20	Betakaroten (mg)	6
Serin (g)	0,60	Lutein + Zeaxantin (mcg)	215
<b>Lipidy (g)</b>	1,8	Vitamin E (IU)	1,3
<b>Sacharidy (g)</b>	73,1	Vitamin K (mcg)	3,9
Škrob (g)	58	Kyselina fytová (mg)	603
Popeloviny (g)	1,9	Kyselina šťavelová (mg)	65

### 3.1.5 Kukuřice setá (*Zea mays*)

Kukuřice je považována za jednu z nejdůležitějších plodin pro člověka i hospodářská zvířata, díky víceúčelovému využití kukuřičného škrobu, které zahrnuje medicínu, textilní průmysl a výrobu biopaliv (White & Johnson 2003; Ali et al. 2010; Barutçular et al. 2016). Kukuřičná zrna a z nich produkované potraviny zaujímají významné místo v mnoha průmyslových odvětvích, jako jsou výroby potravin (25 %), krmiv pro hospodářská zvířata (11 %) z nichž hlavně krmiva pro drůbež (52 %), nebo využití ve škrobárenském (11 %) a pivovarnickém průmyslu (1 %). Kukuřice je pěstována na téměř 150 milionech hektarů v přibližně 160 zemích, které mají širší rozmanitost půdy, podnebí a způsobu hospodaření s produkcí až 700 milionů tun (Solaimalai et al. 2020). Čína a Spojené státy jsou největšími zeměmi, které pěstují kukuřici na 30,5 a 32,7 milionech hektarů (Xu et al. 2019). Výnosový potenciál je u kukuřice mnohem vyšší než u kterékoli jiné obiloviny, a proto je označována jako zázračná plodina nebo také „královna obilovin“. Hlavní produkce kukuřice jsou nacházeny v oblastech mírného pásu. USA, Čína, Brazílie a Mexiko tvoří 70 % celosvětové produkce. V rozvojových zemích je kukuřice využívána variabilně. V Latinské Americe a Africe je kukuřice produkována hlavně k výrobě potravin, zatímco v Asii slouží jako krmivo pro hospodářská zvířata (Solaimalai et al. 2020).

Kukuřičné zrno obsahuje 72 % škrobu, 3 % sacharidů, 9 % bílkovin, 5 % tuku a 2 % minerálních látek. Endosperm kukuřičného zrna obsahuje 80 % bílkovin. Zárodek tvoří pouze desetinu obilky, ale obsahuje asi pětinu všech bílkovin. Obilka obsahuje tři typy proteinů, prolaminy, globuliny a glutenin. Z obilovin je právě kukuřice nejvíce vydatná na tuky, s výjimkou ovsa. Více než 80 % tuku je koncentrováno v klíčcích (Solaimalai et al. 2020). Nutriční kvalita je ovlivněna obsahem mastných kyselin, tvořena z 11 % kyselinou palmitovou, 2 % kyselinou stearovou, 62 % kyselinou linolovou a 1 % kyselinou linolenovou (Ignjatovic-Micic et al. 2015). Zastoupení minerálních látek v obilce je 1,5 %, z toho nejvyšší podíl je fosforu (306 mg/100 g), draslíku (286 mg/100 g), hořčíku (144 mg/100 g) a síry (114 mg/100 g). Zrno je poměrně bohaté na tiamin (0,4 mg/100 g) a riboflavin (0,10 mg/100 g) (Solaimalai et al. 2020).

Kukuřice je jednou z všestranně se rozvíjejících plodin s širší adaptabilitou na různé agroklimatické podmínky (Solaimalai et al. 2020). Kukuřice je citlivá plodina vůči vodnímu stresu a její růst je negativně ovlivněn nedostupností vody v růstových fázích, hlavně při klíčení (Byrne et al. 1995; Barutçular et al. 2016). Sucho může negativně ovlivnit velikost obilek, snížit obsah obilného škrobu, nebo zvýšit podíl bílkovin v zrnu (Balla et al. 2011; Barutçular et al. 2016). Nadměrné působení vysokých teplot zkracuje dobu plnění zrna a snižuje tak i jeho výnos a hmotnost (Gooding et al. 2003; Barutçular et al. 2016).



### 3.1.6 Proso seté (*Panicum miliaceum*)

Proso představuje rozmanitou skupinu trav pěstovaných pro produkci potravin a krmiv, včetně pícnin (Lata et al. 2013; Lata 2015; Gupta et al. 2017). Mezi jeho charakteristické znaky patří schopnost rychlé adaptace na nepříznivé klimatické podmínky, požadavek minimálních vstupů a vynikající nutriční vlastnosti (Lata et al. 2013; Gupta et al. 2017). Proso je klíčovou plodinou pro zemědělství, která rozšiřuje zabezpečení potravin pro farmáře obývající suché, neúrodné a chudé země v Asii a Africe. Důvodem jsou nízké požadavky na vodu (200–500 mm srážek), díky této charakteristice je možné i snížení vstupních nákladů. Proso je vysoce produktivní plodina, kterou lze pěstovat na půdách s nízkou úrodností a není závislá na použití chemických hnojiv, proto je přínosem pro suché nebo vyprahlé oblasti (Gull et al. 2014; Gupta et al. 2017). Gupta et al. (2017) zdůrazňují, že obilky mohou odolat škůdcům, při uskladnění, až po dobu 10 let, což zajišťuje celoroční zásobování potravinami, i v době neúrody. Díky této vlastnosti proso získalo populární název „plodina hladu“.

Proso je nutričně uznávané jako vhodný zdroj živin, zejména bílkovin, vitamínů a minerálních látek. Kromě kultivačních výhod bylo zjištěno, že tato skupina trav má obecně vysokou nutriční hodnotu, srovnatelnou s hodnotami hlavních obilovin, jako jsou pšenice a rýže. Obsahuje přibližně 5–8 % bílkovin, 65–75 % sacharidů, 15–20 % vlákniny a nízké množství tuků (1,3 %) (Ramakrishnan et al. 2019). Rozpustná i nerozpustná vláknina, obsažena v zrna prosa, je užitečná při snižování chronických vaskulárních komplikací (Lebovitz 2001). Neškrobové polysacharidy prosa tvoří převážnou část složek vlákniny a nabízejí několik zdravotních výhod, a to zpoždění absorpce živin, zvýšení objemu stolice a snížení krevních lipidů. Kvalita bílkovin je dána funkcemi esenciálních aminokyselin (4,7 %). Obilky obsahují i vysoké hladiny metioninu, lysinu, izoleucinu, treoninu, valinu a tryptofanu (Mbithi-Mwikya et al. 2000; Gupta et al. 2017), které chybí ve stravě založené na škrobnatých potravinách a jsou životně důležité pro normální funkci lidského těla (Ramakrishnan et al. 2019). Metionin je užitečný při rozkladu tuků a je hlavním zdrojem síry v těle, která je nezbytná pro produkci glutationu (GSH). Sridhar a Lakshminarayana (1994) zkoumali obsah lipidů a složení zrna, kdy triacylglyceroly tvořily 80 % celkového tuku, zatímco fosfolipidy a glykolipidy pouze 14 % a 6 %. Potraviny z prosa jsou bez lepku, a proto mohou být přínosem pro pacienty trpící celiakií, protože přísná bezlepková dieta je v současné době jedinou možnou prevencí tohoto onemocnění (Gupta et al. 2017). Zrno prosa je bohaté na minerální látky, v nejvyšším množství je zastoupen hlavně vápník (344 mg/100 g), železo (4,4 mg/100 g), zinek (1,34 mg/100 g) a fosfor (180 mg/100 g). Pokud je tedy proso konzumováno pravidelně, lze překonat problémy s podvýživou, degenerativními onemocněními a předčasným stárnutím. Celkový obsah karotenoidů je udáván mezi 100–200 mg/100 g a tokoferoly v množství 1,3 g/100 g. V prosu jsou obsaženy vitaminy jak rozpustné v lipidech, tak i ve vodě, jsou jimi thiamin, riboflavin a niacin, stejně jako kyselina askorbová a tokoferoly. Ve vodě rozpustné vitaminy B jsou koncentrovány v aleuronové vrstvě, zatímco vitaminy rozpustné v tucích jsou obsaženy hlavně v klíčku (Ramakrishnan et al. 2019).

Navzdory výhodám, co se týče obsahu živin a minerálních látek, jsou v prosu zastoupeny i antinutriční látky, které negativně ovlivňují stravitelnost a absorpci žádoucích látek. Mezi zmíněné látky patří hlavně fytáty, polyfenoly, kyselina šťavelová, taniny a inhibitory trávicích enzymů, které mohou způsobovat metabolické změny (Sarita & Singh

2016; Gupta et al. 2017). Škodlivý dopad těchto antinutričních látek lze však odstranit použitím pro domácnost běžných technik zpracování potravin, jako jsou mletí, namáčení, sladování, klíčení, kvašení nebo vaření. Tyto postupy mohou snížit obsah fytátů, taninů a inhibitor trypsinu, a zlepšit tak stravitelnost prosa, včetně zvýšení biologické dostupnosti minerálních látek (Shibairo et al. 2014; Gupta et al. 2017). Fytochemikálie a polyfenoly však nemusí mít vždy negativní dopad, společně s vlákninou a vysokým obsahem minerálních látek obsažených v oplodí vykazují protirakovinné a antidiabetické účinky, zejména kvůli polyfenolům, které vykazují antioxidační aktivity, vláknina potom podporuje pomalé trávení (dodává tak energii po celý den) a stabilitu hladiny glukózy v krvi (Devi et al. 2014; Gupta et al. 2017).

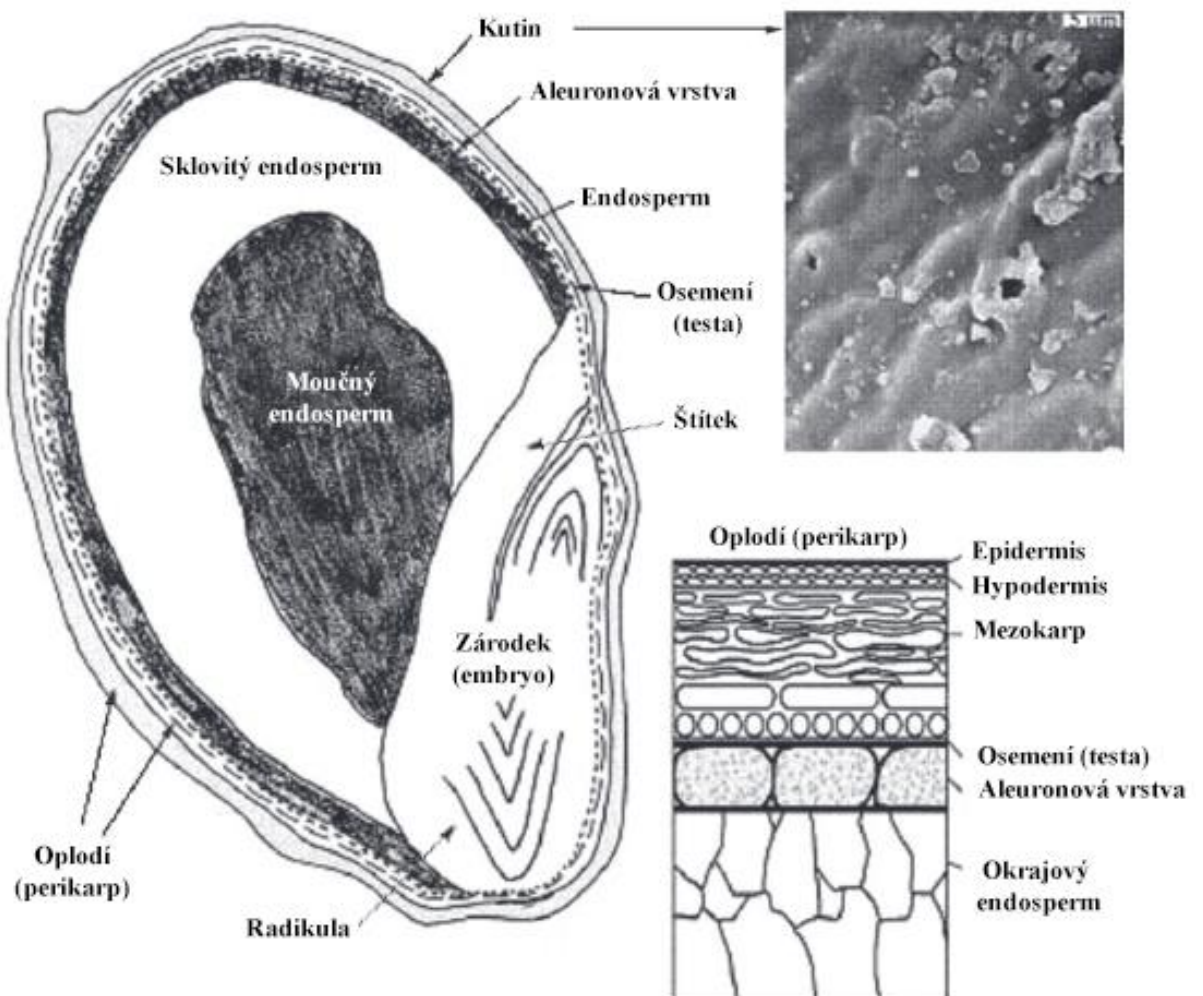
### 3.1.7 Čirok zrnový (*Sorghum bicolor*)

Čirok je velmi důležitou plodinou v mnoha afrických a asijských zemích, představuje primární složku pro živočišnou výrobu a průmysl biopaliv v USA a dalších vyspělých zemích (Impa et al. 2019). Celosvětově je čirok pátou nejdůležitější obilovinou a složkou stravy více než 500 milionů lidí, kteří žijí v polosuchých oblastech ve více než 90 zemích. Zejména v rozvojovém světě, včetně subsaharské Afriky, je čirok považován za jednu ze základních možností potravy pro miliony lidí a slouží jako primární zdroj bílkovin (Abdelhalim et al. 2021). V Evropě je mu v poslední době věnováno větší pozornosti, jako funkční plodiny, při výrobě biopaliv a krmiv pro hospodářská zvířata. Značnou důležitost má i jako potravina pro obyvatelstvo, díky své bezpečkové povaze (Ciacci et al. 2007), antioxidačním vlastnostem a nízkému glykemickému indexu, který znamená, že je čirok příznivý i jako vhodná plodina pro diabetiky (Abdelhalim et al. 2021).

Obsah sacharidů čiroku se skládá hlavně ze škrobu (60–70 %), rozpustných sacharidů a vlákniny, sacharidy jsou děleny na nestrukturální a strukturní (celulóza, hemicelulózy a pektinové látky). Čirok obsahuje ve velkém množství pomalu stravitelný škrob, který má funkční vlastnosti, prodlužuje trávení a vstřebávání sacharidů ve střevě. V obilce je obsaženo i vysoké množství vlákniny (10–14 %), která hraje důležitou roli při transportu a absorpci sacharidů, má tak pozitivní účinek na prevenci a léčbu onemocnění, jako je zácpa, syndrom dráždivého tračníku a obezita (Rao et al. 2019). Zastoupení bílkovin v zrna je 12 %, ale přítomnost antinutričních látek, jako jsou polyfenoly, tanin a fytát, způsobují pro člověka a monogastrická zvířata horší stravitelnost, oproti bílkovinám z jiných druhů obilovin (Duodu et al. 2003; Impa et al. 2019). Množství lipidů v zárodku zrna jsou necelá 2 % a mají potenciál snižovat hladinu cholesterolu. Vitaminy a minerální látky jsou hlavně v aleuronové vrstvě a klíčku. Obilka čiroku je důležitým zdrojem vitamínu B, přesněji riboflavinu (B<sub>2</sub>), a to 0,14 mg/100 g. Zrno má nízký obsah vitamínu C, který je tvořen při procesu namáčení a klíčení. Dekortikace a degerminace snižují množství vitaminů rozpustných ve vodě i v tucích, protože mikroživiny jsou situovány především v aleuronové vrstvě a zárodečných částech obilky. Zrno je dobrým zdrojem fosforu (274 mg/100 g), hořčíku (133 mg/100 g) a železa (4 mg/100 g) (Rao et al. 2019). Bezpečková zrna s obsahem nukleových kyselin, jako jsou antioxidační fenoly (kyselina karbolová, flavonoidy, fytosteroly, polikosanol) a vosky snižující hladinu cholesterolu, činí tak čirok atraktivní alternativou k pšenici, žitu a ječmenu, zejména v rozvojových zemích (Taylor et al. 2006; Impa et al. 2019).

Pro lidskou spotřebu jsou upřednostňována větší zrna se škrobnatým endospermem, která mají vyšší obsah bílkovin a velikost škrobových částic (viz Obrázek 2) (Lee et al. 2002; Impa et al. 2019). Tvrdost zrna je pozitivně ovlivňována jeho skladováním a má vliv i na odolnost vůči plísním a škůdcům, vlastnosti při mletí a vaření, nebo velikost částic mouky (Sukumaran et al. 2012; Impa et al. 2019). Zlepšování stravitelnosti bílkovin a zvyšování obsahu škrobu jsou proto hlavními cíli šlechtitelských programů, které se starají o chov hospodářských zvířat a výrobu biopaliv (Impa et al. 2019). Vývoj a využívání genotypů čiroku odolných vůči změnám klimatu a obsahujících širokou škálu látek podporujících zdraví, je zásadní pro ochranu před nedostatkem potravin a podvýživou (Abdelhalim et al. 2021).

I když je čirok velmi vytrvalá obilnina, často pěstovaná ve vyprahlých, polosuchých tropech, je náchylná k termálnímu vodnímu deficitu a tepelným stresům, které nepříznivě ovlivňují výnos a kvalitu zrna, v době tvorby květů nebo plnění zrna (Muchow et al. 1994; Impa et al. 2019). Nedostatek vody, nebo tepelný stres vyvolává rychlé stárnutí, čímž se snižuje současná fotosyntéza a zkracuje se doba plnění zrna. Tyto změny zbavují obilku přiměřeného přísunu fotoasimilátů potřebných pro normální plnění a tvorbu zrna (Barnabas et al. 2008; Impa et al. 2019).



Obrázek 2 Morfologie zrna čiroku (Mier et al. 2019; upraveno)

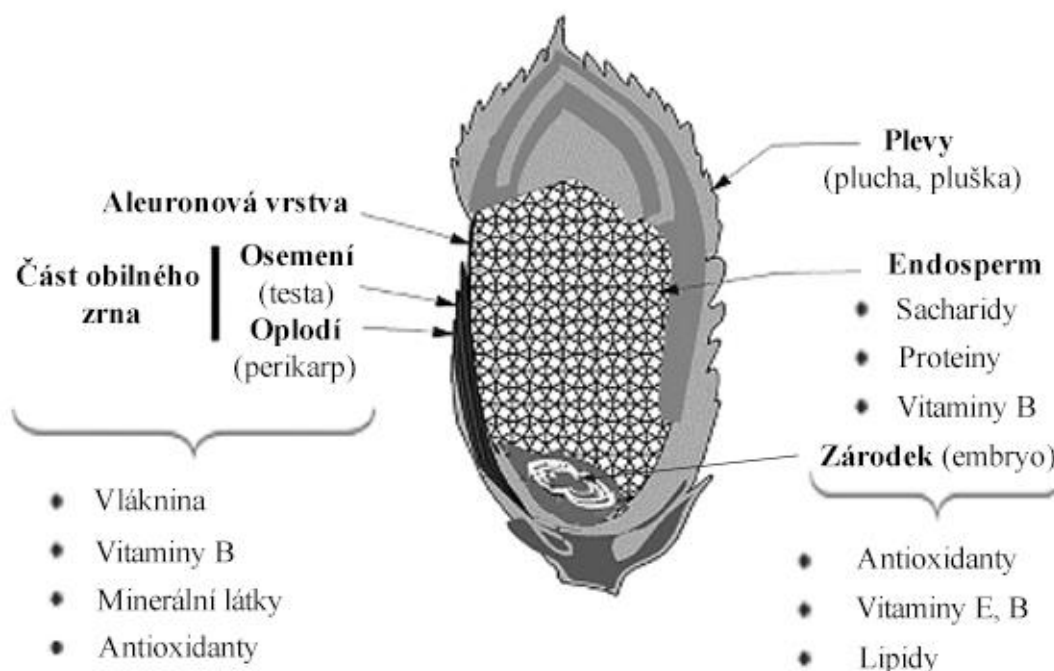
### 3.1.8 Rýže setá (*Oryza sativa*)

Rýže je hlavním globálním zdrojem živin z mnoha důvodů. Je to základní potravina pro 3 miliardy lidí, která dodává většinu sacharidů a bílkovin konzumovaných každý den. Je pěstována ve více než 100 zemích, na přibližně 154 milionech hektarech ročně, což odpovídá 11 % světové obhospodařované půdy, je tedy druhou nejvíce pěstovanou plodinou po kukuřici (Sasaki 2017).

Mezi hlavní složky rýžového zrna patří vnější obal, otruby (tvrdá vnější vrstva, kterou lze během mletí oddělit), endosperm a klíček. Tyto části jsou znázorněny na Obrázku 3, který shrnuje jejich výživovou funkci a hodnotu. Obecně platí, že 100 g rýže obsahuje 10 % vody, 8 % proteinů, 1 % lipidů a 1% množství vitaminů B, E a K (Sasaki 2017).

Obilka s neporušenou otrubovou vrstvou poskytuje řadu výživových výhod díky vysokému obsahu minerálních látek a fytochemikálií (Fitzgerald & Ferraz 2017). Další možností výživy, kterou rýže nabízí, je možná prevence chronických onemocnění souvisejících s podvýživou (Fitzgerald & Ferraz 2017). Přestože je rýže skvělým zdrojem sacharidů, neposkytuje po zpracování dostatečné množství některých vitaminů, minerálních látek nebo bílkovin. V podstatě neobsahuje, stejně jako jiné obiloviny, vitaminy A a D. Nedostatečného množství v zrně je i tiaminu (vitamin B<sub>1</sub> 0,05 %), riboflavinu (vitamin B<sub>2</sub> 0,05 %) a niacinu (vitamin B<sub>3</sub> 1,7 mg / 100 g), stejně tak je na tom i železo (0,6 %) a vápník (0,7 %) (Yu et al. 2017).

Rýže je velmi náchylná na sucho v důsledku nadcházející hrozby globální změny klimatu. Může docházet ke snížení výnosu o 15–50 % v závislosti na intenzitě a délce období stresu (Kumar et al. 2008; Srividhya et al. 2011; Kumar et al. 2017). Nejcitlivější na tento stresový faktor je v období reprodukčního růstu, a dokonce i mírný stres může vést k drastickému snížení výnosu obilky (Hsiao et al. 1984; Venuprasad et al. 2008; Sasaki 2017).



Obrázek 3 Morfologie zrna rýže (Mir et al. 2019; upraveno)

## 3.2 Abiotické stresové faktory

Rostliny jsou vystaveny širokému spektru abiotických stresových faktorů, jako jsou sucho, salinita, extrémní teploty nebo znečištění. Tyto aspekty nepříznivě ovlivňují produkci plodin po celém světě a způsobují značné snížení výnosu a kvality produkce u většiny hlavních potravinářských produktů. Stresové faktory tak představují zásadní překážky v zajištění potravinové bezpečnosti a v nadcházejících desetiletích budou v důsledku globálních změn ještě převládat (Hossain et al. 2016). Tropické a subtropické rozvojové země v Asii a Africe, které čelí vysokému populačnímu růstu mají značné předpoklady rizika potravinové nedostatečnosti, způsobené těmito faktory. Mnoho nedávných studií identifikovalo environmentální stresy jako hlavní ohrožení globální potravinové bezpečnosti ve 21. století (Wang & Frei 2011).

Vystavení environmentálním stresovým činitelům vyvolává u rostlin fyziologické reakce, které mohou změnit chemické složení plodin, a tím tak i kvalitu sklizených produktů (Wang & Frei 2011). Reakce rostlin závisí na trvání a závažnosti stresu, kterému jsou vystaveny, významný podíl však mají i druh, věk a vývojové stádium rostliny (Hossain et al. 2016).

V mnoha případech napadá rostliny několik tříd abiotického stresu. Například v období sucha je možné narazit na problémy s vysokými teplotami a nedostatkem vody, které mohou být zhoršeny minerální toxicitou omezující růst kořenů. U vyšších rostlin je vyvinuto několik vzájemně propojených strategií, které jim umožňují přežít abiotické faktory. Tyto strategie však nejsou u většiny zemědělských plodin dobře rozvinuty. Je odhadováno, že v celé řadě systémů pěstování po celém světě snižují abiotické stresy za ideálních podmínek růstu výnosy na méně než polovinu toho, co by mohla být skutečná produkce (Langridge et al. 2006). Díky široké škále abiotických stresů, které jsou schopny nepříznivě ovlivnit rostliny mnoha mechanismy, neexistují žádné univerzální symptomy a někdy je možné, jako u některých minerálních nedostatků, použít i viditelné příznaky k rozeznání příčiny. Výskyt, povaha a intenzita stresu se mohou lišit v závislosti na čase, ať už z hodiny na hodinu, ze dne na den nebo na sezónu (Ashraf & Harris 2005).

### 3.2.1 Stresový faktor – sucho a vysoké teploty

„Sucho“ je obecný termín pro popis atmosférických nebo povětrnostních jevů a běžně je vysvětlován jako období bez srážek. Obecně z hlediska zemědělství a fyziologie dochází ke stresu ze sucha, pokud je na určitou dobu snížena dostupnost vody pro rostliny v důsledku nedostatečné vlhkosti půdy. K této nerovnováze v příjmu vody a jejím ztrátám z rostlin dochází hlavně tehdy, když je vodní potenciál půdy nižší než vodní potenciál kořenů. Voda tvoří 80–95 % čerstvé biomasy nedřevnatých rostlin a hraje velmi důležitou roli v mnoha aspektech růstu, vývoje a metabolismu rostlin. Rostliny používají vodu a CO<sub>2</sub> k tvorbě jednoduchých a složitějších sacharidů, voda působí i jako přenašeč živin a chladicí prostředek (Ashraf & Harris 2005).

Podle Hossaina et al. (2016) je ze všech abiotických jevů právě sucho považováno za nejzávažnější stresový faktor pro rostliny, ve všech oblastech, zejména vyprahlých a semiaridních. Je pravděpodobné, že může docházet i k odlišnostem charakteru sucha v jednotlivých regionech. Kramer a Boyer (1995) ve své práci zdůraznili, že přibližně 28 % světové orné půdy je příliš suché na to, aby podporovalo vegetaci. S rostoucí globální populací může sucho vést až k vážnému nedostatku potravin do roku 2050, kdy je očekáván nárůst počtu obyvatel na více jak deset miliard. Existuje několik důvodů, kdy dochází k nedostatku vody v rostlinách, mezi ně patří nízké srážky, salinita, vysoké nebo nízké teploty a nadměrná intenzita světla (Hossain et al. 2016). Dnes dochází ke změnám v množství srážek u mnoha regionů, důsledkem globálních klimatických změn, které vedou ke zvýšení teploty a atmosférických hladin CO<sub>2</sub>. Globální změny klimatu jsou hlavním faktorem vyvolávajícím stres suchem na celém světě. Existuje však mnoho dalších důvodů pro sucho, vysokou teplotu, nadměrnou intenzitu světla a suchý vítr. Všechny tyto faktory nezvyšují pouze vypařování vody z půdy, ale i ztráty vody z rostlin. V některých případech půda obsahuje dostatek vody, ale několik půdních faktorů, jako jsou salinita a nízké teploty půdy, brání nebo snižují absorpci vody kořeny a následně vedou k vodnímu stresu rostlin (Anjum et al. 2011). Tento typ sucha je nazýván pseudo-sucho nebo fyziologické sucho a atmosférické podmínky potom nejsou určujícími faktory (Hossain et al. 2016). Je známo, že tepelný stres, zvláště když nastává v kritických fázích vývoje plodin a formování produktivity, jako jsou fáze kvetení a plnění zrn, snižuje úrodnost klásků, urychluje vysychání jádra, a nakonec způsobuje vážné ztráty ve výnosech zrn, a současně zhoršuje i jejich kvalitu (Zhang et al. 2019).

Stresový faktor sucho spouští širokou škálu rostlinných reakcí, od buněčného metabolismu až po změny v rychlosti růstu a výnosu plodin. Stres ze sucha postupně snižuje míru asimilace CO<sub>2</sub> v důsledku snížené stomatální vodivosti. Ovlivňuje velikost listů, rozšíření stonků a množení kořenů, narušuje vztahy mezi vodou a rostlinami a snižuje účinnost využívání vody (Anjum et al. 2011). Při vysokých teplotách jsou průduchy postupně uzavírány s paralelním poklesem fotosyntézy a účinnosti využívání vody. Kromě dalších faktorů mají zásadní význam pro toleranci vůči suchu i změny ve fotosyntetických pigmentech. Ochranné reakce nadzemních částí (listů) musí být poté rychle zahájeny v odpovědi na činitele stresu, aby došlo k zabránění nevratného poškození fotosyntetického aparátu. Zachytávání reaktivních forem kyslíku enzymatickými a neenzymatickými systémy, stabilita buněčné membrány, exprese aquaporinů a stresových proteinů jsou životně důležitými mechanismy tolerance vůči suchu (Ashraf & Harris 2005). Rostliny pěstované za sucha jsou vystaveny kombinaci podmínek, které lze přičíst vysokým teplotám, nadměrnému ozáření, neprostupnosti půdy proti pronikání kořenů a nízkému vodnímu potenciálu. Ztráta listové vody způsobuje určitou pasivní ztrátu turgoru v ochranných buňkách. K další ztrátě stomatálního turgoru vede produkce kyseliny abscisové. Výsledný stomatální uzávěr způsobuje pokles dostupnosti CO<sub>2</sub> v listech a souběžné snížení asimilace rostliny. Přestože fotosyntetický aparát má řadu fotoprotektivních mechanismů k rozptýlení přebytečné světelné energie, pokračující vystavování listů nadměrné excitační energii může vést k fotoredukci kyslíku a tvorbě vysoce toxických reaktivních forem kyslíku (ROS – reactive oxygen species), jako jsou superoxidy a peroxidy. Tyto nebezpečné sloučeniny způsobují chemické poškození DNA a bílkovin, proto mohou mít vážné nebo dokonce smrtelné účinky na buněčný metabolismus (Langridge et al. 2006).

### 3.2.2 Stresový faktor – salinita

Stresový faktor salinita je jedním z hlavních abiotických vlivů, které vážně ovlivňují růst a výnos plodin. Podle organizace pro výživu a zemědělství FAO (2009) je na světě nejméně 800 milionů hektarů půdy, která je vystavena zasolení, což představuje až 6 % celkové rozlohy světa (Akula & Singh 2018). Ačkoliv některé oblasti zasažené přílišným zasolením půdy jsou výsledkem přirozených příčin, u většiny z nich je hlavním činitelem degradace obdělávané zemědělské půdy (Colavolpe et al. 2018). Je odhadováno, že 30 % zavlažovaných oblastí světa již trpí problémy se zasolením. Salinita půdy je každoročně zvyšována a předpoklady naznačují, že do roku 2050 způsobí ztrátu až 50 % obdělávané půdy (Henry et al. 2015; Akula & Singh 2018). Expanze zemědělství do polosuchých a suchých oblastí s využitím intenzivního zavlažování zvyšuje sekundární zasolení v důsledku změn hydrologické rovnováhy půdy mezi aplikovanou vodou (zavlažování nebo srážky) a vodou používanou plodinami (transpirace). Navíc rychlejší, než předpokládaná změna globálního podnebí bude zintenzivnění sucha v polosuchých oblastech světa, kterou naznačují různé dostupné scénáře pro změnu klimatu. Společně s přelidněním to povede k nadměrnému využívání vodních zdrojů pro zemědělské účely a omezení růstu, výnosu a přežití rostlin (Chaves et al. 2009; Akula & Singh 2018). Kationty, jejichž nadměrná koncentrace v půdě je podstatou zvýšené salinity, jsou  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$ , anionty potom  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  a  $\text{HCO}_3^-$  (Akula & Singh 2018).

Solný stres označuje přítomnost neutrálních solí, jako je  $\text{NaCl}$  nebo  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  v půdě, zatímco alkalický stres souvisí pouze s výskytem alkalických solí:  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  nebo  $\text{NaHCO}_3$ . Tyto podmínky nastávají v přírodě často společně, proměnlivým poměrem neutrálních až alkalických solí (Paz et al. 2014; Akula & Singh 2018). Jelikož  $\text{Na}^+$  způsobuje zejména zhoršení fyzikální struktury půdy a je spolu s  $\text{Cl}^-$  toxický pro rostliny, jsou považovány za nejdůležitější ionty. Historicky byly půdy klasifikovány jako solné, sodné nebo solno-sodné na základě celkové koncentrace soli a poměru  $\text{Na}^+$  k  $\text{Ca}^{2+}$  a  $\text{Mg}^{2+}$  v nasyceném extraktu půdy, dnes jsou půdy hodnoceny dle komplexního klasifikačního systému (Ydav et al. 2011; Akula & Singh 2018). Dle schopnosti růstu v médiu s vysokým obsahem soli byly rostliny také klasifikovány jako glykofyty nebo halofyty. Většina rostlin jsou glykofyty a nejsou tolerantní vůči zasolení. Škodlivé účinky salinity na růst rostlin jsou spojeny s nízkým osmotickým potenciálem půdního roztoku, nutriční nerovnováhou, specifickým iontovým účinkem nebo jejich kombinací (Parvaiz & Satyawati 2008). Při stálém příjmu  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$  dochází k vytlačování minerálních živin, jako jsou  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  a dusičnany (Campestre et al. 2016). Ačkoli akumulace  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$  způsobují osmotický a vodní potenciál buněk, zvyšují riziko dlouhodobé toxicity. Pokud  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$  nejsou vhodným způsobem rozčleněny, exportovány nebo vylučovány může být nedostatek vody v listové tkáni vyvolán nejen nízkým obsahem vody v půdě, ale i vysokým deficitem tlaku par v atmosféře (Chaves et al. 2016; Paz et al. 2014; Akula & Singh 2018). Fotosyntéza spolu s růstem buněk patří mezi primární procesy ovlivňované suchem nebo salinitou (Munns et al. 2006). Účinky mohou být primární, například snížená dostupnost  $\text{CO}_2$  způsobená omezením difúze přes průduchy a mezofyl, změny fotosyntetického metabolismu, nebo mohou nastat sekundární účinky, a to oxidační stres. Ty jsou většinou přítomny za různých stresových podmínek a mohou vážně ovlivnit fotosyntetický aparát listů (Akula & Singh 2018).



V posledních letech byla věnována velká pozornost zapojení polyaminů (PA) jako druhých poslů v kontextu s různými environmentálními stresy (Marina et al. 2008). U těchto nízkomolekulárních alifatických dusíkatých sloučenin, které jsou protonovány při fyziologickém pH, byl původně zastáván názor, že jsou vázány na aniontové makromolekuly, včetně proteinů a nukleových kyselin (Gárriz et al. 2003). Tři nejběžnější rostlinné PA, konkrétně putrescin, spermidin a spermin pomáhají chránit rostliny namáhané salinitou tím, že zprostředkovávají akumulaci sacharidů, prolinu a dalších osmolytů, udržují tak rovnováhu  $K^+$  a  $Na^+$  kationtů v rostlině. Slouží také ke zvýšení aktivity řady antioxidantních enzymů, čímž zlepšují schopnost rostliny kontrolovat oxidační stres (Akula & Singh 2018).

Problémy salinity lze řešit použitím technických (hospodaření s vodou a půdou) nebo biologických postupů. Rekultivace zasolených oblastí fyzikálními nebo chemickými prostředky je nejen nákladná, ale může sama o sobě vzbudit obavy o životní prostředí. Současné postupy využívané při rekultivaci solných půd často ignorují přírodu a mohou vést k dalšímu ekologickému zhoršení (Ashraf & Harris 2005). Fyziologické a biologické vlastnosti půdy jsou zkvalitňovány zvýšením obsahu organické hmoty ze statkových hnojiv. Akumulace solí může být tedy přesunuta z povrchu půdy do nižších vrstev díky vodě, čímž je minimalizováno poškození solí mělce zakořeněných plodin (Ashraf & Harris 2005).

Lze identifikovat osmotické a iontové složky stresu ze zasolení půdy pomocí dvou reakcí rostlin. Osmotická složka byla diskutována při stresu ze sucha. Iontová odpověď je v podstatě pokusem rostliny detoxikovat buňky, protože vysoké koncentrace buněčné soli narušují integritu membrány, aktivitu enzymů a získávání živin. Mohou být generovány ROS, které vyvolávají obvyklé reakce rostlin. Iontová homeostáza je normálně udržována působením různých iontových transportérů a neselektivních iontových kanálů. Sekvestrace iontů  $Na^+$  z cytoplazmy do vakuol se jeví jako obzvláště důležitá strategie při zvládnání stresu ze zasolení, mnoho halofytů tolerantních vůči solím se spoléhá na tuto strategii (Langridge et al. 2006).

### **3.2.3 Stresový faktor – znečištění ovzduší, minerální toxicita a deficit**

Ozonová vrstva je ve stratosféře chránícím, životním systémem před poškozením ultrafialovým zářením, ale nad povrchem půdy jeho stoupající koncentrace vyvolává nepříznivé účinky. Z atmosférických znečišťujících látek je přízemní ozon ( $O_3$ ) považován za skleníkový plyn a za jednu z nejškodlivějších látek kontaminujících ovzduší (Zhang et al. 2020). Od 21. století dochází k silnému nárůstu  $O_3$  s průměrnou roční mírou 0,5–2 % v severních středních zeměpisných šířkách. Znečištění ozonem bylo v Severní Americe a západní Evropě dobře kontrolováno řízením množství emisí primárních částic ( $PM_{10}$  a  $PM_{2,5}$ ) a prekurzorů sekundárních částic (oxid siřičitý, oxidy dusíku a amoniak). Nadměrný obsah  $O_3$  je nejen nezdravý pro člověka, ale také škodlivý pro rostliny, protože přílišné množství  $O_3$  omezuje růst rostlin a ovlivňuje výnos a kvalitu plodin. Předpokladem je, že zvýšený  $O_3$  sníží roční výnos některých plodin do roku 2030 přibližně o 26 % (Avnery et al. 2011). Snížení výnosu plodiny vede k velkým ekonomickým ztrátám. Například roční ztráty plodin byly celosvětově odhadovány na přibližně 14–26 miliard USD v důsledku poškození  $O_3$  a v budoucnu pravděpodobně dojde ještě k navýšení (Van Dingenen et al. 2009; Zhang et al. 2020).



Je předpokládáno, že průduchy listů poskytují cestu pro vstup  $O_3$  do buněk.  $O_3$  indukuje produkci reaktivních forem kyslíku, jako je  $O_2^-$ ,  $H_2O_2$  a  $OH^-$  v apoplastu, jejich tvorba potom vede k buněčnému oxidačnímu poškození (Fuhrer 2009; Zhang et al. 2020). Kromě toho  $O_3$  způsobuje řadu postupných modifikací, včetně snížené asimilace uhlíku a rychlosti fotosyntézy, rozkladu chlorofylu, vzniku chloróz, rozvoje nekrotických skvrn, stárnutí a případných ztrát výnosu zrn (Zhang et al. 2020). Znečištění  $O_3$  ovlivňuje mnoho cest, jako jsou mitochondriální respirace, pentózo-fosfátové cesty a fenyylpropanoidní dráhy, což bylo prokázáno změnou aktivit enzymů v těchto drahách. Například aktivita ribulóza-1,5-bisfosfátkarboxylázy/oxygenázy (RuBisco) vykázala významný pokles v přítomnosti  $O_3$  (Sun et al. 2014; Zhang et al. 2020).

Zvýšení rostlinné výroby však čelí velkým výzvám. Znečištění atmosférického  $O_3$  bylo manifestováno jako rostoucí hrozba pro plodiny s vysokou citlivostí na  $O_3$ , což vedlo ke ztrátě produkce a snížení nutriční hodnoty. Pochopení mechanismu plodin reagujících na zvyšující se hladinu  $O_3$  je proto klíčové pro splnění zvýšené poptávky po potravinách, protože svět čelí rychlé urbanizaci, industrializaci a změnám klimatu (Zhang et al. 2020).

Atmosférický oxid uhličitý ( $CO_2$ ) se může do roku 2050 zvýšit ze současné úrovně (400  $\mu\text{mol/mol}$ ) na 600  $\mu\text{mol/mol}$ . Jako hlavní skleníkový plyn je zvýšené množství  $CO_2$  spojeno i s nadměrným globálním oteplováním (Dwivedi et al. 2018). Zvýšená koncentrace  $CO_2$  v atmosféře zlepšuje produkci biomasy a výnosů plodin  $C_3$ . Několik studií však ukázalo, že zvýšený  $CO_2$  snižuje obsah bílkovin v obilovinách, což je hlavní determinant vlastností výživy nebo zpracování konečného produktu, při kterém dochází ke snížení kvality konečného využití. Naopak obsah obilných bílkovin má tendenci se zvyšovat v důsledku takzvaného „kondenzačního efektu“ (ochlazování okolí rostliny pomocí vodní páry, kapek) při tepelném stresu a dále ovlivňuje kvalitu konečného použití cereální mouky (Zhang et al. 2019). Zhang et al. (2019) publikovali, že zvýšený  $CO_2$  navyšuje podíl albuminů a globulinů, ale snižuje podíl gliadinů a gluteninů, což nepříznivě ovlivňuje reologické vlastnosti těsta a kvalitu zpracování.

Mikro a makroživiny v půdě jsou klíčovými činiteli růstu a vývoje rostlin. Ve většině systémů pěstování je alespoň část půdních živin přítomna v neoptimálních koncentracích nebo je vázána na půdu takovým způsobem, že je pro příjem rostlinami nedostupná. Například většina půd pro pěstování obilnin v Austrálii je vyznačována nedostatkem Zn. Jiné mají nedostatek Mn a Cu, a pokud jsou přítomny i další nežádoucí faktory, tak i Fe. V jiných případech mohou toxické hladiny minerálních látek, jako jsou B a Al, omezit výnosový potenciál. Bór je základní mikroživina, která je fytotoxická při vysokých koncentracích. Nedostatek minerálních látek i jejich toxicita v půdě tedy představují důležité abiotické stresy, kterým jsou všechny druhy plodin běžně vystavovány. Absenci minerálních látek lze často, ale obvykle pouze částečně, vyřešit aplikací hnojiv (Langridge et al. 2006).

V rostlinách bylo identifikováno mnoho různých funkcí, ve kterých hrají roli minerální látky. Mezi tyto funkce patří tvorba kofaktorů pro mnoho enzymů (např. oxidoreduktázy), procesy sběru světla a asimilace uhlíku ve fotosyntéze, nebo jsou součástí struktury pektinu v buněčných stěnách. Reakce rostlin na stres způsobený nedostatkem minerálních látek nebo toxicitou nejsou vždy přesně definovány, ale pravděpodobně zahrnují změny v protonové pumpě a specifických iontových kanálech cytoplazmatické membrány. Například toxické hladiny Al zpomalují růst kořenů prostřednictvím procesů, které zahrnují inhibici plasmodesmat a oxidační poškození (Langridge et al. 2006).

### 3.3 Důsledky působení abiotických stresových faktorů na rostliny

Příznaky abiotických stresových faktorů v rostlinách jsou rozlišovány v závislosti na druhu rostliny, vývojovému stádiu, vitalitě, podmínkách růstu a dalších faktorech prostředí. Zohlednit je potřeba i závažnost, intenzitu a délku trvání těchto činitelů (Anjum et al. 2011).

Mezi hlavní symptomy patří ztráta turgoru (opuchlost, nadutost) listů, vadnutí, etiolace (nažloutnutí listů z nedostatku slunečního světla), zažloutnutí, nekróza a zakrnělost. Účinky abiotických faktorů mohou být proječovány jak na molekulární úrovni, tak i v rámci celé rostliny (Anjum et al. 2011). Inhibice rostlinného růstu je způsobena nejen osmotickými účinky na absorpci vody, ale také proměnlivými vlivy na metabolismus rostlinných buněk. Přebytek specifických iontů může způsobit toxicitu a indikovat nutriční poruchy (Maiti & Satya 2014). Souvislost se zhoršením metabolismu rostliny má i rychlost transpirace, relativní obsah vody a obsah biochemických složek, jako jsou rozpustné sacharidy, fotosyntetické pigmenty a proteiny (Sultana et al. 1999; Maiti & Satya 2014).

#### 3.3.1 Morfologické změny

Růst rostlin je funkcí komplexní souhry mezi dostupností živin a jejich limitujícím nedostatkem do dvou hlavních orgánů, kořenového systému a výhonku. Trvalý, nebo dočasný nedostatek, zejména vody, velmi zpomaluje růst a vývoj rostliny více než jakýkoliv jiný abiotický faktor prostředí. Nejvýznamnějším účinkem sucha je zhoršení klíčivosti a špatné zakládání porostů (Harris et al. 2002; Anjum et al. 2011).

Rozvoj buněk je považován za jeden z fyziologicky nejcitlivějších procesů při působení sucha, kvůli následnému snížení turgoru. Růst je výsledkem produkce dceřiných buněk a následnou masivní expanzí mladých buněk. Při nadměrném nedostatku vody může být prodloužení buněk inhibováno přerušением toku vody z xylému do okolních prodloužených buněk (Nonami 1998; Anjum et al. 2011).

Abiotické stresové faktory mají významný vliv na prodloužení a expanzi buněk při mitóze, vedou ke zhoršení kvality, růstu a výnosu zrna (Hussain et al. 2008; Anjum et al. 2011). Při vodním deficitu může dojít k redukci listů, jejich velikosti a životnosti. Z důvodu deformace nebo zakrslosti nadzemních částí rostliny, dochází také k potlačení jejich expanze a nastává snížení fotosyntézy (Rucker et al. 1995; Anjum et al. 2011). Společným nepříznivým účinkem vodního stresu na plodiny je úbytek produkce čerstvé a suché biomasy (Zhao et al. 2006; Anjum et al. 2011).

Výnos integruje mnoho procesů probíhajících v rostlině komplexním způsobem. Je tedy obtížné interpretovat, jak rostliny akumulují, kombinují a projevují neustále se měnící a neurčité procesy v průběhu celého životního cyklu. Výnos zrna je výsledkem exprese a asociace několika složek růstu rostlin. Nedostatek vody vede k významnému poklesu výnosových vlastností plodiny, pravděpodobně narušením výměny CO<sub>2</sub>, což zamezuje translokaci asimilátů a poškozuje sušinu (Farooq et al. 2009; Anjum et al. 2011). Sucho během doby kvetení obvykle vede k neplodnosti. Hlavní příčinou toho, i když ne jedinou, je snížení toku asimilátů do vyvíjecího se zárodku pod určitou prahovou hladinu, nezbytnou k udržení optimálního růstu zrna (Yadav et al. 2004; Anjum et al. 2011). Snížení výnosu a výnosových složek rostlin v důsledku nedostatečného zásobování vodou lze připsat uzavření stomat v reakci

na nízký obsah vody v půdě, což snižuje příjem CO<sub>2</sub> (Cornic 2000; Flexas et al. 2004; Anjum et al. 2011). Snížení plnění zrna tedy nastává v důsledku zamezení rozdělování asimilátů a aktivity enzymů pro syntézu sacharidů a škrobu (Anjum et al. 2011).

Mezi další běžné reakce rostlin na abiotické stresové faktory patří zrychlené stárnutí listů a zkrácený vývoj zrna. Zrychlené stárnutí listů vede k remobilizaci dusíku z vegetativní tkáně důsledkem významného snížení jeho absorbance z půdy při vlivu stresových faktorů. Aminokyseliny odvozené z proteolýzy proteinů poté kompenzují stresem indukovanou sníženou dobu plnění zrn (Triboi & Triboi-Blondel 2002; Wang & Frei 2011). V důsledku této zvýšené remobilizace aminokyselin je syntéza bílkovin méně ovlivněna stresem než jiné složky. Naproti tomu syntéza sacharidů v semenech závisí především na souběžné fixaci uhlíku během plnění zrn. V řadě studií byla koncentrace obilného škrobu za stresových podmínek snížena v důsledku zkrácení doby akumulace škrobu (Guedira & Paulsen 2002; Altenbach et al. 2003; Hurkman et al. 2003) nebo v důsledku inhibice klíčových enzymů podílejících se na syntéze škrobu. Následkem toho, nepříznivé podmínky růstu, které podporují stárnutí listů během plnění zrn, mají tendenci upřednostňovat ukládání bílkovin před akumulací škrobu v zrně, protože produkce a translokace sacharidů do zrna je citlivější na environmentální stres než akumulace bílkovin (Wang & Frei 2011).

### 3.3.2 Fyziologické změny

Rozsáhlý kořenový systém je výhodný pro podporu rostlin, během rané fáze růstu a pro příjem vody z mělkých vrstev půdy, která je jinak snadno odpařována. Obecně vzato, pokud je omezena dostupnost vody, je zvýšen poměr kořen : výhonek rostlin. Podzemní části jsou méně citlivé než části nadzemní (výhonek) na inhibici růstu při nízkém vodním potenciálu (Wu & Cosgrove 2000; Anjum et al. 2011). Při působení stresového faktoru sucha kořeny indukují signální kaskádu výhonků pomocí xylému, což způsobuje fyziologické změny, které nakonec určují úroveň adaptace na stres. Součástí tohoto procesu jsou cytokininy, etylen, malát a kyselina abscisová (ABA). Tato vyvolaná signalizace od kořenů k listům pomocí transpiračního proudu vede k uzavření stomat, což je důležité přizpůsobení na omezenou dostupnost půdní vody (Anjum et al. 2011).

Obilniny jsou rozděleny podle průběhu fotosyntézy do dvou skupin. Rostliny C<sub>3</sub>, které tvoří tříuhlíkaté sloučeniny prostřednictvím Calvinova metabolického cyklu (rýže, pšenice, ječmen, žito, triticales a oves) a C<sub>4</sub> rostliny vytvářející sloučeniny se čtyřmi uhlíky pomocí Hatch-Slackova cyklu (kukuřice, čirok a proso) (Serna-Saldivar 2010). Metabolismus C<sub>4</sub> rostlin je efektivnější, pokud jde o vodu, využití CO<sub>2</sub> a absorpci živin. Lépe reagují na vysokou intenzitu světla a nejsou tak nepříznivě ovlivňovány vysokými teplotami a nedostatkem kyslíku. C<sub>4</sub> rostliny mohou být díky své efektivitě klíčovými plodinami pro budoucnost, díky nižší spotřebě vody a odolnosti vůči zvyšujícím se hladinám atmosférického CO<sub>2</sub> v kombinaci s vysokými teplotami (Serna-Saldivar 2010).

Stresy prostředí mají přímý dopad i na fotosyntetický aparát, a to v zásadě narušením všech hlavních složek fotosyntézy, včetně transportu tylakoidních elektronů, cyklu redukce uhlíku a stomatální kontroly přívodu CO<sub>2</sub>. Dochází také ke zvýšené akumulaci sacharidů, peroxidační destrukci lipidů a narušení vodní bilance (Allen & Ort 2001; Anjum et al. 2011). Schopnost rostlin aklimatizace na různá prostředí je přímo i nepřímo spojena s jejich

přízpusobením na úrovni fotosyntézy, to vše ovlivňuje biochemické i fyziologické procesy a následně tak i růst a výnos celé rostliny (Chandra 2003; Anjum et al. 2011). Abiotický stresový faktor sucho výrazně omezuje výměnu plynů, možnou příčinou by mohly být snížené expanze listů, které narušují fotosyntetický aparát, nebo předčasné stárnutí listů, oxidace lipidů chloroplastů a změny ve struktuře pigmentů a proteinů (Menconi et al. 1995; Anjum et al. 2011).

Chlorofyl je jednou z hlavních složek chloroplastů pro fotosyntézu, jeho obsah má pozitivní vztah k rychlosti fotosyntézy. Pokles obsahu chlorofylu při působení stresových faktorů je považován za typický příznak oxidačního stresu a může být výsledkem fotooxidace pigmentu a degradace chlorofylu. Fotosyntetické pigmenty jsou pro rostliny důležité hlavně pro zachycení světelné energie a umožnění redukčních pochodů. Ztráta chlorofylu při nedostatečném zásobování vodou je považována za hlavní příčinu inaktivace fotosyntézy (Kaiser et al. 1981; Anjum et al. 2011). Nízké koncentrace fotosyntetických pigmentů mohou přímo omezit fotosyntetický potenciál, a tedy i primární produkci (Anjum et al. 2011).

Relativní obsah vody (RWC – relative water content), potenciál listové vody, odolnost průduchů, rychlost transpirace, teplota v listech a vrcholech jsou důležité vlastnosti, které ovlivňují vztah vody v rostlinách (schopnost buněk rostlin přijímat vodu). Relativní obsah vody je považován za měřítko stavu vody v rostlinách, s ním souvisí i metabolická aktivita ve tkáních. Je používán jako nejvýznamnější index tolerance vůči dehydrataci a vyjadřuje, kolik vody z maximálního možného množství rostlina skutečně obsahuje. RWC listů je v počátečních stádiích jejich vývoje vyšší, klesá akumulací sušiny a zráním (Anjum et al. 2011).

Rostliny akumulují různé typy organických a anorganických látek v cytosolu, aby snížily osmotický potenciál, čímž udržují buněčný turgor. Za sucha lze udržení turgoru listů dosáhnout osmotickou úpravou na akumulaci prolinu, sacharózy, manitolu, trehalózy, glycin betainu a dalších solutů v cytoplazmě, které zlepšují absorpci vody z půdy. Proces akumulace těchto rozpuštěných látek pod vlivem sucha je známý jako osmotická úprava, která silně závisí na rychlosti a době působení tohoto abiotického stresového faktoru. Jednou z nejstudovanějších látek je prolin, díky jeho schopnosti zvyšovat toleranci vůči suchu při akumulaci a mobilizaci v rostlině (Nayyar & Walia 2003; Anjum et al. 2011). Shromažďování prolinu je jednou z prvních reakcí rostlin vystavených stresu z nedostatku vody, aby nedocházelo k poškození buněk (Anjum et al. 2011). Prolin může působit jako signální molekula k modulaci mitochondriálních funkcí, ovlivňování buněčné proliferace nebo buněčné smrti a spuštění specifické genové exprese, která může být nezbytná pro zotavení rostliny ze stresu. Prolin ovlivňuje solvataci bílkovin a zachování kvartérní struktury komplexních bílkovin, udržuje integritu membrány při dehydratačním stresu a snižuje oxidaci lipidových membrán nebo fotoinhibici bílkovin (Demiral & Turkan 2004; Anjum et al. 2011). Kromě toho také přispívá ke stabilizaci subcelulárních struktur, zachycování volných radikálů a tlumení buněčného redoxního potenciálu za stresových podmínek (Ashraf & Foolad 2007; Anjum et al. 2011).

### 3.3.3 Biochemické změny

Rostliny mají několik mechanismů, které mohou být aktivovány v reakci na působení abiotických stresových faktorů, obecně jsou klasifikovány jako strategie úniku, vyhýbání a tolerance; vývojové, fyziologické, morfologické, ekologické, biochemické a molekulární mechanismy (Roberts & Mattoo 2018). Jedním z aspektů, který si vyžaduje mnohem více pozornosti, je identifikace konkrétních environmentálních stresů, které ovlivňují složení zrna a mají dopad na bezpečnost potravin (Halford et al. 2015).

Pozoruhodným rysem adaptace rostlin na abiotické stresové faktory je to, že pokud k nějakému stresu dojde, je aktivováno více reakcí zahrnujících složité sítě, které jsou vzájemně propojeny na mnoha úrovních. Rostliny zvyšují svou toleranci vůči environmentálním faktorům fyzickými i interaktivními molekulárními a buněčnými změnami vyvolanými stresem. Není proto vždy možné přiřadit konkrétní reakci specifickému abiotickému stresu. Například mrznoucí teploty, nízká dostupnost vody a vysoké koncentrace solí v půdě mohou všechny způsobit snížení buněčného osmotického potenciálu, a tím tak aktivovat osmotické stresové reakce. Tyto osmotické reakce mohou fungovat jak prostřednictvím signální dráhy nezávislé na kyselině abscisové, tak skrze ABA nezávisle na signálních drahách. Rostlinný hormon ABA je zásadní pro regulaci tolerance vůči stresu; jeho role se však neomezuje pouze na reakci vůči abiotickým faktorům, ale má podíl i při mnoha vývojových procesech, jako je vegetační klima, klíčení semen nebo růst sazenic. Kromě indukce drah osmotické odezvy, stres ze zasolení současně aktivuje i druhou reakci, a to iontovou. Součástí této reakce jsou iontové transportéry přepravující ionty mezi různými buněčnými kompartmenty ve snaze udržet iontovou homeostázu (Langridge et al. 2006).

Reakce rostlin na abiotický stres jsou ovlivňovány na několika úrovních a ty nakonec vedou ke zpomalení nebo zastavení růstu. Po vnímání stresových podmínek jsou signální transdukční dráhy aktivovány a vedou ke změnám v genové expresi. Změny v buněčné aktivitě vedou k molekulárním a buněčným změnám, které tvoří síť abiotických stresových reakcí vyvolaných za účelem ochrany rostliny před nepříznivými podmínkami prostředí. Vnímání abiotických stresových podmínek vyšších rostlin vede k přenosu signálu, který transportuje informace uvnitř a mezi buňkami. Častou událostí v mnoha stresových reakcích je zvýšení cytoplazmatické hladiny  $Ca^{2+}$ , která vede k aktivaci signálních transdukčních drah zahrnujících  $Ca^{2+}$  závislé proteinové kinázy a regulované  $Ca^{2+}$  proteinové fosfatázy. V případě osmotického stresu je pravděpodobné, že k vnímání dochází prostřednictvím histidinkinázy v plazmatické membráně (Langridge et al. 2006).

Jednou z prvních biochemických odpovědí eukaryotických buněk na biotické a abiotické stresové faktory je generování reaktivních forem kyslíku. Produkce ROS v rostlinách, známá jako oxidační vzplanutí, je časná událost obranné reakce na vodní stres a působí jako sekundární spouštěč pro následné defenzivní reakce. ROS, které zahrnují hydroxidové anionty kyslíku, volné radikály a peroxidy, jsou tvořeny jako přirozený vedlejší produkt normálního metabolismu kyslíku a mají důležitou roli v buněčné signalizaci. Jelikož jsou vysoce reaktivní, mohou ROS během působícího faktoru stresu, jako je sucho, vážně poškodit rostliny zvýšením peroxidace lipidů, proteolýzy proteinů, fragmentace DNA a závěrem způsobit i buněčnou smrt (Anjum et al. 2011).

Rostliny mají vnitřní, ochranný, enzymem katalyzovaný čistící systém, který je důkladný a dostatečně propracovaný, aby nedocházelo k poškození aktivním kyslíkem, což zaručuje normální funkci buněk (Horváth et al. 2007; Anjum et al. 2011). Rovnováha mezi produkcí ROS a aktivitami antioxidantního enzymu určuje, zda dojde k oxidační signalizaci, nebo poškození (Moller et al. 2007; Anjum et al. 2011). Pro minimalizaci vlivů oxidačního stresu je vyvinut v rostlinách komplexní enzymatický a neenzymatický antioxidantní systém, pomocí kterého dochází k odstraňování potenciálně škodlivých elektronů z ROS a enzymových systémů. Součástí jsou, nízkomolekulární antioxidanty (glutathion, askorbát, karotenoidy) a enzymy zachycující ROS (superoxiddismutáza, peroxidáza, kataláza, askorbátperoxidáza) (Apel & Hirt 2004; Anjum et al. 2011). Enzymy často používají jako akceptory elektronů kovy, jako jsou železo, zinek, měď nebo mangan, takže kovové ionty musí být k dispozici, pokud má proběhnout enzymatická detoxikace ROS. Tímto způsobem může být oxidační stres spojen s nedostatkem minerálních látek (Langridge et al. 2006). Neenzymatické antioxidanty spolupracují na udržování integrity fotosyntetických membrán pod oxidačním stresem. Enzymatické složky mohou přímo zachytávat ROS nebo působit produkcí neenzymatických antioxidantů. Udržování vyšší úrovně antioxidantních enzymových aktivit může přispět k indikaci sucha zvýšením kapacity proti oxidačnímu poškození (Sharma & Dubey 2005; Anjum et al. 2011). Schopnost antioxidantních enzymů zachytit ROS a snížit tak škodlivé účinky může korelovat s odolností rostlin vůči suchu (Anjum et al. 2011).

Během extrémního vysychání, tolerantní rostliny syntetizují velké množství neredukujících disacharidů. Mohou tak nahradit vodu pomocí návaznosti na vodíkové vazby polární zbytky aminokyselin, které jsou na povrchu bílkovin, a udržovat tak složené aktivní stavy proteinů. Adaptované rostliny vyvinuly řadu strategií, které jim umožňují přežít více působících abiotických faktorů, což poskytuje příležitost k přenosu a optimalizaci klíčových ochranných strategií do komerčně důležitých druhů obilnin, jako jsou pšenice a ječmen, kde nejsou mechanismy tolerance vůči abiotickým stresovým činitelům vždy dobře vyvinuté (Langridge et al. 2006).

### **3.4 Dopad abiotických stresových faktorů na nutriční kvalitu zrna obilnin**

Hlavní výzvou pro zvýšení cereální produkce jsou globální změny klimatu (Godfray et al. 2010; Tester & Langridge 2010; Roberts & Mattoo 2018). Je očekáváno, že celosvětová změna podnebí přinese vyšší teploty, koncentrace CO<sub>2</sub> a ozonu v atmosféře. Kompenzace jakýchkoli potenciálních výhod způsobených globální změnou klimatu jsou spojeny i s negativními dopady, které vedou k obavám o naši schopnost udržet nebo dokonce zvýšit výnosy plodin (Tester & Langridge 2010; Roberts & Mattoo 2018). Zvýšené teploty nad 30 °C výrazně ovlivňují a dramaticky snižují výnosy většiny plodin, optimální teplota pro fotosyntézu je mezi 20–25 °C (Fedoroff et al. 2010; Roberts & Mattoo 2018). Znepokojivé je i to, že vývin rostlin je při vyšších teplotách mnohem rychlejší, tudíž jim zbývá mnohem méně času na akumulaci prospěšných živin pro lidskou populaci, jako jsou sacharidy, tuky a bílkoviny. Je předpokládáno, že rostoucí hladiny CO<sub>2</sub> sníží nutriční kvalitu, hlavně obsah minerálních látek a bílkovin v zrna (Roberts & Mattoo 2018).

Abiotický stres je velmi pravděpodobný u téměř každé plodiny rostoucí v přírodních nebo kulturních podmínkách. Výskyt mírných stresových podmínek je častý, v případě sucha někdy i každodenní, a mají za následek snížení růstu, produktivity a kvality potravinářských surovin. Silné napětí může vést ke katastrofickým ztrátám. Ashraf a Harris (2005) odhadují, že celosvětově pouze 10 % obdělávané orné půdy lze klasifikovat jako oblast bez stresu.

Obilná zrna jsou složena ze sacharidů, bílkovin, lipidů, vitaminů a minerálních látek. Všechny obiloviny jsou klasifikovány jako škrobnatá zrna, jelikož minimální množství obsahu škrobu je 60 %. Druhou nejhojnější chemickou složkou jsou proteiny, jejich rozsah v obilovinách je od 8 % do 16 %. Lipidy tvoří v obilných zrnech relativně malou složku. Hrají však důležitou roli v době trvanlivosti a organoleptických vlastnostech konečných produktů (Serna-Saldivar 2010).

### 3.4.1 Sacharidy

Přibližně 80 % obilného zrna tvoří sacharidy. Pouze 3–5 % těchto sacharidů jsou strukturální, zbytek tvoří rezervní sacharidy, zejména škrob. Molekuly škrobu jsou uloženy ve škrobových zrnech umístěných v endospermu. Škrob je polymer glukózových jednotek spojených  $\alpha$ -1,4 a 1,6 - glykosidickými vazbami, které po digesti poskytují většinu energie spotřebované člověkem. Kromě svých výživových znaků hraje škrob klíčovou roli ve funkčních vlastnostech a zpracování obilovin. Škrobová zrna jsou naplněna molekulami amylozy a amylopektinu. Amylopektin, nazývaný také rozvětvený škrob, je podobný glykogenu přítomnému v játrech a svalech lidského organismu. Škrob většiny obilovin obsahuje 75 % amylopektinu a 25 % amylozy. Některé obilniny, jako jsou kukuřice, pšenice, rýže, ječmen a čirok však mohou obsahovat 95–100 % amylopektinu v zrna. Tyto obiloviny jsou nazývány voskovité, protože jejich endosperm získává tento vzhled při pohledu pouhým okem (Serna-Saldivar 2010).

Zralá obilná zrna obsahují malé množství (přibližně 2 %) mono-, di- a oligosacharidů. Většina z těchto rozpustných sacharidů je obsažena v zárodku. Fruktóza, glukóza a sacharóza jsou rozpustné sacharidy přítomné v nejvyšších množstvích. Množství těchto sacharidů je významně zvyšováno při klíčení zrna, v důsledku enzymatické hydrolýzy škrobu, nebo pokud je zrno sladováno (Serna-Saldivar 2010).

Chemické složení nerozpustné a rozpustné vlákniny je zcela odlišné. Nerozpustná složka je tvořena převážně celulózą a ligninem. Tyto chemické složky se nacházejí hlavně v buněčných stěnách, oplodí a endospermu. Celulóza je hlavním stavebním kamenem buněčné stěny a je obvykle spojována s dalšími strukturními složkami, jako jsou hemicelulózy a pektin. Na rozdíl od ostatních složek lignin není sacharid. Je vytvářen z cinnamylalkoholů, které nejprve tvoří fenylypropanové jednotky, z nichž je lignin produkován. Lignin je považován za jednu z nejodolnějších molekul vyskytujících se v přírodě díky své rezistenci vůči chemické a enzymatické degradaci (Serna-Saldivar 2010).

S ohledem na dopad environmentálního stresu na nestrukturní sacharidy jsou zajímavé dvě složky jako determinanty kvality plodiny, a to jsou koncentrace škrobu u škrobnatých základních plodin a složení sacharidů v ovoci nebo zelenině (Wang & Frei 2011). U obilných zrn bylo vystavení stresovému prostředí během fáze plnění zrn ve většině případů spojováno se snížením akumulace škrobu. Tato tendence byla pozorována u kukuřice, pšenice, ječmene a rýže. Hlavním mechanismem přispívajícím k těmto snížením koncentrace škrobu je inhibice enzymu syntázy škrobu v dozrávajícím zrně, což vede k omezené přeměně sacharidů na škrob (Wang & Frei 2011). Některé stresové faktory, jako jsou nadměrné srážky, sucho nebo nevhodný režim dusíkatých hnojiv mohou mít vliv i na další sacharidové složky, jako například  $\beta$ -glukany. Glukany jsou nejdůležitějším materiálem buněčné stěny v endospermu ječmene (70 %) a jsou nacházeny i v buněčné stěně aleuronových buněk (26 %). V ječném endospermu jsou  $\beta$ -glukany ukládány po pátém dni od opylení a jsou akumulovány až do dospělosti. Dickin et al. (2011) ve studii o obsahu  $\beta$ -glukanu v ječmeni uvedli, že hlavními faktory ovlivňující jeho obsah byly období vysetí a sucho. Vysvětlení zvýšené environmentální stability v koncentraci  $\beta$ -glukanu u ječmene vysetého na podzim, je pravděpodobně mnohem delší období vegetativního růstu, což umožňuje zvýšenou kultivaci a vývoj kořenů, nebo případně tlumení účinků jakéhokoli stresového faktoru. Ječmen vysetý na jaře totiž obsahoval nižší množství  $\beta$ -glukanu z důvodu působení faktoru sucha v období plnění zrn (Dickin et al. 2011).

### 3.4.2 Proteiny

Druhou nejzastoupenější chemickou složkou jsou různé typy proteinových frakcí distribuovaných v různých anatomických částech zrna. Proteiny v endospermu jsou běžně nazývány glutenovými proteiny, zatímco albuminy a globuliny jsou soustředěny hlavně v zárodku a jsou složeny z enzymů, nukleoproteinů a glykoproteinů. Jsou participanty biologických aktivit a hrají důležitou roli během klíčení zrna. Nutričně mají tyto proteiny nejlepší aminokyselinovou rovnováhu a kvalitu, díky dobré stravitelnosti a vysokému obsahu lysinu. Z obilovin obsahuje oves nejvyšší množství bílkovin. Ve většině obilovin je nejhojnější proteinovou frakcí prolamin. Tyto rezervní proteiny jsou syntetizovány v protoplastech během vývoje zrna. Podmínky prostředí a úrodnost půdy ovlivňují zastoupení prolaminů. Obecně platí, že vysoká úroveň hnojení dusíkem zvyšuje množství prolaminů uložených v proteinech, které jsou distribuovány v buňkách endospermu. Tato proteinová frakce má různé názvy podle obilného zrna: rýže (oryzin), kukuřice (zein), pšenice (gliadin), čirok (karin), žito (sekalin) a ječmen (hordein). Z hlediska výživy jsou prolaminy chudé na esenciální (lysin, tryptofan) a velmi bohaté na neesenciální aminokyseliny (glycin, kyselina glutamová a kyselina asparagová) (Serna-Saldivar 2010).

Množství bílkovin v obilovinách je od 8 % do 16 %. Bílkoviny z obilovin mají dobrou stravitelnost, ale postrádají přiměřenou rovnováhu esenciálního aminokyselinového spektra. Nejvíce omezující aminokyselinou je lysin, následovaný tryptofanem v kukuřici a treoninem ve většině ostatních obilovin. Množství bílkovin přítomných v obilných zrnech je děleno dle druhu a prostředí ve kterém jsou pěstovány. Koncentrace bílkovin je měněna v závislosti na podmínkách prostředí během vývoje a zrání zrna. Faktory, které nejvíce ovlivňují množství bílkovin jsou hnojení dusíkem a dostupnost vody během vývoje zrna (Serna-Saldivar 2010).



Koncentrace bílkovin v plodinách jsou ovlivněny genetickými i environmentálními faktory. Obsah a složení bílkovin jsou určujícími činiteli kvality obilných zrn a jsou citlivé na sucho, teplo a koncentraci CO<sub>2</sub> v atmosféře. Stres prostředí nebo nepříznivé podmínky růstu obvykle vyvolávají vyšší koncentrace bílkovin ve frakcích sklizených plodin. Kromě typu faktoru, nebo druhu plodiny je i načasování výskytu stresu určujícím činitelem na koncentraci bílkovin ve sklizených frakcích (Wang & Frei 2011).

Například tepelný stres snižuje ukládání škrobu v pšeničném zrně, a vede tak ke zvýšení obsahu bílkovin (Wardlaw et al. 2002; Gooding et al. 2003; Halford et al. 2015). Wrigley et al. (1994) vyzdvihli, že sucho ovlivňuje i složení bílkovin a v důsledku toho je pevnost pšeničného těsta nepříznivě ovlivněna i při krátkodobém působení vysokých teplot (> 35 °C), během tvorby zrn. Snížení pevnosti těsta je spojeno s nízkým podílem nerozpustného gluteninu, přeměněného na rozpustné proteiny gliadinu v obilce. Vyšší podíl gluteninů podporuje stabilitu mezi bílkovinami v lepku a dává tak pšeničnému těstu viskoelasticitu (Blumenthal et al. 1993; Halford et al. 2015). Během stresu z nedostatku vody, nebo nadměrných teplot je inhibována syntéza všech hlavních nutričních živin zrna, ale akumulace jednotlivých složek není potlačena ve stejné míře. Negativní dopad byl výraznější na lipidech než na bílkovinách, což vedlo k jejich významnému koncentračnímu zvýšení. V případě vodního stresu závisely změny koncentrace bílkovin na načasování výskytu stresu a druhu rostliny (Wang & Frei 2011). Teplené namáhání při plnění zrn významně snižuje hmotnost zrn v klasu. Lu et al. (2014) ve své studii naznačili, že tepelný stres během počáteční fáze vývoje zrna kukuřice způsobil značné snížení výnosů, ale obsah bílkovin v zrně byl tepelným faktorem zvýšen. Spiertz et al. (2006) ve svém experimentu předpokládali, že negativní účinek tepelného šoku na biosyntézu škrobu povede k nižší úrovni rozkladu bílkovin v zrnech pšenice, avšak rostliny pěstované v teplotním režimu 13–18 °C vykazovaly zvýšení koncentrace proteinů v důsledku tepelného šoku ve srovnání s teplotním režimem 20–25 °C. Zjištění zvýšené koncentrace bílkovin bylo tedy doprovázeno snížením suché hmotnosti jednotlivých zrn, podobně jako u kukuřice (Spiertz et al. 2006).

Celkový obsah bílkovin v zrně je také ovlivněn zvýšenou hladinou atmosférického CO<sub>2</sub>, tak, že jej snižuje, ačkoli dochází k navýšení finálního výnosu obilky (Blumenthal et al. 1996; Halford et al. 2015). Rostoucí koncentrace CO<sub>2</sub> je důležitým abiotickým činitelem pro kvalitu potravinářských plodin, který doprovází rostoucí koncentraci ozonu. Zvýšená množství CO<sub>2</sub> mají tendenci působit proti účinkům ozonu na výnos a kvalitu plodin. Povaha takových interakcí závisí na druhu a koncentraci plynu. Metaanalýza autorů Feng et al. (2008) prokázala, že u pšenice došlo ke zvýšení množství bílkovin v zrně, avšak snížení výnosu bílkovin. Stresové faktory tedy zvyšují obsah bílkovin v zrně, avšak obilky jsou celkově menší a bílkoviny v nich koncentrovanější (Wang & Frei 2011).

### 3.4.3 Lipidy

Lipidy hrají důležitou roli z hlediska stability, trvanlivosti a zpracování obilovin. Procesy mletí zrn jsou zaměřeny na odstranění oplodí a zárodečných tkání. Klíčové je selektivní odstranění klíčku nebo deaktivace jeho enzymů, protože olej bohatý na polynenasycené mastné kyseliny je vysoce citlivý na oxidaci nebo žluknutí. Více než 80 % z celkového obsahu lipidů je obsaženo v zárodku. Lipidy jsou děleny na nepolární (triglyceridy) a polární (monoglyceridy, diglyceridy, fosfolipidy a glykolipidy). Nejvyužívanější frakcí v potravinářském a farmaceutickém průmyslu jsou nepochybně triglyceridy, protože obsahují více než 95 % celkových lipidů. Během sladování, klíčení nebo chybného skladování jsou triglyceridy postupně hydrolyzovány lipázami za vzniku volných mastných kyselin. Většina mastných kyselin tvořících obilné triglyceridy je nenasycených, přibližně 70 % je tvořeno kyselinou olejovou a linolovou. Kyselina palmitová je hlavní nasycená mastná kyselina, obecně tvoří 15–25 % z celkového množství. Polární lipidy fosfolipidy a glykolipidy jsou přítomny v malém množství. Mají však důležité metabolické funkce. Z hlediska funkčnosti jsou považovány za přírodní emulgátory. Tyto sloučeniny jsou zvláště důležité v pekárenském průmyslu, protože určují strukturu těsta a prodlužují trvanlivost textury (Serna-Saldivar 2010).

Karotenoidy jsou biosyntetickými prekurzory kyslíkatých derivátů nebo xantofylů. Tyto molekuly jsou konjugované polyenové řetězce, které působí jako antioxidanty. Karotenoidy jsou velmi malou složkou obilných zrn. Jsou přítomny hlavně v endospermu kukuřice, čiroku a pšenice (Serna-Saldivar 2010).

Většina obilných zrn neobsahuje dostatek oleje, který by byl považován za vhodný pro komerční produkci, nicméně kukuřičná zrna obsahují 5 % oleje a ovesná 7 %. Kukuřičný olej je většinou využíván pro výrobu margarínu, kuchyňského oleje a v poslední době i bionafty. Hlavní složkou rostlinných olejů jsou triacylglyceroly, které jsou tvořeny třemi molekulami mastných kyselin esterifikovaných glycerolem. Různé mastné kyseliny jsou vyznačovány délkou jejich uhlovodíkového řetězce, počtem a polohou dvojných vazeb mezi atomy uhlíku v řetězci, přičemž nasycené mastné kyseliny neobsahují žádné dvojně vazby. Kukuřičný olej je obvykle vyráběn z 12% kyseliny palmitové, 2% kyseliny linolové a 1% kyseliny  $\alpha$ -linolové (Halford et al. 2015). Ali et al. (2010) prokázali, že množství kyselin v oleji se dramaticky mění v reakci na stres ze sucha, což nejen způsobuje snížení obsahu obilného oleje o 40 %, ale také způsobí zvýšení kyseliny olejové o 25 % z celkového množství na úkor kyseliny linolové.

### 3.4.4 Minerální látky a vitaminy

Minerální živiny a stopové prvky jsou nezbytné pro správný růst a vývoj rostlin. Hrají důležitou roli při snižování toxicity vyvolané přítomností těžkých kovů v plodinách. Nejdůležitější živinou, která je složkou nukleových kyselin, bílkovin a vitaminů, je dusík. Podílí se na zvýšení biosyntézy chlorofylu, fotosyntetických aktivitách a produkci enzymatických a neenzymatických antioxidantů, jako jsou prolin a glutation (Sharma & Dietz 2006; Akula & Singh 2018). Další minerální látkou je draslík, který přispívá stimulaci při prodlužování buněk a procesem osmoregulace. Kromě toho je také nezbytný pro stomatální pohyb, fotosyntetické procesy a syntézu sacharidů, proteinů a sloučenin dusíku

(Zhao et al. 2005; Singh et al. 2018). Následující minerální živinou, která je součástí regulace růstových a vývojových procesů v rostlinách je síra, patří mezi důležitou složku koenzymů, vitaminů a aminokyselin. Vápník je součástí signálních transdukčních drah, je totiž důležitým sekundárním poslem a má význam při metabolismu buněk, absorpci živin a jejich pohybech přes membrány (Akula & Singh 2018). Nedostatek minerálních látek může být výsledkem nízkého stavu živin v půdě, ale také nevelké mobility nebo nerozpustnosti živin (Ashra & Harris 2005).

Obiloviny jsou považovány za vhodný zdroj určitých minerálních látek a vitaminů. Zárodek a aleuronová vrstva jsou anatomické části, které obsahují nejvyšší koncentraci těchto živin. Různé typy mlecích systémů poskytující čisté produkty, mohou minerální látky a vitaminy znehodnotit nebo odstranit. To je hlavní důvod, proč jsou tyto čisté produkty obecně obohaceny pouze o železo, zinek, vitaminy B<sub>1</sub> a B<sub>2</sub>, niacin, pyridoxin a kyselinu listovou. Většina vitaminů B je obsažena v aleuronové vrstvě. Niacin spojený s obilovinami je přítomen ve volných a vázaných formách. V obilovinách je kyselina nikotinová silně vázaná na další komponenty, které nejsou lidským systémem dobře využívány. Fosfor je makroelement obsažen v nejvyšších koncentracích ve všech obilných zrnech. Většina tohoto esenciálního prvku je vázána na kyselinu fytoovou (kyselina myoinositol hexafosforečná) a fytin (draselné a hořečnaté soli kyseliny fytové). Kyselina fytoová má několik důležitých fyziologických funkcí, jako jsou antioxidační ochrana v době klidu, skladování fosforu, či kationtů a slouží jako prekurzor buněčných stěn. Přibližně 80 % celkového fosforu je navázáno na fytáty v pšenici, rýži a kukuřici. Většina kyseliny fytové je obsažena v aleuronových buňkách, avšak u kukuřice se toto množství nachází v klíčku. Fosfor vázaný na fytáty má nízkou biologickou dostupnost (40–80 %) a váže další minerální látky, jako je Ca, Mg, Zn, Cu a Fe, což snižuje jejich dostupnost. Dostupnost fosforu a dalších minerálních látek je zvýšena po klíčení nebo sladování a fermentaci. Hořčík se nachází ve vrstvě aleuronu a je běžně vázaný na fytáty. Většina železa, zinku a mědi je v oplodí, klíčcích a aleuronu, proto během mletí dochází k jejich značným ztrátám (Serna-Saldívar 2010).

V současné době existuje značný zájem o produkci plodin bohatých na mikroživiny, které jsou v moderní lidské stravě nedostatečné. Například selen, zinek (případně železo) a další mikroživiny jsou v moderním západním stravování nedostatečné a existuje zájem o používání rostlinné výživy ke zvýšení koncentrací těchto prvků v rostlinných produktech. Celosvětově jsou nejrozšířenější živiny v lidské stravě nedostatečně nutričně vyváženy na obsah železa, zinku a jódu, přičemž důležitý je také vápník, selen, hořčík a měď (Ramakrishnan 2002; White & Broadley 2009; Stein 2010; Barker & Pilbeam 2015).

Jelikož je akumulace živin v rostlinách ovlivňována životním prostředím, je zřejmé, že nízké koncentrace základních prvků v plodinách lze řešit také změnami v agronomických postupech, zejména změnami ve výživě rostlin, které zvyšují dostupnost prvků (White & Brown 2010; Barker & Pilbeam 2015). Ve studii Chaturvedi et al. (2017) zkoumali kvalitu a akumulaci minerálních látek rýžového zrna, při působení zvýšeného CO<sub>2</sub> a jeho kombinace s vysokými teplotami. Všechny makro a mikroživiny zaznamenaly 4–34% pokles při kombinaci zvýšeného CO<sub>2</sub> a vysokých teplot, nejvyšší snížení bylo zaznamenáno u manganu (34 %) a mědi (31 %), zatímco při působení pouze zvýšeného CO<sub>2</sub> bylo pozorováno snížení hořčíku (18 %) a železa (20 %). Avšak nadměrné množství CO<sub>2</sub> přispělo z vysokým výnosům, pokud nebylo v kombinaci s tepelným stresovým faktorem, kdy docházelo

k významnému snížení produkce (Chaturvedi et al. 2017). Dalším důvodem nízké dostupnosti mikroživin je to, že zásoby půdy jsou vyčerpány, protože výnosy plodin odstraněných z půdy se zvýšily v důsledku zvýšeného používání hnojiv NPK (hnojiva obsahující prvky N, P, K). Toto vyčerpání mikroprvků z půdy je často označováno jako těžba živin a představuje hrozbu nejen pro nutriční kvalitu sklizených rostlinných produktů, ale také pro celkový výnos plodin (Barker & Pilbeam 2015).

### 3.4.5 Další sekundární metabolity

V obilninách jsou hlavní sekundární metabolity s antioxidační aktivitou řazeny do tří skupin zahrnující fenolové sloučeniny, karotenoidy a izoprenoidy (Atanasova-Penichon et al. 2016). Sekundární metabolity rostlin jsou často označovány jako sloučeniny, které nemají zásadní roli v udržování životních procesů v rostlinách, ale jsou důležité pro to, aby rostlina při adaptaci a obraně interagovala se svým prostředím (Akula & Ravishankar 2011). Sekundární metabolity chrání rostliny před nepříznivými podmínkami okolí. Stresové situace stimulují produkci a uvolňování těchto metabolitů, které rostlinám poskytují ochranný mechanismus (Das & Bhattacharya 2016). Sekundární metabolity také přispívají ke specifickým pachům, chutím a barvám rostlin. Mají významné a praktické využití v lékařských, výživových a kosmetických oborech, kromě toho jsou důležité ve fyziologii stresu rostlin pro adaptaci. Produkce těchto sloučenin je často nízká (méně než 1 %) a velmi závisí na fyziologickém a vývojovém stádiu rostliny (Akula & Ravishankar 2011).

Na celkové antioxidační aktivitě obilného zrna se největší mírou podílejí fenolové sloučeniny. Obecně jsou kategorizovány jako fenolové kyseliny, flavonoidy a taniny. Fenolové kyseliny jsou deriváty kyseliny benzoové a skořicové, patří tak mezi převládající fenolové sloučeniny nacházející se v rostlinách. Fenoly v obilninách existují jak v rozpustné (volné), tak i v nerozpustné (na buněčnou stěnu vázané) formě. Rozpustné fenolové kyseliny jsou buď volné nebo esterifikovány do sacharidových konjugátů. Nerozpustné fenolové kyseliny jsou spojeny s různými polysacharidy a ligninem díky esterovým a éterovým vazbám. Fenolové sloučeniny jsou koncentrovány hlavně ve vnějších vrstvách zrna. Studie porovnávající složení fenolových sloučenin v obilovinách odhadují významné rozdíly mezi typy obilnin v rámci odrůd, jakož i v zrnových frakcích (Atanasova-Penichon et al. 2016). Fenolové kyseliny jsou spojeny s různými funkcemi, včetně příjmu živin, syntézy proteinů, enzymové aktivity, fotosyntézy a alelopatie. Kromě svých rolí v rostlinách mohou fenolové sloučeniny poskytovat při jejich konzumaci i zdravotní výhody (snížení rizika chronických onemocnění) (Van Hung 2016).

Flavonoidy, třída fenolových sloučenin s nízkou molekulární hmotností, hraje v rostlinách důležitou roli, jako jsou ochrana před UV zářením, obrana proti patogenům a škůdcům, signalizace pomocí mikroorganismů, regulace transportu auxinu a pigmentace. Flavonoidy patří do skupiny fenolů, která je složena ze dvou aromatických kruhů spojených třemi uhlíky. V poslední době byla velká pozornost zaměřena zejména na funkce flavonoidů v reakci na zhoršení environmentálních podmínek (Ma et al. 2014). Markham et al. (1998) srovnávali obsah C-glykosid flavonů v různých kultivarech rýže pod UV zářením. Výsledky ukázaly, C-glykosid flavony byly zvýšeny UV zářením v kultivaru rýže tolerantní vůči záření, ale chyběly v citlivém kultivaru. Kromě dlouhodobě uváděných funkcí ochrany proti UV záření

je biosyntéza flavonoidů také regulována v reakci na celou řadu dalších abiotických stresových faktorů, jako jsou chlad, salinita a sucho (Ma et al. 2014).

Karotenoidy jsou po flavonoidech druhou největší skupinou přirozeně se vyskytujících lipofilních pigmentů (žluté, oranžové a červené barvy), syntetizovaných ve všech fotosyntetických organismech včetně rostlin, řas, bakterií a kvasinek. Na základě přítomnosti nebo nepřítomnosti kyslíku v jejich struktuře jsou karotenoidy klasifikovány na xantofyly obsahující kyslík a karoteny bez kyslíku. Hlavními funkcemi karotenoidů jsou absorpce přebytečné světelné energie ve fotosyntetických organismech a ochrana před fotooxidačním poškozením. Během fotosyntézy karotenoidy absorbují světelnou energii na chlorofylové molekuly. Karotenoidy jsou první obrannou linií mechanismu, který zastaví ROS, konečný faktor zodpovědný za fotooxidační poškození v rostlinách, a to buď fyzicky (mechanismem degradace excitační energie v teplo) nebo chemicky (přímou reakcí s kyslíkem) (Stephen et al. 2016). Obilniny mají nejnižší obsah karotenoidů, velký význam však podpořil rozvoj programů, které jsou zaměřovány na zvýšení karotenoidů pomocí selektivního množení obilnin. Byly vyvinuty nové odrůdy kukuřice a rýže se zvýšeným obsahem  $\beta$ -karotenu v jejich endospermu. Barva endospermu, způsobená hlavně akumulací karotenoidů je důležitým kritériem ve šlechtitelských programech i u pšenice. Znalosti koncentrace a složení karotenoidů jsou užitečné pro šlechtitele při vývoji kultivarů se zlepšenými nutričními vlastnostmi. Například hexaploidové tritordeum vykazuje vysoký endospermický žlutý pigment a obsah karotenoidů v důsledku genomu z ječmene. Stejně jako u pšenice a dalších obilných zrn, lutein je hlavním karotenoidem semen tritordea, který je 5–8krát vyšší než u pšenice a má charakteristický esterifikační vzorec s mastnými kyselinami (Mellado-Ortega & Hornero-Méndez 2012; Rodríguez-Suárez et al. 2014).

Maiti et al. (2009) zkoumali toleranci vůči salinitě u rýže, kde byl obsah celkového chlorofylu a karotenoidů v zrně snížen, jak v kyselém, tak i v alkalickém prostředí. Snížení schopnosti fotosyntézy u zasolených rostlin záviselo nejen na snížení dostupného  $\text{CO}_2$  uzavíráním průduchů, ale také na zvyšujících se účincích listové vody a osmotického potenciálu, vodivosti průduchů, rychlosti transpirace, relativním obsahu listové vody a biochemických složek (Maiti & Satya 2014). Podobných výsledků bylo dosaženo i u některých kultivarů kukuřice a pšenice, kde došlo ke značnému snížení obsahu chlorofylu a karotenoidů při působení sucha, ale po opětovném zalévání bylo pozorováno zotavení (Maiti & Satia 2014).

## 4 Závěr

Abiotické stresové faktory byly, jsou a budou globálním problémem, které budou vážně omezovat celosvětovou produkci a kvalitu plodin, nedávná změna klimatu tuto situaci učinila ještě závažnější. Abiotické stresy ovlivňují růst, suchou hmotu a produkci rostlin. Načasování, doba trvání, závažnost a rychlost vývoje plodin mají nepochybně klíčovou roli v určování schopnosti rostliny reagovat na nedostatek vody a další faktory (Anjum et al. 2011).

Je předpokládáno, že stresové abiotické faktory, a to hlavně globální oteplování budou mít negativní dopady na zemědělskou produkci a produktivitu. Současná světová populace (7,9 miliardy lidí) vzroste do roku 2100 na 9,6 až 12,3 miliardy a nejpravděpodobněji k tomuto nárůstu dojde v Africe a jižní Asii. Současné trendy růstu výnosu nestačí k tomu, aby odpovídaly rostoucí poptávce po potravinách. Změny podnebí, nepravidelné srážky a zvyšování teplot vedou na mnoha místech k častějším a delším suchým intervalům a vlnám veder. Kromě ovlivnění růstu a výnosu plodin mohou tyto změny působit i na výkonnost plodin, nebo zvýšit eventuality napadení hmyzem a jinými škůdci, či chorobami. Klesající kvalita plodin a zvýšená rizika kontaminace potravin a krmiv plísněmi produkujícími mykotoxiny mají potenciál nepříznivě ovlivnit zdraví lidí i zvířat (Dwivedi et al. 2018).

Na celém světě je pěstováno více než 160 milionů hektarů obilnin a luštěnin. Regiony, kde jsou tyto plodiny pěstovány, jsou náchylné k suchu a tepelnému stresu, mají omezené půdní zásoby živin a představují 60 % chudého a podvyživeného obyvatelstva na planetě. Nedávná studie zahrnující šest hlavních skupin komodit plodin ve 131 zemích vykázala ztráty z let 1961–2014 o 1,6 % při produkci obilovin v důsledku sucha a vysokých teplot (Dwivedi et al. 2018).

Důraz na budování zdravé půdy v systémech ekologické produkce využívajících krycí plodiny a jiné organické materiály bude muset být kombinován s vývojem nových kultivarů plodin s využitím tradičních technik šlechtění nebo genetického inženýrství. Je potřeba vyvinout nové kultivary plodin, které budou mít zvýšenou toleranci k abiotickým stresovým faktorům a zároveň nabízet vyšší výnosy a nutriční kvality, při současné nižší spotřebě vody, hnojiv a dalších vstupů. Společně s vývinem udržitelnějších metod proti šíření patogenů, škůdců a plevelů (Godfray et al. 2010; Roberts & Mattoo 2018).

Dostupnost obsahově výživných potravin budoucím světovým generacím představuje pro zemědělství obrovské výzvy, jelikož odhady naznačují, že bude potřeba zdvojnásobit rostlinnou výrobu, ale zároveň bude nutné snížit emise skleníkových plynů ze zemědělského sektoru o 80 %. Rostlinnou produkci nelze však navýšit, jednoduše zvětšením výměry půdy nebo využitím minulých metod intenzifikace zemědělství. Výroba potravin byla v historii zdvojnásobena díky podstatnému používání syntetických hnojiv, pesticidů a zavlažování, to mělo však dopad na životní prostředí. Budoucí výroba potravin bohatých na živiny bude vyžadovat systémy produkce plodin příští generace se sníženou závislostí na syntetických hnojivech a pesticidech (Roberts & Mattoo 2018).

Nejdůležitějšími faktory, které bude zapotřebí udržet bude biologická rozmanitost druhů v jejich přirozených stanovištích. Zamezit bude potřeba i nadměrnému plýtvání vody v rostlinné výrobě a znečištění agrochemikáliemi. Tyto požadavky přinášejí v produkci rostlin velké výzvy a také významné příležitosti (Barker & Pilbeam 2015).

## 5 Seznam literatury

- Abdelhalim TS, Abdelhalim NS, Kamal NM, Mohamed EE, Hassan AB. 2021. Exploiting the potential of Sudanese sorghum landraces in biofortification: Physicochemical quality of the grain of sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) landraces. Food Chemistry (e127604) DOI: 10.1016/j.foodchem.2020.127604.
- Ahmed M, Stockle CO. 2017. Quantification of Climate Variability, Adaptation and Mitigation for Agricultural Sustainability. Springer International Publishing, Switzerland.
- Aiqing S, Somayanda I, Sebastian SV, Singh K, Gill K, Prasad PVV, Jagadish SVK. 2018. Heat Stress during Flowering Affects Time of Day of Flowering, Seed Set, and Grain Quality in Spring Wheat. Crop Science Society of America **58**:380–392.
- Akula R, Ravishankar GA. 2011. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. Plant Signaling & Behavior **6**:1720–1831.
- Akula R, Singh GS. 2018. Metabolic Adaptations in Plants During Abiotic Stress. CRC Press, Boca Raton.
- Ali Q, Ashraf M, Anwar F. 2010. Seed composition and seed oil antioxidant activity of maize under water stress. Journal of the American Oil Chemists' Society **87**:1179–1187.
- Ali Q, Ashraf M. 2011. Exogenously applied glycinebetaine enhances seed and seed oil quality of maize (*Zea mays* L.) under water deficit conditions. Environmental and Experimental Botany **71**:249–259.
- Allen DJ, Ort DR. 2001. Impact of chilling temperatures on photosynthesis in warm climate plants. Trends in Plant Science **6**:36–42.
- Altenbach SB, DuPont F, Kothari K, Chan R, Johnson E, Lieu D. 2003. Temperature, water and fertilizer influence the timing of key events during grain development in a US spring wheat. Journal of Cereal Science **37**:9–20.
- Anjum SA, Xie XY, Wang LC, Saleem MF, Man C, Lei W. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. African Journal of Agricultural Research **9**:2026-2032.
- Apel K, Hirt H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. Annual Review of Plant Biology **55**:373–399.
- Araus JL, Slafer GA, Royo C, Serret MD. 2008. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. Critical Reviews in Plant Science **27**:377–412.
- Ashraf M, Foolad MR. 2007. Roles of glycinebetaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environmental and Experimental Botany **59**:206–216.
- Ashraf M, Harris P. 2005. Abiotic stresses. Taylor & Francis, Boca Raton.
- Ashraf M. 2014. Stress-Induced Changes in Wheat Grain Composition and Quality. Food Science and Nutrition **54**:1576–1583.

- Atanasova-Penichon, Barreau C, Richard-Forget F. 2016. Antioxidant Secondary Metabolites in Cereals: Potential Involvement in Resistance to Fusarium and Mycotoxin Accumulation. *Frontiers in Microbiology* (e566) DOI: 10.3389/fmicb.2016.00566.
- Avnery S, Mauzerall DL, Liu J, Horowitz LW. 2011. Global crop yield reductions due to surface ozone exposure: 2. Year 2030 potential crop production losses and economic damage under two scenarios of O<sub>3</sub> pollution. *Atmospheric Environment* **45**:2297–2309.
- Balla K, Rakszegi M, Li Z, Békés F, Bencze S, Veisz O. 2011. Quality of winter wheat in relation to heat and drought shock after anthesis. *Czech Journal of Food Sciences* **29**:117–128.
- Barker AV, Pilbeam DJ. 2015. *Handbook of Plant Nutrition*. CRC Press, Boca Raton.
- Barkla BJ. 2016. Identification of Abiotic Stress Protein Biomarkers by Proteomic Screening of Crop Cultivar Diversity. *Proteomes* (e3) DOI: 10.3390/proteomes4030026.
- Barnabas SB, Jager K, Fether A. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environment* **31**:11–38.
- Barutçular C, Dizlek H, EL-Sabagh A, Sahin T, Elsabagh M, Islam MS. 2016. Nutritional quality of maize in response to drought stress during grain-filling stages in mediterranean climate condition. *Journal of Experimental Biology and Agricultural Sciences* **4**:644–652.
- Blumenthal C, Rawson HM, McKenzie E, Gras PW, Barlow EWR, Wrigley CW. 1996. Changes in wheat grain quality due to doubling the level of atmospheric CO<sub>2</sub>. *Cereal Chemistry* **73**:762–766.
- Blumenthal CS, Barlow EWR, Wrigley CW. 1993. Growth environment and wheat quality: the effect of heat stress on dough properties and gluten proteins. *Journal of Cereal Science* **18**:3–21.
- Byrne PF, Bolanos J, Edmeades GO, Eaton DL. 1995. Grains from selection under drought versus multilocation testing in related tropical maize populations. *Crop Science* **35**:63–69.
- Calanca PP. 2017. Effects of Abiotic Stress in Crop Production. Pages 165–180 in Ahmed M, Stockle CO, editors. *Quantification of Climate Variability, Adaptation and Mitigation for Agricultural Sustainability*. Springer International Publishing, Switzerland.
- Campestre MP, Castagno LN, Estrella MJ, Ruiz OA. 2016. Lotus japonicus plants of the Gifu B-129 ecotype subjected to alkaline stress improve their Fe<sup>2+</sup> bioavailability through inoculation with *Pantoea eucalypti* M91. *Journal of Plant Physiology* **192**:47–55.
- Ciacci C, Maiuri L, Caporaso N, Bucci C, Del Giudice L, Rita Massardo D, Pontieri P, Di Fonzo N, Bean SR, Ioerger B, Londei M. 2007. Celiac disease: In vitro and in vivo safety and palatability of wheat-free sorghum food products. *Clinical Nutrition* **26**:700–805.
- Colavolpe B, Espasandin F, Vilas JM, Maiale S, Sansberro P, Ruiz OA. 2019. Effects of Different Abiotic Stresses on Primary Metabolism. Pages 3–16 in Akula R, Singh GS, editors. *Metabolic Adaptations in Plants During Abiotic Stress*. CRC Press, Boca Raton



- Cornic G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* **5**:187–188.
- Das S, Bhattacharya SS. 2016. Environmental Stress and Stress Biology in Plants. Pages 1–39 in Siddiqui MW, Bansal V, editors. *Plant Secondary Metabolites, Volume Three*. Apple Academic Press, New York.
- De Leonardis AM, Fragasso M, Beleggia R, Ficco DBM, de Vita P, Mastrangelo AM. 2015. Effects of Heat Stress on Metabolite Accumulation and Composition, and Nutritional Properties of Durum Wheat Grain. *International Journal of Molecular Sciences* **16**:30382–30404.
- Demiral T, Turkan I. 2004. Does exogenous glycinebetaine affect antioxidative system of rice seedlings under NaCl treatment? *Journal of Plant Physiology* **161**:1089–1110.
- Devi PB, Vijaya bharathi R, Sathyabama S, Malleshi NG, Priyadarisini VB. 2014. Health benefits of finger millet (*Eleusine coracana* L.) polyphenols and dietary fiber: a review. *Journal of Food Science and Technology* **51**:1021–1040.
- Dickin E, Steel K, Frost G, Edwards-Jones G, Wright D. 2011. Effect of genotype, environment and agronomic management on  $\beta$ -glucan concentration of naked barley grain intended for health food use. *Journal of Cereal Science* **54**:44–52.
- Duffus CM, Cochrane MP. 1993. Formation of the barley grain—Morphology, physiology, and biochemistry. Pages 31–72 in MacGregor AW, Bhatti RS, editors. *Barley: Chemistry and Technology*. American Association of Cereal Chemists, St. Paul.
- Duodu KG, Taylor JRN, Belton PS, Hamaker BR. 2003. Factors affecting sorghum protein digestibility. *Journal of Cereal Science* **38**:117–131.
- Dwivedi SL, Scheben A, Edwards D, Spillane C, Ortiz R. 2017. Assessing and Exploiting Functional Diversity in Germplasm Pools to Enhance Abiotic Stress Adaptation and Yield in Cereals and Food Legumes. *Frontiers in Plant Science* (e1461) DOI: 10.3389/fpls.2017.01461.
- Dwivedi SL, Siddique KHM, Farooq M, Thornton PK, Ortiz R. 2018. Using Biotechnology-Led Approaches to Uplift Cereal and Food Legume Yields in Dryland Environments. *Frontiers in Plant Science* (e1249) DOI: 10.3389/fpls.2018.01249.
- FAO. 2009. FAOSTAT. FAO, Rome. Available from <http://www.fao.org/faostat/> (accessed February 2021).
- FAO. 2015. FAOSTAT. FAO, Rome. Available from <http://www.fao.org/faostat/> (accessed January 2021).
- FAO. 2017. FAOSTAT. FAO, Rome. Available from <http://www.fao.org/faostat/> (accessed February 2021).
- FAO. 2018. FAOSTAT. FAO, Rome. Available from <http://www.fao.org/faostat/> (accessed January 2021).

- Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development* **29**:185–212.
- Feng ZZ, Kobayashi K, Ainsworth EA. 2008. Impact of elevated ozone concentration on growth, physiology, and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.): a meta-analysis. *Global Change Biology* **14**:2696–2708.
- Fitzgerald M, Ferraz JP. 2017. Advances in understanding the role of rice in nutrition. Pages 167–178 in Sasaki T, editor. *Achieving sustainable cultivation of rice*. Burleigh Dodds Science Publishing, London.
- Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, Sharkey TD. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology* **6**:1–11.
- Frei M, Tanaka JP, Wissuwa M. 2008. Genotypic variation in tolerance to elevated ozone in rice: dissection of distinct genetic factors linked to tolerance mechanisms. *Journal of Experimental Botany* **59**:3741–3752.
- Fuhrer J. 2009. Ozone risk for crops and pastures in present and future climates. *Naturwissenschaften* **96**:173–194.
- Gárriz A, Dalmaso MC, Marina M, Rivas EI, Ruiz OA, Pieckenstain FL. 2003. Polyamine metabolism during the germination of *Sclerotinia sclerotiorum* ascospores and its relation with host infection. *New Phytologist* **161**:847–854.
- Giordano D, Reyneri A, Locatelli M, Coisson JD, Blandino M. 2019. Distribution of bioactive compounds in pearled fractions of tritordeum. *Food Chemistry* (e125228) DOI: 10.1016/j.foodchem.2015.07.057.
- Godfray HCJ, Beddington JR, Crute IR, Haddad L, Lawrence D, Muir JF, Robinson S, Thomas SM, Toulmin C. 2010. Food security: The challenge of feeding 9 billion people. *Science* **237**:812–818.
- Gooding MJ, Ellis RH, Shewry PR. 2003. Effects of restricted water availability and increased temperature on the grain filling, drying and quality of winter wheat. *Journal of Cereal Science* **37**:295–309.
- Guedira M, Paulsen GM. 2002. Accumulation of starch in wheat grain under different shoot/root temperatures during maturation. *Functional Plant Biology* **29**:495–503.
- Gupta S, Gupta SM, Gupta AK, Gaur VS, Kumar A. 2014. Fluctuation of Gof1/Dof2 expression ratio under the influence of varying nitrogen and light conditions: Involvement in differential regulation of nitrogen metabolism in two genotypes of finger millet (*Eleusine coracana* L.). *Gene* **546**:327–335.
- Gupta SM, Arora S, Mirza N, Pande A, Lata C, Puranik S, Kumar J, Kumar A. 2017. Finger Millet: A “Certain“ Crop for an “Uncertain“ Future and a Solution to Food Insecurity and Hidden Hunger under Stressful Environments. *Frontiers in Plant Science* (e643) DOI: 10.3389/fpls.2017.00643.

- Halford NG, Curtis TY, Chen Z, Huang J. 2015. Effects of abiotic stress and crop management on cereal grain composition: implication for food quality and safety. *Journal of Experimental Botany* **66**:1145–1156.
- Hansen HB, Møller B, Andersen SB, Jørgensen JR, Hansen Å. 2004. Grain Characteristics, Chemical Composition, and Functional Properties of Rye (*Secale cereale* L.) As Influenced by Genotype and Harvest Year. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **52**:2282–2291.
- Harris D, Tripathi RS, Joshi A. 2002. On-farm seed priming to improve crop establishment and yield in dry direct-seeded rice. Pages 231–240 in Pandey S, Mortimer M, Wade L, Tuong TP, Lopes K, Hard B, editors. *Direct seeding: Research Strategies and Opportunities*. International Research Institute, Manila, Philippines.
- Henry C, Bledsoe SW, Griffiths CA, Kollman A, Paul MJ, Sakr S, Lagrimini M. 2015. Differential role for trehalose metabolism in salt stressed maize. *Plant Physiology* **169**:1072–1089.
- Henry RJ, Saini HS. 1989. Characterization of Cereals Sugars and Oligosaccharides. *Cereal Chemistry* **66**:362–365.
- Horváth E, Pál M, Szalai G, Páldi E, Janda T. 2007. Exogenous 4- hydroxybenzoic acid and salicylic acid modulate the effect of short-term drought and freezing stress on wheat plants. *Biology of Plants* **51**:480–487.
- Hossain MA, Wani SH, Bhattacharjee S, Burritt DJ, Tran LSP. 2016. *Drought Stress Tolerance in Plants*, Vol 1. Springer International Publishing, Switzerland.
- Hsiao TC, O’Toole JC, Yambao EB, Turner NC. 1984. Influence of osmotic adjustment on leaf rolling and tissue death in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Physiology* **75**:338.
- Hui-yong L, Lübberstend T. 2018. *Journal of Integrative Agriculture* **17**:965–974.
- Hurkman WJ, McCue KF, Altenbach SB, Korn A, Tanaka CK, Kothari KM, Johnson EL, Bechtel DB, Wilson JD, Anderson OD, DuPont FM. 2003. Expression of genes for starch biosynthesis is regulated by high temperature in developing wheat endosperm. *Plant Science* **164**:873–881.
- Hussain M, Malik MA, Farooq M, Ashraf MY, Cheema MA. 2008. Improving drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower. *Journal of Agronomy and Crop Science* **194**:193–199.
- Chandra S. 2003. Effects of leaf age on transpiration and energy exchange of *Ficus glomerata*, a multipurpose tree species of central Himalayas. *Physiology and Molecular Biology of Plants* **9**:255–260.
- Chaturvedi AK, Bahuguna RN, Pal M, Shah D, Maurya S, Jgadish KSV. 2017. Elevated CO<sub>2</sub> and heat stress interactions affect grain yield, quality and mineral nutrient composition in rice under field conditions. *Field Crops Research* **206**:149–157.

- Chaves MM, Costa JM, Zarrouka O, Pinheiro C, Lopes CM, Pereira JS. 2016. Controlling stomatal aperture in semi-arid regions: The dilemma of saving water or being cool? *Plant Science* **251**:54–64.
- Chaves MM, Maroco JP, Pereira JS. 2003. Understanding plant responses to drought from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* **30**:239–264.
- Ignjatovic-Micic D, Vancetovic J, Trbovic D, Dumanovic Z, Kostadinovic M, Bozinovic S. 2015. Grain Nutrient Composition of Maize (*Zea mays* L.) Drought-Tolerant Populations. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **63**:1251–1260.
- Impa SM, Perumal R, Bean AR, Sunoj VSJ, Jagadish SVK. 2019. Water deficit and heat stress induced alterations in grain physico-chemical characteristics and micronutrient composition in field grown grain sorghum. *Journal of Cereal Science* **86**:124–131.
- Inamdar AA, Sakhare SD. 2019. Wheat. Pages 235–257 in Mir SA, Manickavasagan A, Shah MA, editors. *Whole Grains: Processing, Product Development, and Nutritional Aspects*. Taylor & Francis, Boca Raton.
- Kaiser WM, Kaiser G, Schöner S, Neimanis S. 1981. Photosynthesis under osmotic stress. Differential recovery of photosynthetic activities of stroma enzymes, intact chloroplasts and leaf slices after exposure to high solute concentrations. *Planta* **153**:430–435.
- Kaszuba J, Kapusta I, Posadzka Z. 2021. Content of Phenolic Acids in the Grain of Selected Polish Triticale Cultivars and Its Products. *Molecules* (e562) DOI: 10.3390/molecules26030562.
- Kramer PJ, Boyer JS. 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, California.
- Kumar A, Basu S, Ramehowda V, Pereira A. 2017. Mechanisms of drought tolerance in rice. Pages 131–156 in Sasaki T, editor. *Achieving sustainable cultivation of rice*. Burleigh Dodds Science Publishing, London.
- Kumar A, Venuprasad V, Atlin GN. 2007. Genetic analysis of rainfed lowland rice drought tolerance under naturally-occurring stress in eastern India: heritability and QTL effects. *Fields Crops Res.* **103**:42–52.
- Langridge P, Paltridge N, Fincher G. 2006. Functional genomics of abiotic stress tolerance in cereals. *Briefings in Functional Genomics* **4**:343–354.
- Langridge P. 2017. *Achieving sustainable cultivation of wheat*. Burleigh Dodds Science Publishing, London.
- Lata C, Gupta S, Prasad M. 2013. Foxtail millet: a model crop for genetic and genomic studies in bioenergy grasses. *Critical Reviews in Biotechnology* **33**:328–343.
- Lata C. 2015. Advances in omics for enhancing abiotic stress tolerance in millets. *Proceedings of the Indian National Science Academy* **81**:397–417.
- Lebovitz HE. 2001. Effect of the postprandial state on non-traditional risk factors. *The American Journal of Cardiology* **88**:20–25.

- Lee WJ, Pedersen JF, Shelton DR. 2002. Relationship of sorghum kernel size to physiochemical, milling, pasting and cooking properties. *Food Research International* **35**:643–649.
- Li Y, Ma X, Wang T, Li Y, Liu C, Liu ZZ, Sun BC, Shi YS, Song YC, Carlone M, Bubeck D, Bhardwaj H, Whitaker D, Wilson W, Jones E, Wright K, Sun SK, Niebur W, Smith S. 2011. Increasing maize productivity in China by planting hybrids with germplasm that responds favorably to higher planting densities. *Crop Science* **51**:2391–2400.
- Lobell DB, Burke MB, Tebaldi C, Mastrandrea MD, Falcon WP, Naylor RL. 2008. Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science* **319**:607–610.
- Lu D, Sun X, Yan F, Wang X, Xu R, Lu W. 2014. Effects of Heat Stress at Different Grain-Filling Phases on the Grain Yield and Quality of Waxy Maize. *Cereal Chemistry* **91**:189–194.
- Ma D, Sun D, Wang C, Li Y, Guo T. 2014. Expression of flavonoid biosynthesis genes and accumulation of flavonoid in wheat leaves in response to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry* **80**:60–66.
- Maiti RK, Rodriguez HG, Yadav VK, Weded KA, Vidyasagar P. 2009. Salt tolerance of nine rice hybrids and their parents at the seeding stage. *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology* **2**:199–205.
- Maiti RK, Satya P. 2014. Research advances in major cereal crops for adaptation to abiotic stresses. *GM Crops & Food* **5**:259–279.
- Marina M, Maiale S, Rossi F, Romero M, Rivas M, Gárriz A, Ruiz O, Pieckenstein F. 2008. Apoplastic polyamine oxi-dation plays different roles in local responses of tobacco to infection by the necrotrophic fungus *Sclerotinia sclerotiorum* and the biotrophic bacterium *Pseudomonas*. *Plant Physiology* **147**:2164–2178.
- Markham KR, Tanner GJ, Cassi-Lit M, Whitecross MI, Nayudu M, Mitchell KA. 1998. Possible protective role for 3',4'-dihydroxyflavones induced by enhanced UV-B in a UV-tolerant rice cultivar. *Phytochemistry* **49**:1913–1919.
- Mbithi-Mwikya S, Ooghe W, Van Camp J, Nagundi D, Huyghebaert A. 2000. Amino acid profiles after sprouting, autoclaving, and lactic acid fermentation of finger millet (*Eleusine coracana*) and kidney beans (*Phaseolus Vulgaris* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **48**:3081–3085.
- McKevith B. 2004. Nutritional aspects of cereals. *British Nutrition Foundation* **29**:111–142.
- Mellado-Ortega E, Hornero-Méndez D. (2012). Isolation and identification of lutein esters, including their regioisomers, in tritordeum (*xTritordeum* Ascherson et Graebner) grains: evidence for a preferential xanthophyll acyltransferase activity. *Food Chemistry* **135**:1344–1352.
- Menconi M, Sgherri CLM, Pinzino C, Navari-Izzo F. 1995. Activated oxygen production and detoxification in wheat plants subjected to a water deficit programme. *Journal of Experimental Botany* **46**:1123–1130.

- Mirsky SB, Curran WS, Mortensen DA, Ryan MR, Shumway DL. 2009. Control of Cereal Rye with a Roller/Crimper as Influenced by Cover Crop Phenology. *Agronomy Journal* **101**:1589–1596.
- Moller IM, Jensen PE, Hansson A. 2007. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology* **58**:459–481.
- Muchow RC, Hammer GL, Vanderlip RL. 1994. Assessing climatic risk to sorghum production in water-limited subtropical environments. II. Effects of planting date, soil water at planting, and cultivar phenology. *Field Crops Research* **36**:235–246.
- Munns R, James RA, Läuchli A. 2006. Approaches to increasing the salt tolerance of wheat and other cereals. *Journal of Experimental Botany* **57**:1025–1043.
- Nayyar H, Walia DP. 2003. Water stress induced proline accumulation in contrasting wheat genotypes as affected by calcium and abscisic acid. *Biology of Plants* **46**:275–279.
- Nonami H. 1998. Plant water relations and control of cell elongation at low water potentials. *Journal of Plant Research* **111**:373–382.
- Nyström L, Lampi AM, Andersson AAM, Kamal-Eldin A, Geubruers K, Courtin CM, Delcour AJ, Li L, Ward JL, Fraš A, Boros D, Rakszegi M, Bedo Z, Shewry PR, Pironen V. 2008. Phytochemicals and Dietary Fiber, Components in Rye Varieties in the HEALTHGRAIN Diversity Screen. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* **56**:9758–9766.
- Ortiz R, Sayre KD, Govaerts B, Gupta R, Subbarao GV, Ban T, Hodson D, Dixon JA, Ortiz-Monasterio JI, Reynolds M. 2008. Climate change: Can wheat beat the heat? *Agriculture, Ecosystems & Environment* **126**:46–58.
- Parvaiz A, Satyawati S. 2008. Salt stress and phyto-biochemical responses of plants: A review. *Plant Soil and Environment* **54**:89–99.
- Paz RC, Reinoso H, Espasandin FD, Gonzalez Antivilo FA, Sansberro PA, Rocco RA, Ruiz OA, Menéndez AB. 2014. Alkaline, saline and mixed saline-alkaline stresses induce physiological and morpho-anatomical changes in *Lotus tenuis* shoots. *Plant Biology* **16**:1042–1049.
- Paznocht L, Burešová B, Kotíková Z, Martinek P. 2021. Carotenoid content of extruded and puffed products made of colored-grain wheats. *Food Chemistry* (e127951) DOI: 10.1016/j.foodchem.2020.127951.
- Peterson CG, Eskersten H. 2007. Prediction of grain protein in spring malting barley grown in northern Europe. *European Journal of Agronomy* **27**:205–214.
- Pinto RS, Reynolds MP, Mathews KL, McIntyre CL, Olivares-Villegas JJ, Chapman SC. 2010. Heat and drought adaptive QTL in a wheat population designed to minimize confounding agronomic effects. *Theoretical and Applied Genetics* **121**:1001–1021.
- Punia S. 2020. *Barley*. Taylor & Francis, Boca Raton.

- Ramakrishnan SR, Ravichandran K, Antony U. 2019. Millets. Pages 103–129 in Mir SA, Manickavasagan A, Shah MA, editors. Whole Grains: Processing, Product Development, and Nutritional Aspects. Taylor & Francis, Boca Raton.
- Ramakrishnan U. 2002. Prevalence of micronutrient malnutrition worldwide. *Nutrition Reviews* **60**:46–52.
- Rao BD, Devi S, Kiranmai E, Tonapi VA. 2019. Sorghum. Pages 197–235 in in Mir SA, Manickavasagan A, Shah MA, editors. Whole Grains: Processing, Product Development, and Nutritional Aspects. Taylor & Francis, Boca Raton.
- Rao BD, Devi S, Kiranmai E, Tonapi VA. 2019. Sorghum. Pages 197–235 in Mir SA, Manickavasagan A, Shah MA, editors. Whole Grains: Processing, Product Development, and Nutritional Aspects. Taylor & Francis, Boca Raton.
- Ren ZH, Gao JP, Li LG, Cai XL, Huang W, Chao DY, Zhu MZ, Wang ZY, Luan S, Lin HX. 2005. A rice quantitative trait locus for salt tolerance encodes a sodium transporter. *Nature Genetics* **37**:1141–1146.
- Roberts DP, Mattoo AK. 2018. Sustainable Agriculture-Enhancing Environmental Benefits, Food Nutritional Quality and Building Crop Resilience to Abiotic and Biotic Stresses. *Angroculture* (e8) DOI: 10.3390/agriculture8010008.
- Rodríguez-Suárez C, Mellado-Ortega E, Hornero-Méndez D, Atienza SG. 2014. Increase in transcript accumulation of *Psyl* and *e-Lcy* genes in grain development is associated with differences in seed carotenoid content between durum wheat and tritordeum. *Plant Molecular Biology* **84**:659–673.
- Rosegrant MW, Cline SA. 2003. Global food security: Challenges and policies. *Science* **302**:1917–1919.
- Rucker KS, Kvien CK, Holbrook CC, Hook JE. 1995. Identification of peanut genotypes with improved drought avoidance traits. *Peanut Science* **24**:14–18.
- Sarita E, Singh E. 2016. Potential of millets: nutrients composition and health benefits. *International Journal of Scientific Innovations* **5**:46–50.
- Sasaki T. 2017. Achieving sustainable cultivation of rice. Burleigh Dodds Science Publishing, London.
- Serna-Saldivar SO. 2010. Cereal Grains: Properties, Processing, and Nutritional Attributes. Taylor & Francis, Boca Raton.
- Sharma P, Dubey RS. 2005. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzyme in growing rice seedling. *Plant Growth Regulation* **46**:209–221.
- Sharma P, Longvah T. 2019. Barley. Pages 25–49 in Mir SA, Manickavasagan A, Shah MA, editors. Whole Grains: Processing, Product Development, and Nutritional Aspects. Taylor & Francis, Boca Raton.

- Sharma SS, Dietz KJ. 2006. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *Journal of Experimental Botany* **57**:711–726.
- Shewry PR. 2009. Wheat. *Journal of Experimental Botany* **60**:1537–1553.
- Shibairo S, Ushakumari SR, Malleshi NG, Ali SZ. 2007. Glycemic response of rice, wheat and finger millet based diabetic food formulations in normoglycemic subjects. *International Journal of Food Science and nutrition* **58**:363–372.
- Siddiqui MW, Bansal V. 2016. *Plant Secondary Metabolites, Volume Three*. Apple Academic Press, New York.
- Singh R, Parihar P, Singh A, Prasad SM. 2018. Toxicity of Heavy Metal and Its Mitigation Strategies Through Application of Nutrients, Hormones, and Metabolites. Pages 81–99 in Akula R, Singh GS, editors. *Metabolic Adaptations in Plants During Abiotic Stress*. CRC Press, Boca Raton.
- Solaimalai A, Anantharaju P, Irulandi S, Theradimani M. 2020. *Maize Crop*. Taylor & Francis, London.
- Spiertz JHJ, Hamer RJ, Xu H, Primo-Martin C, Don C, van der Putten PEL. 2006. Heat stress in wheat (*Triticum aestivum* L.): Effects on grain growth and quality traits. *European Journal of Agronomy* **25**:89–95.
- Sridhar R, Lakshminarayana G. 1994. Contents of total lipids and lipid classes and composition of fatty acids in small millets: foxtail (*Setaria italica*), proso (*Panicum miliaceum*), and finger (*Eleusine coracana*). *Cereal Chemistry* **71**:355–358.
- Srivighya A, Vemireddy LR, Sridhar S, Jayaprada M, Ramanarao PV, Hariprasad AS, Reddy HK, Anuradha G, Siddiq E. 2011. Molecular mapping of QTLs for yield and its components under two water supply conditions in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Crop Science Biotechnology* **14**:45–56.
- Stein AJ. 2010. Global impacts of human mineral malnutrition. *Plant, Soil and Environment* **335**:133–154.
- Stephen NM, Gayathri R, Niranjana R, Yogendra Prasad K, Das AK, Baskaran V, Ganesan P. 2016. Carotenoids: Types, Sources, and Biosynthesis. Pages 76–106 in Siddiqui MW, Bansal V, Prasad K, editors. *Plant Secondary Metabolites, Volume Two*. Apple Academic Press, New York.
- Sukumaran S, Xiang W, Bean SR, Pedersen JF, Kresovich S, Tuinstra MR, Tesso TT, Hamblin MT, Yu J. 2012. Association mapping for grain quality in a diverse sorghum collection. *Plant Genome* **5**:126–135.
- Sultana N, Iked T, Itoh R. 1999. Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. *Environmental and Experimental Botany* **42**:211–220.
- Sun J, Feng Z, Ort DR. 2014. Impacts of rising tropospheric ozone on photosynthesis and metabolite levels on field grown soybean. *Plant Science* **226**:147–161.



- Taylor JRN, Schober TJ, Bean SR. 2006. Novel food and non-food uses for sorghum and millets. *Journal of Cereal Science* **44**:252–271.
- Tester M, Langridge P. 2010. Breeding technologies to increase crop production in a changing world. *Science* **327**:818–822.
- Triboi E, Triboi-Blondel AM. 2002. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem-invited paper. *European Journal of Agronomy* **16**:163–186.
- Tuomisto HL, Hodge ID, Riordan P, Macdonald DW. 2012. Does organic farming reduce environmental impacts? A meta-analysis of European research. *Journal of Environmental Management* **112**:309–320.
- Ullrich SE. 2002. Genetics and breeding of barley feed quality attributes. Pages 115–142 in Slafer GA, Molina-Cano JL, Savin R, Araus JL, Romagosa I, editors. *Barley Science: Recent Advances from Molecular Biology to Agronomy of Yield and Quality*. Food and Product Press, New York.
- Van Dingenen R, Dentener FJ, Raes F, Krol MC, Emberson L, Cofala J. 2009. The global impact of ozone on agricultural crop yields under current and future air quality legislation. *Atmospheric Environment Journal* **43**:604–618.
- Van Hung P. 2016. Phenolic Compounds of Cereal and Their Antioxidant Capacity. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* **56**:25–35.
- Vaquero L, Comino I, Vivas S, Rodríguez-Martín L, Giménez MJ, Pastor J, Sousa C, Barro F. 2017. Tritordeum: a novel cereal for food processing with good acceptability and significant reduction in gluten immunogenic peptides in comparison with wheat. *Society of Chemical Industry* **98**: 2201–2209.
- Venuprasad R, Cruz MT, Amante M, Magbanua R, Kumar A, Atlin GN. 2008. Response to two cycles of divergent selection for grain yield under drought stress in four rice breeding populations. *Field Crop Research* **107**:232–44.
- Wang Y, Frei M. 2011. Stressed food – The impact of abiotic environmental stresses on crop quality. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **141**:271–286.
- Wardlaw IF, Blumenthal C, Larroque O, Wrigley CW. 2002. Contrasting effects of chronic heat stress and heat shock on kernel weight and flour quality in wheat. *Functional Plant Biology* **29**:25–34.
- Wassmann R, Jagadish SVK, Heuer S, Ismail A, Redona E, Serraj R, Singh RK, Howell G, Pathak H, Sumfleth K. 2009. Climate change affecting rice production: the physiological basis for possible adaptation strategies. *Advances in Agronomy* **101**:59–122.
- West PC, Gibbs HK, Monfreda C, Wagner J, Barford CC, Carpenter SR, Foley JA. 2010. Trading carbon for food: Global comparison of carbon stocks vs. crop yields on agricultural land. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **107**:19645–19648.
- White PJ, Johnson LA. 2003. *Corn: chemistry and technology*. American Association of Cereal Chemists, St. Paul.

- White PJ, MR Broadley. 2009. Biofortification of crops with seven mineral elements often lacking in human diets—Iron, zinc, copper, calcium, magnesium, selenium and iodine. *New Phytologist* **182**:49–84.
- White PJ, PH Brown. 2010. Plant nutrition for sustainable development and global health. *Annals of Botany* **105**:1073–1080.
- Wrigley CW, Blumenthal C, Gras PW, Barlow EWR. 1994. Temperature variation during grain filling and changes in wheat-grain quality. *Australian Journal of Plant Physiology* **21**:875–885.
- Wrigley CW. 2019. Rye. Pages 173–197 in Mir SA, Manickavasagan A, Shah MA, editors. *Whole Grains: Processing, Product Development, and Nutritional Aspects*. Taylor & Francis, Boca Raton.
- Wu Y, Cosgrove DJ. 2000. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany* **51**:1543–1553.
- Xu J, Meng J, Quackenbush LJ. 2019. Use of remote sensing to predict the optimal harvest date of corn. *Field Crops Research* **236**:1–13.
- Yadav RS, Hash CT, Bidinger FR, Devos KM, Howarth CJ. 2004. Genomic regions associated with grain yield and aspects of post flowering drought tolerance in pearl millet across environments and tester background. *Euphytica* **136**:265–277.
- Yadav S, Irfan M, Ahmad A, Hayat S. 2011. Causes of salinity and plant manifestations to salt stress: A review. *Journal of Environmental Biology* **32**:667–685.
- Yu L, Slavin M, Dong M, Mason G. 2017. The nutraceutical properties of rice. Pages 185–195 in Sasaki T, editor. *Achieving sustainable cultivation of rice*. Burleigh Dodds Science Publishing, London.
- Zhang X, Shi Z, Jiang D, Högy P, Fangmeier A. 2019. Independent and combined effects of elevated CO<sub>2</sub> and post-anthesis heat stress on protein quantity and quality in spring wheat grains. *Food Chemistry* **277**:524–530.
- Zhang X, Shi Z, Jiang D, Högy P, Fanhmeier A. 2019. Independent and combined effects of elevated CO<sub>2</sub> and post-anthesis heat stress on protein quantity and quality in spring wheat grains. *Food Chemistry* **277**:524–530.
- Zhang X, Zhang X, Zhang L, Zhang Y, Zhang D, Gu X, Zheng Y, Wang T, Li C. 2020. Metabolite profiling for model cultivars of wheat and rice under ozone pollution. *Environmental and Experimental Botany* (e104214) DOI: 10.1016/j.envexpbot.2020.104214.
- Zhao DL, Reddy KR, Kakani VG, Reddy VR. 2005. Nitrogen deficiency effects on plant growth, leaf photosynthesis, and hyperspectral reflectance properties of sorghum. *European Journal of Agronomy* **22**:391–403.
- Zhao TJ, Sun S, Liu Y, Liu JM, Liu Q, Yan YB, Zhou HM. 2006. Regulating the drought-responsive element (DRE)-mediated signaling pathway by synergic functions of trans-active and transinactive DRE binding factors in *Brassica napus*. *Journal of Biological Chemistry* **281**:10752–10759.

## **6 Seznam obrázků**

Obrázek 1 Morfologie pšeničného zrna (Mir et al. 2019; upraveno) .....	12
Obrázek 2 Morfologie zrna čiroku (Mier et al. 2019; upraveno) .....	19
Obrázek 3 Morfologie zrna rýže (Mir et al. 2019; upraveno) .....	20

## **7 Seznam tabulek**

Tabulka 1 Nutriční hodnoty zrna tritikale (Mir et al. 2019; upraveno) .....	15
---	----