

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra agroekologie a rostlinné produkce**



**Abiotické faktory ovlivňující tvorbu a dozrávání semen  
plodin s ohledem na jejich vitalitu  
Bakalářská práce**

**Autor práce: Markéta Pfeifer**

**Obor studia: Rostlinná produkce**

**Vedoucí práce: Ing. Kateřina Pazderů, PhD.**

© 2020 ČZU v Praze

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Abiotické faktory ovlivňující tvorbu a dozrávání semen plodin s ohledem na jejich vitalitu" 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 neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 30.6.2020

---

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala paní Ing. Kateřině Pazderů, Ph.D. za cenné rady a připomínky, za ochotu pomoci, vstřícnost, trpělivost a zejména za věnovaný čas při zpracování mé bakalářské práce. Děkuji také své svému manželovi, bez jehož podpory a motivace by tato práce nemohla vzniknout.

# **Abiotické faktory ovlivňující tvorbu a dozrávání semen plodin s ohledem na jejich vitalitu**

## **Souhrn**

Tato bakalářská práce s názvem „Abiotické faktory ovlivňující tvorbu a dozrávání semen plodin s ohledem na jejich vitalitu“ má charakter teoretické práce. Je kompilátem již existujících a nově zjištěných vědeckých poznatků.

Tematicky je práce rozdělena na tři části. V první části jsou rozebrány jednotlivé abiotické stresory: UV záření, extrémní teploty, sucho a další a jejich působení na rostliny. V našich současných podmínkách je důležité sledovat zejména sucho, nicméně uvedené abiotické faktory téměř vždy působí ve vzájemné kombinaci.

Ve druhé části jsou shrnuty poznatky týkající se biologických vlastností semen. Základní informace o vývinu semen a fytohormonech, které řídí mnohé fyziologické a biochemické procesy v semenech. Dále je zde řešena problematika klíčivosti, kdy vnitřním faktorem ovlivňujícím klíčivost je dormance a vnějšími faktory jsou voda, teplota a kyslík, případně světlo/tma.

Úroveň tolerance osiva vůči stresovým podmínkám v době klíčení a vzházení představuje vitalita. Vitální osivo zaručuje rychlejší a vyrovnanější vzházení. Vitální semena jsou schopna se lépe přizpůsobit stresovým podmínkám.

Poslední část se zaměřuje na to, jak kvalitu osiva zlepšit. Pro úpravu osiva se využívá například inokulace rhizobakteriemi, nebo jsou aplikovány různé látky na povrch semen.

Rostliny jsou schopné se na stresové situace adaptovat. Stresové situaci se mohou buď vyhnout, nebo si vytvořit vnitřní toleranci (rezistenci).

Potomci rostlin vystavených stresu jsou vůči tomuto stresu odolnější. Hovoříme o maternal efektu.

Rostliny jsou na odolnost proti abiotickým stresorům šlechtěny. Nalézt vhodné genotypy je složité, neboť stres působí pokaždé v jiné fázi vývoje. Také silná interakce genotypu s prostředím a vzájemná interakce genů (epistáze) výběr vhodných rostlin komplikují.

**Klíčová slova:** osivo, semena, abiotický stres, vitalita, klíčení

# **Abiotic Factors Influencing Crop Seeds Development and Maturation with Respect to their Vigor**

## **Summary**

This bachelor thesis named „Abiotic Factors Influencing Crop Seeds Development and Maturation with Respect to their Vigor“ is a theoretical work. It is a compilation based on existing and newly discovered scientific knowledge.

The work has three thematic parts. In the first part, the abiotic stressors like UV radiation, extreme temperatures, drought etc. and their effect on plants is discussed. In our conditions, it is important to monitor drought especially. However, these abiotic factors almost always act in combination with each other.

The second part summarizes the knowledge about the biological properties of seeds. Basic information on the development of seeds and phytohormones, that control many physiological and biochemical processes in seeds. Furthermore, the issue of germination is solved, where the internal factor influencing germination is dormancy and external factors are water, temperature and oxygen, possibly light/dark.

The level of seed tolerance to stress conditions at the time of germination and emergence represents vigor. Vigorous seed grows faster and more evenly. Vigorous seeds are able to adapt better to stressful conditions.

The last part focuses on how to improve the quality of seed. For example, inoculation with rhizobacteria is used for seed treatment, or variance substances are applied to the seed surface.

Plants are able to adapt to stressful situations. They can either avoid (stress avoidance) or develop internal tolerance (stress resistance).

The offsprings of stressed plants are more resistant to this stress. We are talking about the maternal effect.

Plants are bred for resistance to abiotic stressors. It is difficult to find the right genotypes, because stress always occurs at a different stage of development. The strong interaction of the genotype with the environment and the mutual interaction of genes (epistasis) also complicate the selection of suitable plants.

**Keywords:** seed, seeds, abiotic stress, vigor, germination

# Obsah

<b>1 Úvod</b> .....	<b>7</b>
<b>2 Cíl práce</b> .....	<b>8</b>
<b>3 Literární rešerše</b> .....	<b>9</b>
<b>3.1 Abiotické stresory</b> .....	<b>10</b>
3.1.1 Význam sekundárních metabolitů .....	10
3.1.2 Fyzikální stresory.....	11
3.1.2.1 UV záření .....	11
3.1.2.2 Extrémní teploty (horko, chlad, mráz) .....	12
3.1.3 Chemické stresory.....	15
3.1.3.1 Nadbytek iontů solí a vodíku v půdě.....	15
3.1.3.2 Toxické kovy a organické látky v půdě .....	15
3.1.3.3 Sucho.....	16
<b>3.2 Vliv stresu na rostliny</b> .....	<b>17</b>
3.2.1 Kumulativní účinky stresu .....	17
3.2.2 Tolerance rostlin ke stresu.....	17
<b>3.3 Biologické vlastnosti semen</b> .....	<b>18</b>
3.3.1 Kvetení rostlin a vývin semen .....	18
3.3.2 Funkce fytohormonů v semenech .....	19
3.3.3 Funkce vody v semenech .....	20
3.3.4 Stárnutí, deteriorace a ztráta životaschopnosti .....	21
3.3.5 Klíčení semen .....	22
3.3.5.1 Vnější podmínky klíčení.....	23
3.3.5.2 Vnitřní podmínky klíčení .....	24
3.3.6 Vitalita osiva.....	26
3.3.7 Podmínky prostředí při utváření kvality osiva .....	28
<b>3.4 Zlepšování kvality osiva nebo semen</b> .....	<b>29</b>
3.4.1 Testování ve stresových podmínkách.....	29
3.4.2 Šlechtění na odolnost .....	30
3.4.3 Maternal effect .....	31
3.4.4 Úpravy osiva.....	32
<b>4 Závěr</b> .....	<b>33</b>
<b>5 Literatura</b> .....	<b>34</b>

# 1 Úvod

Plody a semena rostlin sbíral člověk již od nepaměti. Pro zajištění obživy obyvatel na celém světě jsou semena zejména několika málo druhů pěstovaných plodin nenahraditelná. I s ohledem na zvyšující se počet obyvatel Země, kdy plochu naší Země nedokážeme nafouknout, je potřeba v měnících se klimatických podmínkách pro uživení populace dosahovat stabilních výnosů.

Vliv okolního prostředí je významným faktorem pro růst rostlin. Dostatek světla, tepla, vody a živin rostlinám zajišťuje optimální podmínky pro jejich vývoj a dokončení celého cyklu od semene až po vytvoření další generace. Optimální podmínky jsou však v reálném světě pouze dočasně trvající skutečností. Rostliny se během evoluce musely přizpůsobovat různým prostředím a byly nuceny vytvářet rozličné mechanismy, jak s nepříznivými podmínkami bojovat.

Nejdůležitějšími faktory úspěšné úrody jsou teplota a srážky. V důsledku teplotních změn v posledních letech dochází u mnoha rostlin k dřívějšímu kvetení a také k rozšiřování jejich přirozených stanovišť. Ne všechny plodiny však mají potenciál dostatečně rychle geograficky migrovat. Z hlediska nedostatku srážek je pro plodiny nejcitlivější fází nalévání zrna, kdy nedostatek vody omezuje potenciální velikost semene. Může také docházet ke změnám ve složení semen, například u olejnin k nežádoucímu nárůstu bílkovin v neprospěch tuků, případně ke změnám ve složení mastných kyselin.

Z hlediska hodnocení kvality osiva je pro pěstitele v současnosti důležitým ukazatelem zejména vysoké procento klíčivosti semen. Důležité však je především to, jak se osivo chová na poli. Co by nás zejména v době nejistých teplotních a srážkových změn mělo zajímat, je schopnost vzcházení za stresových podmínek, tedy vitalita. Vyrovnanost a kvalita porostu jsou pro zajištění homogenity a zvýšené jakosti sklizených produktů zásadní. Pravdou je, že stejná klíčivost může znamenat různou vitalitu, což již bylo dokázáno v mnohých pokusech.

V boji proti stresorům, jako je sucho, extrémní teploty a další, je nepřetržitě testováno mnoho moderních metod a postupů, z nichž některé jistě naleznou uplatnění. Rostliny samy mají vypracovány určité mechanismy, jak se stresům vyhnout nebo s nimi bojovat. Hledáním nových možností to můžeme jim, ale i sobě do budoucna usnadnit.

## **2 Cíl práce**

Cílem bakalářské práce je vytvořit uceleně zpracovanou literární rešerši na téma „Abiotické faktory ovlivňující tvorbu a dozrání semen plodin s ohledem na jejich vitalitu“ s důrazem zejména na abiotické stresory a vitalitu semen. V práci bude využito nejnovějších poznatků vědecké literatury a poznatků již dříve získaných, obecně platných.



### 3 Literární rešerše

Význam semen pro lidstvo pravděpodobně není třeba zdůrazňovat. Již od pradávna lidé sbírali semena a plody rostlin pro zajištění obživy. Z mnoha planých druhů byly vyšlechtěny některé současné kulturní plodiny, například pšenice obecná, u které ale i její předchůdce využíváme zejména pro jejich specifické nutriční hodnoty. Semena, jako zásobní orgány, jsou cenným zdrojem sacharidů, bílkovin i kvalitních rostlinných tuků, vitamínů a minerálů. V některých částech světa jsou lidé na obživě semeny (například rýže v Asii) zcela závislí. Nemalý objem produkce semen směřuje pro krmné účely hospodářských zvířat.

Je zřejmé, že s rostoucím počtem obyvatel na Zemi se zvyšuje i potřeba tyto uživit. Dále se se zvyšující poptávkou po mase, která jde ruku v ruce se zvyšováním životní úrovně, zejména v rozvíjejících se zemích, zvyšuje potřeba krmiv, především soji.

Pro jednotlivé plodiny byly na základě znalostí a zkušeností předchozích generací vypracovány postupy, jak dosáhnout optimálních výnosů a kvality s cílem zachovávat v půdě živiny, aby z tohoto cenného dědictví mohly čerpat i další generace.

Některé postupy však v posledních obdobích začínají selhávat vzhledem k měnícímu se charakteru počasí, zvyšování teplot, změnám v rozložení srážek a mnohým dalším. Stresové faktory na rostliny působily vždy, ne však v takové míře, jako se tomu děje nyní.

Levitt (1980) definuje stres jako působení přírodních faktorů potencionálně nepříznivých pro živý organismus.

Levitt (1980) dále uvádí, že stres je možné vysvětlit ve dvou rovinách, které odpovídají dvěma základním koncepcím. V prvním případě je stres definován jako faktor vnějšího prostředí, který je schopen indukovat potenciálně škodlivý účinek v živém organismu. Druhá koncepce označuje za biologický stres jakoukoliv změnu v podmínkách vnějšího prostředí, která může zpomalit nebo nepříznivě ovlivnit růst a vývoj rostlin.

Amplituda stresových faktorů se v posledních letech zvýšila hlavně kvůli antropogenním činnostem (Anjum et al. 2014).

Rostliny jsou těmto faktorům vystaveny trvale a vyžadují proto soubor účinných mechanismů, které mohou být za nepříznivých okolností aktivovány pro udržení jejich životního cyklu (Rao et al. 2006).

Rostliny čelí po celý svůj život řadě stresorů, které mají dopad na jejich růst, vývoj a produktivitu. Tyto stresory se dělí na dvě základní skupiny, a to na faktory biotické a abiotické. Biotické faktory zahrnují hmyzí škůdce, houby a plevele, zatímco mezi abiotické faktory řadíme sucho, slanost, těžké kovy, pesticidy, ultrafialové záření a teplotní extrém (Mittler 2006).

### 3.1 Abiotické stresory

Abiotické stresy, jako sucho, slanost a extrémní teploty, vyvolávají v rostlinách společně buňčné signalizační mechanismy spojené s osmotickým stresem, který narušuje homeostázu a mění iontovou rovnováhu v buňce (Fahad et al. 2019).

**Abiotické stresory můžeme rozdělit z pohledu jejich působení na:**

#### **Fyzikální:**

- Mechanické účinky větru
- Nadměrné záření (UV a viditelné záření)
- Extrémní teploty (horko, chlad, mráz)

#### **Chemické:**

- Nedostatek vody (sucho)
- Nedostatek kyslíku a toxické plyny ve vzduchu
- Nedostatek živin v půdě
- Nadbytek iontů solí a vodíku v půdě
- Toxické kovy a organické látky v půdě (Bížová & Parchanská 2019).

Rostliny rozpoznávají signály nebezpečí prostřednictvím svých receptorů a senzorů a aktivují obranné reakce proti stresům. Tyto reakce zahrnují mimo jiné hromadění sekundárních metabolitů. Patří mezi ně například alkaloidy, antokyany, flavonoidy, chinony, lignany, steroidy a terpenoidy, které se používají jako léčiva, agrochemikálie, příchutě, vůně, barviva, biopesticidy nebo potravinářské přídatné látky (Thakur et al. 2019).

#### **3.1.1 Význam sekundárních metabolitů**

Rostlinné sekundární metabolity nemají velký význam pro udržování základních životních procesů. Hrají však významnou roli v interakci rostlin s jejich prostředím a působí také jako obranné chemické látky (Ramakrishna & Ravishankar 2011).

Sekundární metabolity hrají hlavní roli v ochraně rostlin před hmyzem, škůdci, býložravci, fytopatogeny a přizpůsobení rostlin prostředí. Produkce těchto sloučenin je velmi nízká (0,5 % - 1 % suché hmotnosti) a závisí hlavně na fyziologickém a vývojovém stadiu rostliny (Dixon 2001).

Kumulace sekundárních metabolitů v rostlině indukuje nebo zlepšuje biosyntézu konkrétní sloučeniny, která hraje důležitou roli při přizpůsobování rostlin stresovým podmínkám (Radman et al. 2003).

Důležitou skupinou sekundárních rostlinných metabolitů jsou fenolické sloučeniny. Hrají klíčové fyziologické role v průběhu celého životního cyklu rostlin. Jsou důležité ve vývojových procesech, jako je buňčné dělení, hormonální regulace, fotosyntetická aktivita, mineralizace živin a reprodukce. Fenolické sloučeniny mají také schopnost zachytit škodlivé reaktivní druhy kyslíku (Sharma et al. 2019).

V abiotických stresových podmínkách rostliny vykazují zvýšenou syntézu polyfenolů (fenolové kyseliny a flavonoidy), které rostlině pomáhají vyrovnat se s environmentálními omezeními. Rostliny musí snášet různá abiotická napětí a polyfenoly hromadící se v reakci na tato napětí pomáhají rostlinám aklimatizovat se na nepříznivé prostředí. Koncentrace fenolů v rostlinné tkáni je tedy dobrým indikátorem pro předpovídání míry tolerance abiotického stresu u rostlin. Míra tolerance se u různých druhů velmi liší (Sharma et al. 2019).

Některé fenolové sloučeniny (kumarin, kyselina benzoová a další) mohou být potenciálně fytotoxické, pokud se nahromadí ve velkém množství a mohou inhibovat klíčivost a růst sazenic v důsledku narušení fungování buněčných enzymů a poškození buněčného dělení. Například některé fenolové sloučeniny inhibují enzym fosfatázy podílející se na klíčení semen luštěnin (Sharma et al. 2019). Vysoký obsah fenolických kyselin může naopak vykazovat pozitivní účinky při klíčení semen. Extrakt ze smrkové kůry obsahující polyfenoly v pokusu Balas a Popa (2008) stimuloval rychlost klíčení semen rajčete, zatímco inhiboval růst kořenů. Fenolika snižují tloušťku a zvyšují pórovitost semene, což napomáhá při vsřebávání vody a urychlení klíčení (Tobe et al. 2001).

### 3.1.2 Fyzikální stresory

#### 3.1.2.1 UV záření

Část slunečního záření obsahující ultrafialové záření (100–400 nm) byla v několika posledních desetiletích rozsáhle studována, protože tato spektrální část je zodpovědná za působení různých změn v rostlinách. UV záření představuje asi 10 % celkového světelného výkonu Slunce. UV-B záření (280-315 nm) je hlavní škodlivou složkou ultrafialového záření, neboť UV-C záření nemůže pronikat do ozonové vrstvy a UV-A záření (315-400 nm) je spíše regulační než poškozující (Hamid et al. 2018).

UV záření ovlivňuje mnoho rostlinných procesů, jako je fotosyntéza, alokace biomasy, temné dýchání, transpirace a nakonec růst (Rahimzadeh Karvansara & Razavi 2019).

Vysokoenergetické záření je většinou absorbováno kyslíkem a ozonem v atmosféře. Snížení ozonové vrstvy je proto spojeno se zvýšenými hladinami zejména UV-B záření.

Záření UV-B může v rostlinách způsobovat řadu poruch a inhibici růstu. V důsledku poškození makromolekul prostřednictvím UV-B záření dochází v exponovaných rostlinách ke dvojitému zlomení DNA helixu, peroxidaci lipidů a degradaci proteinů (Rahimzadeh Karvansara & Razavi 2019). Dopady UV-B záření na rostliny se mohou projevit jako ztráta procesu fotosyntézy, degradace proteinů a nukleových kyselin, oxidační stres a ztráta fotosyntetických pigmentů a změny morfologie rostlin, fylogeneze a biomasy. Kromě toho dochází ke tvorbě volných kyslíkových radikálů. Tyto radikály narušují metabolickou rovnováhu buněk (Asada 1999).

Některé studie ukázaly, že UV-B záření ovlivnilo nejen klíčivost a růst pšenice, ale také změnilo fyziologické a biochemické indexy (Chen et al. 2018). Schreiner et al. 2012 uvádí, že úroveň specifického metabolitu závisí na fyziologickém věku, době expozice UV-B, dávce UV-B a dalších parametrech prostředí. Nízké a ekologicky relevantní hladiny UV-B vyvolaly

výrazné změny v akumulaci fenolických sloučenin. Chen et al. 2012 zkoumali účinky UV-B záření na fyziologické změny v sazenicích pšenice. UV-B záření inhibovalo růst a urychlovalo dýchání rostlin pšenice. Mezitím dodatečná expozice UV-B vedla k oxidačnímu stresu a peroxidaci lipidů. Peroxidace lipidů vzrostla během klíčení. Přestože ošetření UV-B mělo negativní vliv na růst sazenic pšenice, ošetření ozářením může vést k fyziologickému stresu, který dále zlepšil dýchání sazenic pšenice.

Reyes et al. 2019 zkoumali vliv opakovaného akutního UV-B záření na rostlinu Maca (*Lepidium meyenii*), která pochází z And, roste ve výšce 3500 m a je o ní známo, že je proti silnému UV-B záření odolná. Rostliny Maca vystavené ozařování UV-B vykazovaly jasné snížení celkové čerstvé hmotnosti ve srovnání s kontrolou. Snížení hmotnosti vysoce korelovalo s délkou ozařování. Výsledky ukázaly, že opakované akutní expozice UV-B snížily rostlinnou biomasu v důsledku stárnutí listů, snížení expanze mladých listů a inhibice růstu kořenů.

Rostliny mohou proti UV záření vyvolat obranné reakce a dosáhnout určitého stupně tolerance. Tolerance vůči UV záření je u různých druhů a dokonce úzce souvisejících genotypů odlišná (Singh et al. 2017).

Jednou z nejčastějších odpovědí na UV-B záření je zmenšení listové plochy z důvodu snížení buněčného dělení a buňčné expanze (Wargent et al. 2009). Na druhé straně rostliny vykazují biochemické a fytochemické adaptace na UV-B záření tím, že zvyšují obsah svých primárních a sekundárních metabolitů a zvyšují tak ochranu před UV zářením (Rahimzadeh Karvansara & Razavi 2019).

Jednou třídou sekundárních metabolitů chránících před UV zářením jsou fenolické sloučeniny, mezi které řadíme i lignin, složku buňčné stěny rostlin. Lignifikace buňčné stěny je indukována UV zářením a tvoří první obrannou bariéru epidermis proti UV-B (Barros et al. 2015). Mezi dalšími fenolpropanoidy účinnými v ochraně proti UV záření jsou nejrozšířenější antokyany (Bandurska et al. 2013).

Hlavními adaptivními mechanismy rostlin vůči UV-B záření jsou zvětšení tloušťky listů, zmenšení velikosti rostliny, změna úhlu listů, zvýšení odrazové plochy listu, zvýšení produkce sloučenin absorbujících UV-B záření, jako jsou flavonoidy a antokyany. Také vosk na epidermis může odrážet až 80 % záření (Balouchil et al. 2009).

Berli et al. 2010 při zkoumání vinné révy zjistil, že UV-B záření snižuje hmotnost bobule a zvyšuje obsah antokyanů. Je zajímavé, že UV-B záření nemá vliv na obsah ABA (kyseliny abscisové) bobulovin vzhledem k tomu, že listy vystavené UV-B záření hladinu ABA zvyšují.

Ve srovnání s vysokými úrovněmi UV-B záření, které jsou výhradně stresovým faktorem, působí jeho nízké úrovně jako důležitý regulátor sekundárních metabolitů rostlin (Schreiner et al. 2012).

### 3.1.2.2. Extrémní teploty (horko, chlad, mráz)

Teplota ovlivňuje metabolické aktivity a ontologii rostlin. Vysoká teplota může vyvolat předčasné stárnutí listů (Morison & Lawlor 1999). Zvýšená teplota urychluje stárnutí listů a zvyšuje koncentraci sekundárních metabolitů v kořeni žensenu. Tepelný stres výrazně

zpomaluje růst rostlin a vyvolává stárnutí. Zároveň ale spolu se stresem z nízkých teplot zvyšuje produkci sekundárních metabolitů v rostlinách (Thakur et al. 2019).

Lignifikace a ukládání suberinů v buněčné stěně zvyšuje odolnost vůči nízkým teplotám (Griffith & Yaish 2004).

Semena a podzemní části mnoha rostlin vydrží teploty 50-60 °C v povrchových vrstvách půdy. Při vyšších extrémních teplotách v mimořádně teplých a slunných létech citlivější druhy hynou. Objeví se opět ze zásoby semen v půdě v příznivějším období. Teploty vyšší než 60 °C trvale vyrží jen prokaryotní organismy. Přežití rostlin za vysokých teplot je umožněno snížením absorpce radiace morfologickými clonami (silná kutikula, husté trichomy, voskový povlak), postavením listů paralelně s dopadajícími paprsky, rolováním listových čepelí a opadem listů u pouštních rostlin (Žrobek-Sokolnik 2012). Teplotní stres působí ve svém důsledku na fotosyntézu poškozením komponent fotosystému II lokalizovaném na membránách thylakoidů v chloroplastech (Hall 2012).

Oteplování klimatického systému je jednoznačné a od padesátých let minulého století se událo mnoho bezprecedentních změn. Období od roku 1983 do roku 2012 bylo na Severní polokouli pravděpodobně nejteplejším třicetiletým obdobím za posledních 1400 let (Pachauri et al. 2015).

Čermák et al. (2019) zkoumali teplotní variabilitu na stanici Praha Spořilov pro časové řady teploty povrchového vzduchu v letech 2003–2016. Výsledky prokázaly rostoucí trend oteplování pro všechny zkoumané teplotní řady. Zajímavé je zjištění klesajícího trendu v denním teplotním rozmezí, který naznačuje snížení vnitřní variability teplot uvnitř dne. Výsledky odhalily obecně snižující se kolísání teploty. Progresivní snižování denního teplotního rozsahu a snižování variability denního teplotního rozsahu je způsobeno zjištěním, že minimální denní teploty se zvyšují cca o 30 % rychleji než denní maxima.

V důsledku teplotních změn a jejich načasování zahajuje mnoho rostlin růst a kvetení dříve, než tomu bylo v minulosti (Körner & Basler 2010).

Rostoucí atmosférické teploty způsobují, že mnoho druhů rostlin rozšiřuje své stanoviště do vyšších zeměpisných šířek a výšek (Dainese et al. 2017). Produktivita vinic například ve východním Německu se v posledních desetiletích značně zvýšila (Storchmann 2018) a je možné, že bude-li klimatická změna postupovat stejným trendem, pěstování vína bude možné i ve Skotsku (Dunn et al. 2017).

Druhy se ale liší svým migračním potenciálem (Körner et al. 2005). Většina druhů rostlin nemůže přirozeně posunout své geografické rozsahy dostatečně rychle tak, aby udržovala krok se současnými a vysoce předpokládanými mírami změny klimatu ve většině krajin. U pšenice, rýže a kukuřice pěstovaných v tropických a mírných oblastech se předpokládá, že změna klimatu na konci století o 2 °C a více bude mít bez přizpůsobení nepříznivý dopad na produkci (Pachauri et al. 2015).

Asseng et al. (2015) uvádí, že každé zvýšení teploty o 1 °C má za následek snížení produkce pšenice o 6 %.

Přírodní a antropogenní látky a procesy, které mění energetický rozpočet Země, jsou fyzickými hnacími silami změny klimatu. Nevětším samostatným přispěvatelem radičního působení je oxid uhličitý. Mnoho důkazů naznačuje silný, konzistentní, téměř lineární vztah

mezi kumulativními emisemi CO<sub>2</sub> a předpokládanou změnou globální teploty (Pachauri et al. 2015).

Porozumění mechanismům plodin v reakci na zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> je klíčové pro odhad dopadů změny klimatu na celosvětovou zemědělskou produkci. Reakce rostlin na zvýšenou koncentraci CO<sub>2</sub> jsou zásadně zprostředkované fotosyntézou listů, což je úzce spojeno se změnami struktury listů, chemickým složením a uhlíkovou bilancí v závislosti na druhu rostliny. Mnoho předchozích studií ukázalo, že zvýšení koncentrace CO<sub>2</sub> obecně stimuluje rychlost fotosyntézy C3 rostlin, neboť ribulóza – 1,5- bisfosfátkarboxyláza (Rubisco) není při současné koncentraci CO<sub>2</sub> v atmosféře nasycena (Zheng et al. 2019).

Dle Häder a Barnes (2019) vyšší koncentrace CO<sub>2</sub> podporují růst mladých sazenic C3 rostlin, zatímco produktivita dospělých rostlin není ovlivněna.

Naproti tomu se může u některých druhů rostlin během procesu fotosyntézy vyvinout nepříznivá odpověď při vystavení vyšší koncentraci CO<sub>2</sub> nad určité prahové hodnoty. Při pokusu Zheng et al. (2019) došlo u rostlin sóji k poklesu fotosyntézy již při hodnotách CO<sub>2</sub> nad 400 ppm. Navíc se změnou CO<sub>2</sub> ze 400 ppm na 900 ppm vzrostlo temné dýchání, což snížilo účinek fotosyntézy.

Rostliny s C4 fotosyntézou (tropické trávy a plodiny, jako je například kukuřice nebo cukrová třtina) vyvinuly mechanismy pro koncentraci CO<sub>2</sub> uvnitř jejich fotosyntetických buněk a tkání. Měnicí se okolní koncentrace CO<sub>2</sub> má tak obecně na fotosyntézu C4 rostlin minimální účinek (Sage 2003).

Nilsen a Orcutt (1996) uvádí, že rostliny reagují na zvyšující se koncentraci CO<sub>2</sub> zvýšením fotosyntézy a snížením vodivosti průduchů. U kukuřice a čiroku je obvykle zvýšení fotosyntézy spojené se zlepšením příjmu vody i v období sucha. Zvýšená fotosyntéza se jeví jako aklimatizace na zvýšený obsah CO<sub>2</sub>, závisí ale na růstové formě a je druhově specifické.

Celkově výsledky Zheng et al. (2019) ukazují, že neustále se zvyšující koncentrace CO<sub>2</sub> může mít v budoucnu negativní dopad na zemědělskou produkci poškozováním růstu nebo snižováním výnosu plodin.

Jak zjistili Broughton et al. (2017), oteplování mění pozitivní dopad koncentrace CO<sub>2</sub> na růst bavlny a fyziologii během nedostatku vod v půdě. CO<sub>2</sub> v pokusu poskytl pozitivní růst bavlny při teplotě 28 °C ve dne a 17 °C v noci a při dostatečném množství vody. Při teplotě 32 °C ve dne a 21 °C v noci však již tento pozitivní vliv nebyl patrný a úbytek vody v rostlině se zvyšoval. CO<sub>2</sub> tedy může rostlině poskytnout pozitivní růst, je-li k dispozici dostatečné množství vody, ale nesnižuje negativní dopady rostoucí teploty na růst a fyziologii rostliny.

Změny struktur a funkcí rostlin vedoucí k nízké efektivitě získávání zdrojů mohou přetrvávat dlouho po návratu vnějších podmínek k optimu. Někdy mohou trvat po celý zbytek vegetačního období (Nilsen & Orcutt 1996).

### 3.1.3 Chemické stresory

#### 3.1.3.1 Nadbytek iontů solí a vodíku v půdě

Zasolení představuje celosvětově významný stresový faktor, který limituje zemědělskou produkci. Zejména v aridních a semiaridních oblastech. Většina zemědělsky využívaných plodin jsou plodiny citlivé k zasolení, glykofyty. Čeledi *Chenopodiaceae* a *Poaceae* zahrnují i druhy tolerující zasolení – halofyty. Všeobecně je přijímáno, že halofyty jsou rostlinné druhy schopné celý životní cyklus absolvovat v úrovni zasolení vyšší než 250mM NaCl (Flowers & Colmer 2008). Z významných plodin patří mezi halofyty pouze merlík quinoa (*Chenopodium quinoa*). Řada významných plodin včetně obilnin má však geneticky příbuzné halofytní druhy. Jedná se například o některé druhy pýru (*Thinopyrum ponticum*) nebo o planý ječmen přímořský (*Hordeum marinum*), který roste v zasolené půdě přímořských oblastí (Islam et al. 2007).

Slanost v růstovém médiu je jedním z nejvíce omezujících faktorů pro růst rostlin. Při vysokých koncentracích vede k nedostatku vody, toxicitě solných iontů, nutriční nerovnováze, poškození membrán, změnám v aktivaci enzymů, a nakonec ke smrti (Gill & Tuteja 2010).

Zasolení snižuje růst a vývoj rostlin a mění počet fyziologických a metabolických procesů. Vystavení zasolení stimuluje produkci různých sekundárních metabolitů, jako jsou fenoly, terpeny a alkaloidy. To vede k buňčné dehydrataci a osmotickému stresu, což dále vede ke snížení cytosolického a vakuolárního tlaku. Ten v rostlinách často způsobuje iontový i osmotický stres, což má za následek akumulaci nebo snížení specifických sekundárních metabolitů v rostlinách. Při působení solí se v některých rostlinách zvyšuje obsah antokyanů a klesá u druhů citlivých na sůl (Thakur et al. 2019).

U většiny rostlin (včetně halofytů) slané podmínky výrazně omezují klíčivost semen a přežití vzešlých klíčících rostlin. Úspěšné vyklíčení je omezeno na období, kdy je koncentrace solí nižší. Například pro vyklíčení vojtěšky je třeba vydatnou závlahou snížit koncentraci solí, a když klíčící rostliny zesílí, jsou již vůči zasolení tolerantnější. Řada halofytů mořských pobřeží vyvinula jako adaptaci živorodost (viviparii). Semena klíčí na mateřské rostlině a až mladé rostlinky se uvolňují a zakořeňují (Holubec 2016).

#### 3.1.3.2 Toxické kovy a organické látky v půdě

Úroveň těžkých kovů se vlivem antropogenních činností neustále zvyšuje. I vlivem okyselení dochází k vyšší mobilitě především toxických prvků, které se snadněji dostávají do rostlin a vyvolávají v nich různá poškození.

Toxicita těžkých kovů se může projevit na několika úrovních: na úrovni buňky (změny v propustnosti buňčné membrány – Cd, Cu, Hg, Pb) nebo na molekulární úrovni (např. reakcí kationtů s thiolovými skupinami – Ag, Hg, Pb; interakcí s esenciálními prvky – As, Cd, Se; afinitou k fosfátovým skupinám ADP nebo ATP – všechny těžké kovy; náhradou esenciálních prvků (Kabata-Pendias & Pendias 2001).

Těžké kovy vyvolávají změny metabolických aktivit rostlin a ovlivňují tvorbu fotosyntetických pigmentů, cukrů, bílkovin a nebílkovinných thiolů. Kovy mohou změnit produkci bioaktivních sloučenin změnou aspektů sekundárního metabolismu (Verpoorte et al. 2002).

### 3.1.3.3 Sucho

Sucho je jedním z hlavních omezení zemědělské produktivity a pravděpodobně se bude dále zvyšovat. Očekává se, že do roku 2050 bude sucho způsobovat vážné problémy s růstem rostlin na více než 50% orné půdy (Kasim et al. 2013).

Působení sucha je často doprovázeno dalšími abiotickými stresory, jako je např. vysoká či nízká teplota, oxidativní stres či mechanický odpor půdy kladený kořenům v růstu. Komplexnost působení uvedených stresorů sťažuje u rostlin identifikaci příznaků stresu suchem a jejich počátku (Klimešová et al. 2016).

Dle Bluma (2005) je nástup sucha definován jako období, kdy poptávka rostlin po vodě není uspokojena a rostlina se dostává do vodního deficitu. Lipiec et al. (2013) definují sucho jako výsledek imbalance toku vody mezi evapotranspiračními nároky prostředí a transportem vody v systému půda – kořenový systém.

Za přímý účinek sucha je mnoha autory považováno vadnutí rostlin, kdy dochází k poklesu turgoru k nulovým hodnotám a ke ztrátě hydraulické vodivosti pletiv xylému z důvodu rozsáhlých kavitací. Stres suchem lze u rostlin obecně stanovit měřením vodního potenciálu listů (Jones 2007). Hodnoty -0,5 MPa značí mírný stres suchem, kdy dochází k výraznému zpomalení růstu, -1,5 MPa indikují velmi silný stres suchem, ztrátu turgescence buněk a vadnutí (Procházka et al. 1998).

Odpověď rostlin na vodní stres záleží na několika faktorech, jako je vývojové stadium, závažnost a délka trvání stresu a na kultivaru (Beltrano & Ronco 2008).

Rostliny s C4 cyklem fotosyntézy mají dle Pospíšilové et al. (2015) lepší efektivitu využití vody (WUE) a lépe se oproti C3 rostlinám na vodní deficit adaptují. C4 fotosyntéza je oproti tomu dle Ghannoum (2009) na rozdíl od C3 fotosyntézy na nedostatek vody citlivější.

Ačkoliv jsou stresem ze sucha ovlivněny všechny fenologické fáze obilovin, nejcitlivější jsou zejména fáze reprodukční a fáze nalévání zrna (Pradhan et al. 2012). Sucho v těchto fázích je nazýváno suchem terminálním (Reynolds et al. 2005). V důsledku terminálního sucha se rychlost nalévání zrna snižuje z důvodu zpomalení fotosyntézy, zrychleného stárnutí listů a omezení úložné kapacity (sink) (Farooq et al. 2014). Proto terminální sucho v počátečním stadiu vývoje zrna omezuje potenciální velikost zrna snížením rychlosti a doby trvání nalévání zrna (Saini & Westgate 2000). Czeus (2009) došel k závěru, že stres ze sucha trvajících během fáze po odkvětu a ve fázi nalévání zrna může způsobit snížení výnosu zrna díky scvrkávání semen až o 20–50 %.

Bížová a Parchanská (2019) uvádí, že pšenice, které vykvetly a vytvořily zrna před kritickým snížením vody v půdě, nebývají suchem tolik postiženy. Krátký životní cyklus je obecnou strategií proti vlivu sucha u všech rostlin.



Semena řepky v důsledku stresu z nedostatku vody zvýšila obsah bílkovin na úkor semenného oleje a byl též zaznamenán nárůst obsahu glukosinolátů a změna ve vzorcích mastných kyselin (Hatzig et al. 2018)

Rostliny jsou schopny vzdorovat nedostatku vody poměrně dlouho. Jednoleté rostliny (zejména plevelé) dokáží několikanásobně zmenšit své rozměry, vykvést a dokončit generativní cyklus uzráním semen. Semena mají schopnost klíčit, jejich hmotnost však může být i o 50 % nižší oproti normálu (Holubec 2016).

Holubec (2016) dále uvádí, že i vytrvalé druhy redukují svoje rozměry, nicméně ne vždy založí a dokončí generativní cyklus uzráním semen. energii často přesouvají do tvorby zásobních orgánů (hlíz, cibulí, odděnků).

## **3.2 Vliv stresu na rostliny**

### **3.2.1 Kumulativní účinky stresu**

Jednotlivé biotické i abiotické stresory na rostliny nepůsobí odděleně, ale vždy v kombinaci. Stresová fyziologie rostlin je proto komplikovanější. Je to dáno také tím, že stresorem mohou být ohroženy jen některé rostlinné orgány, nikoliv celá rostlina (Hnilička & Hniličková 2016).

Dle Mittlerera (2006) působí na rostliny obvykle více faktorů současně, např. vysoká teplota, vyšší intenzita slunečního záření a vodní deficit. V porovnání s oddělenými stresory mohou jejich kombinace vyvolat odlišné reakce (negativní, pozitivní). Mezi některými kombinacemi není dosud způsob interakce známý (např. chlad x zasolení, UV x živiny). Efekt vzájemných kombinací stresorů závisí na relativní hodnotě stresorů, rostlinném druhu, stáří rostliny, vývoji patogenů a hostitele atd.

Nilsen a Orcutt (1996) popsali u kombinace stresů sucha a zasolení ztv. křížovou ochranu, ke které dochází v rostlinném těle právě díky působení kombinace stresových reakcí. V případě obou uvedených stresorů zároveň byly rostliny odolnější. Jakékoliv zvýšení odolnosti a opětovné ustálení homeostáze však bývá i za dlouhodobého působení stresoru dosahováno jen za cenu dodatečných energetických nákladů. Jedná se hlavně o syntézu specifických metabolitů, např. heat shock protein (HSP).

### **3.2.2 Tolerance rostlin ke stresu**

Výsledkem stresové reakce je určitá úroveň adaptační schopnosti. Ta závisí na intenzitě a délce působení stresového faktoru na danou rostlinu, dále na geneticky vázaných předpokladech odpovědi (Nilsen & Orcutt 1996).

Řada rostlinných druhů se dokáže působení stresu vyhnout (stress avoidance), většinou se však rostlina pokusí o nastolení tolerance vůči stresu (Levitt 1980).

Studii o mezigenerační paměti rostlin poprvé publikovala molekulární biologka Barbara Hohn. Prokázala, že i potomci stresovaných rodičů jsou schopni vytvářet změny ve struktuře DNA bez toho, že by předtím byli stresu vystaveni. Rostliny se tak dopředu připravovaly na možné nepříznivé podmínky. Rodiče, kteří prošli stresovými podmínkami tak dali vzniknout potomkům schopným lépe růst v nepříznivých podmínkách v porovnání s kontrolními rostlinami (Krtková & Urban 2016).

Ding et al. (2014) popisuje paměť rostlin na periody sucha a zvýšenou toleranci plodin po působení časných suchých období (u semenáčků). Tolerance následně přetrvávala celou vegetační sezónu a byla přenášena i do dalších let.

Pecinka et al. (2009) k výsledkům Barbary Hohn nedospěl a uvádí, že záleží na použitém pokusném materiálu (stáří, provenience osiva).

### **3.3 Biologické vlastnosti semen**

#### **3.3.1 Kvetení rostlin a vývin semen**

Semeno představuje reprodukční orgán rostlin. Běžně se vyvíjí z oplozeného vajíčka. Základními složkami semene je embryo, endosperm, perisperm a testa (Houba a Hosnedl 2002).

Z hlediska anatomické stavby je semeno složitý orgán, tvořený z více dílčích součástí i z hlediska komplexu složitých fyziologických procesů (Graman et al. 1996).

Veškerá energie rostlin směřuje k jedinému cíli – vyprodukovat semena. Každé semeno vyčkává na příznivé podmínky prostředí, aby mohlo vyklíčit a vyrůst (Wigmore 2007).

Dle Skalického (2007) jsou semena mnohobuněčné rozmnožovací útvary, které vznikají a vyvíjí se na mateřské rostlině z oplozeného vajíčka. Jejich velikost je velmi rozmanitá a barvy velmi variabilní. Různí se také struktura jejich povrchu.

Ontogenetický vývin rostlin je možné rozdělit na pět fází. Některé z nich se u vytrvalých polykarpických rostlin opakují každou sezónu. Jsou to klíčení, růst semenáčku, vegetativní a generativní fáze a fáze senescence. Kvalita semenáčku závisí také na původu semenného materiálu (Bláha et al. 2004). Z biologického hlediska potom na „maternal effect“ (Roach & Wulff 1987).

Přechod z vegetativní do reprodukční fáze rostlin je kombinací reakcí rostlin na životní prostředí včetně stresu. Jestliže rostlina dokáže tuto fázi řádně řídit, je dosaženo optimálních výnosů (Gol et al. 2017).

Reprodukční vývoj končí ve stadiu fyziologické zralosti. Fyziologickou zralostí definujeme stadium vývinu semen, kdy semena dosahují maximální hmotnosti sušiny a výnosu. Období mezi oplozením a fyziologickou zralostí může být různě dlouhé. Délka závisí na botanickém druhu, odrůdě a podmínkách zrání.

Ve fyziologické zralosti je ukončen převod asimilátů do semen. Semena však v této době mají vysoký obsah vody a sklizeň ze semenářského hlediska je proto nevhodná. V praxi se z tohoto důvodu rozlišuje zralost fyziologická a zralost sklizňová (Houba & Hosnedl 2002).

Přechod rostlin z vegetativního do generativního období (reprodukční fáze) je podmíněn splněním podmínek nezbytných pro vývoj. Rozhodujícími faktory regulace individuálního vývoje jsou konkrétní požadavky rostlin na nízké teploty (jarovizace) nebo na délku dne (fotoperiodismus) (Houba & Hosnedl 2002).

### 3.3.2 Funkce fytohormonů v semenech

Biochemické a fyziologické procesy při vývinu a zrání semen a plodů jsou ovlivňovány endogenními růstovými regulátory (fytohormony). Fytohormony se později podílí i na řízení procesu klíčení (Houba & Hosnedl 2002).

Fytohormony jsou sloučeniny, které se účastní do určité míry všech aspektů růstu a vývoje rostlin. Mechanismus účinku různých hormonů na různé procesy se může velmi lišit. Bylo zjištěno, že jeden hormon může regulovat rozmanité spektrum procesů, zatímco na regulaci jediného procesu se může podílet několik hormonů (Gray 2004).

Fytohormony působí jako chemičtí posli, kteří na základě složitých regulačních mechanismů pomáhají rostlinám vypořádat se s biotickými i abiotickými stresy. Fytohormony hrají regulační úlohu v růstu a vývoji rostlin (Sytar et al. 2019).

Fytohormony jsou nejdůležitější endogenní molekuly pro úpravu fyziologických a molekulárních reakcí (Fahad et al. 2015). Ve velmi nízkých koncentracích regulují permeabilitu buňčné membrány, enzymovou aktivitu, sekundární metabolity, růst a reprodukci (Wani et al. 2016).

Podle charakteru účinku dělíme fytohormony na stimulatory růstu, kam řadíme auxiny, gibereliny a cytokininy a na inhibitory růstu – kyselina abscisová (ABA). Smíšené účinky má i ve fyziologické koncentraci etylén. V průběhu vývinu semen se obsah fytohormonů mění (Houba & Hosnedl 2002).

U semen fytohormony ovlivňují především:

- růst a vývin semen a plodů, dále řídí ukončení růstu semene před jeho zralostí,
- ukládání zásobních látek v období zrání – regulace převodu asimilátů do semen,
- podílí se na dormanci semen, na řízení klíčení a prvních fázích růstu klíčících rostlin (Houba & Hosnedl 2002).

Klíčení je řízeno dvěma fytohormony, které mají na proces klíčení antagonistický účinek. Kyselina giberellová pozitivně reguluje klíčivost, zatímco kyselina abscisová se podílí na indukci a udržování dormance semen (Cadman et al. 2006). Antagonismus mezi kyselinou giberellovou a kyselinou abscisovou hraje v řízení klíčení semen klíčovou roli. Kyselina giberellová například indukuje transkripci  $\alpha$ -amylázy v aleuronové vrstvě zrna obilnin, která je kyselinou abscisovou významně potlačována (Gomez-Cadenas et al. 2001).

Gibereliny jsou tedy významnými endogenními regulátory klíčení – ruší klidové období semen – dormanci. Dále ovlivňují pohlaví květů. Jejich aplikace zvyšuje u mnoha rostlin, jako

např. u okurky nebo špenátu, tvorbu samčích květů a silně potlačuje tvorbu květů samičích (Procházka & Šebánek 1997).

Fyziologické účinky kyseliny abscisové na semena lze shrnout v následujících bodech:

- urychluje vstup do dormance a zesiluje dormanci pupenů, semen i hlíz. O tom, kdy semena vyklíčí, rozhoduje již zmíněný poměr mezi ABA/gibereliny.
- ve zrajících semenech indukuje tvorbu specifických zásobních proteinů (Hejnák et al. 2010).

Gonai et al. (2004) došli k závěru, že citlivost semen na ABA roste s teplotou.

Důležitou funkcí abscisové kyseliny je mimo jiné redukce negativních vlivů nedostatku vody v rostlině, ale i dalších stresů, které nedostatek vody v rostlině vyvolávají (zasolení, nízké teploty a další) (Hejnák et al. 2010).

Kvetení mohou kromě fotoperiody indukovat také např. složky auxinů, jako je kyselina indolactová a kyselina naftalenoctová nebo některé herbicidní látky. Pozitivní účinek má též aplikace giberelinů. Cytokininy a etylén mohou kvetení také stimulovat (Houba & Hosnedl 2002).

Procesy zrání plodů indukuje etylén (např. degradaci celulózy, pektinů a škrobu). Při zrání se tvorba etylénu mnohonásobně zvýší (Hejnák et al. 2010).

Procesy v rostlinách jsou regulovány hladinou etylénu a biosyntéza etylénu je regulována biotickými a abiotickými napětími (Hardoim et al. 2008). Ve stresových podmínkách etylén endogenně reguluje rostlinnou homeostázu, což vede ke snížení růstu kořenů i nadzemní části (Glick 2005).

Dalším významným fytohormonem patřícím mezi fenolové sloučeniny je kyselina salicylová. Ta přispívá k regulaci růstových a vývojových procesů. Zejména klíčení semen, fotosyntézy, dýchání, kvetení a stárnutí (Vicente & Plasencia 2011). Kyselina salicylová také funguje jako signální molekula v aktivaci obranných reakcí rostlin proti biotickým i abiotickým stresům (Han et al. 2015).

Kyselina salicylová může v závislosti na použité koncentraci klíčení buď inhibovat nebo stimulovat. V experimentu Moravcové et al. (2018) stimulovala klíčení semen kukuřice koncentrace vyšší, než 500  $\mu\text{M}$ . Metabolická aktivita takto ošetřených semen se oproti kontrole zrychlila o několik hodin a na základě zjištění lze tvrdit, že semena předem ošetřená kyselinou salicylovou budou odolnější vůči oxidačnímu stresu.

Studie genové exprese Gondor et al. (2016) provedená na pšenici ukázala, že ošetření kyselinou salicylovou aktivovalo velké množství genů kódujících proteiny účastnících se odpovědi na stresový faktor narušující buněčnou homeostázu.

### 3.3.3 Funkce vody v semenech

Voda je nejvýznamnějším ekologickým faktorem pro existenci a rozšíření rostlin. Je nezbytná pro normální funkci každé buňky, pletiva a orgánu. Voda je hlavní složkou živých

buněk vodních i suchozemských. U suchozemských rostlin tvoří až 80-95 % z celkové hmotnosti pletiv. Zralá semena obsahují přibližně 5-15 % vody (Hejtník et al. 2010).

Dle Houby a Hosnedla (2002) voda semena ovlivňuje:

- při jejich formování a zrání,
- ve stavu klidu a při skladování,
- při bobtnání a klíčení.

Pokud se v semeni sníží obsah vody pod určité procento, přechází semena do období klidu. Naopak zvýšení vlhkosti při bobtnání reguluje přechod semene ze stavu klidu do počátku fáze klíčení (Houba & Hosnedl 2002).

Řada experimentů se zabývala vlivem střídání sucha a vlhka na klíčení semen. V některých případech se rychlost klíčení zvyšuje s počtem hydratačních/dehydratačních cyklů. To znamená, že účinky předchozího vstřebávání jsou často kumulativní. Výsledné procento klíčení není ovlivněno, ale doba potřebná ke klíčení se zkracuje. Semeno si tedy uchovává fyziologické změny, ke kterým došlo během hydratace. Dubrovsky (1996) uvádí, že si semeno zachovává „hydratační paměť“ (Fenner & Thompson 2004).

Podle tolerance k vyschnutí dělíme semena na ortodoxní a rekalitrantní. Obsah vody zralých rekalitrantních semen se pohybuje okolo 20-40 % a nesmí pod tuto úroveň klesnout, aby nedošlo ke ztrátě klíčivosti. Jedná se v převážné míře o rostliny tropů, např. *Coffea arabica*. Ortodoxní semena musí projít pro svůj úplný vývoj fází vyschnutí neboli quiescence. Metabolismus vývoje se tak změní na metabolismus umožňující následné klíčení semene. Obsah vody v semeni se během této fáze ustálí v rovnováze s prostředím. Mnoho druhů si tak udržuje schopnost klíčit po značně dlouhé době (Houba & Hosnedl 2002).

Nejkratší maximální dobu klíčení mají líska, dub, buk nebo jedle, a to jen několik měsíců. Naopak semena leknínu nebo lotosu dokáží vyklíčit i za 100 let. U obilnin se uvádí životnost 7-12 let (Procházka 1998).

### 3.3.4 Stárnutí, deteriorace a ztráta životaschopnosti

Všechna semena časem ztrácí životaschopnost. Rychlost stárnutí je druhovou záležitostí, dále závisí na obsahu vody v semeni, teplotě a době skladování (Fenner & Thompson 2004).

Zpočátku již na mateřské rostlině a dále v závislosti na podmínkách prostředí stárnutí pokračuje. Rychlost deteriorace lze zpomalit optimalizováním podmínek skladování, nicméně každý proces stárnutí končí ztrátou životaschopnosti (Houba & Hosnedl 2002).

Z hlediska optimálních podmínek skladování je důležité zejména snížení obsahu vody v semenech a snížení teploty. Vysoká teplota a vlhkost způsobují nejen prodávání zásob semene, ale může také dojít k poškození probuzeného zárodku prostřednictvím tepla uvolněného při dýchání semen (Procházka 1998).

Mezi symptomy procesu stárnutí dle Houby a Hosnedla (2002) patří:

- redukce klíčivosti a vzházivosti,
- zpomaluje se rychlost klíčení,
- nevyrovnané klíčení a vzházení (souvisí s delším obdobím klíčení),
- nižší vitalita, a tedy i zvýšená citlivost na podmínky prostředí,
- klíčící rostliny jsou méně vyvinuté,
- v osivu se zvyšuje podíl anomálních klíčících rostlin,
- zvyšování obsahu polyfenolických látek v suchých semenech je doprovodným projevem stárnutí osiva.

V minulosti již bylo dokázáno, že proces stárnutí může být u mnoha druhů za příznivých podmínek zastaven (Fenner & Thompson 2004).

### 3.3.5 Klíčení semen

Klíčení je základním životním projevem semen. Samotné klíčení a jeho rychlost závisí za prvé na vlastní kvalitě semen, za druhé na podmínkách prostředí (Honsová 2019).

Klíčení zahrnuje vstřebávání vody, rychlé zvýšení respirační aktivity, mobilizaci zásob živin a iniciaci růstu embrya. Je to nevratný proces. Jakmile je klíčení zahájeno, embryo je již neodvolatelně odkázáno buď k růstu, nebo k zániku (Fenner & Thompson 2004).

Klíčení vždy začíná růstem kořínku (radikuly). Ten nejprve po určitou dobu brzdí růst nadzemních částí klíčící rostliny – plumuly (Procházka 1998).

U dvouděložných rostlin rozlišujeme dva druhy klíčení. Při nadzemním (**epigeickém**) klíčení jsou dělohy vyneseny rostoucím hypokotylem nad povrch půdy. Dělohy představují první asimilační orgány. V případě podzemního (**hypogeického**) klíčení dělohy zůstávají pod zemí a jsou tak zásobárnou živin pro počáteční růst klíčící rostliny. Tyto rostliny, například hrách, bob nebo dub mají velmi krátký hypokotyl a klíčící lodyžka je v podstatě nadděložním článkem – epikotylem (Procházka 1998).

Jednoděložné rostliny mají jednu dělohu zakrnělou (epiblast) a vlastní dělohu představuje štítek obilky (scutellum). Štítek se podílí na čerpání výživných látek z endospermu, ale má také význam pro metabolismus hormonů. Plumula, která u jednoděložných rostlin také vyrůstá později než radikula, je krytá kápoovitým primárním listem – koleoptilí (Procházka 1998).

Nezbytnými podmínkami klíčení jsou voda, teplota a kyslík. Pro některé botanické druhy to jsou ještě další specifické podmínky, jako světlo nebo chemické látky. Proces klíčení je možné rozdělit na etapy shodné s fázemi příjmu vody suchými semeny (Houba & Hosnedl 2002).

### 3.3.5.1 Vnější podmínky klíčení

Mezi vnější podmínky klíčení patří voda, kyslík, teplota a světlo.

Voda je nezbytná pro zbobtnání semen, které vlastnímu klíčení předchází. Suchá semena spotřebují různé množství vody, obecně nejvíce semena bobovitých.

Příjem vody semeny má tři značně odlišné fáze:

**I. fáze – bobtnání (imbibice)** – v rámci partie osiva má shodný průběh u všech semen. Je nezávislé na metabolické aktivitě semen. Hydratací se však metabolické pochody zrychlují. Bobtnání semen (imbibice) je první fází klíčení. Množství vody, které semena přijmou, závisí na mnoha faktorech. Největší význam mají chemické složení, velikost semen a hydratační schopnost jednotlivých složek semene. Míru hydratační schopnosti buněk semene vyjadřuje vodní potenciál. Suchá semena mají hodnotu vodního potenciálu velmi nízkou (-100 MPa, někdy až -400 MPa). Rychlost bobtnání závisí na rozdílu vodního potenciálu prostředí a vodního potenciálu semene a dále na propustnosti semenných obalů. Příjem vody je tedy nejrychlejší na počátku bobtnání, kdy je semeno suché.

**II. fáze – aktivace biochemických pochodů.** V této fázi dochází k aktivaci enzymů a procházejí jí již pouze klíčivá semena, nikoliv semena neživá či dormantní.

**III. fáze – růst klíčku.** Vyskytuje se také pouze u živých semen a je spojena s viditelným klíčením, růstem klíčící rostliny a s metabolickou aktivitou (Houba & Hosnedl 2002).

U bobtnajících semen začíná aktivace základních metabolických procesů v důsledku postupného zvyšování hydratace na prahové úrovni jeden po druhém. Zvýšení obsahu vody na 18-20 % iniciuje dýchání díky aktivaci glykolýzy a Krebsova cyklu, zároveň startuje metabolismus aminokyselin. Hydratace ve výši 45 % aktivuje dýchání na maximum. 45-55% obsah vody aktivuje transkripci – začínají pracovat ribozomy. V amyloplastech a vakuolách se zásobními proteiny stoupá hydrolýza zásobních látek. Procesy bazálního metabolismu jsou aktivovány při nasycení semene vodou ve výši 60 % (Obroucheva et al. 2016).

Hladiny hydratace 60 % je automaticky dosaženo vždy, pokud je k dispozici voda. Neživá semena nasávají vodu právě do výše 60 %. To ukazuje, že bazální metabolismus je aktivován pouze u životaschopných semen. Obsah vody 60 % je obvykle udržován v kotyledonech. Tato úroveň hydratace určuje celkovou vlhkost semene, ale je nedostatečná pro růst v embryonální ose. Obsah vody 60 % je dále charakteristický pro meristematické buňky, zatímco vyšší obsah vody značí přítomnost vakuol. Pro zahájení prodlužování buněk při časném klíčení je nutný další přísun vody, který je výsledkem akumulace endogenní osmotiky a je doprovázen tvorbou vakuol. Vstupující voda poskytuje tlak turgoru na uvolněné buněčné stěny. Na základě toho se začnou prodlužovat buňky axiálních orgánů a začíná klíčení (Obroucheva et al. 2016).

Kvalitní osivo by mělo lépe přijímat vodu, dokázat klíčit s menším množstvím přijaté vody a mělo by mít rychlejší počáteční fázi klíčení (Bláha 2017).

Nezbytnou podmínkou klíčení je také kyslík, neboť energie, která je pro klíčení nezbytná, se získává při oxidační fosforylaci. Požadavkům semen na kyslík přizpůsobíme hloubku setby dle druhu rostliny a fyzikálních vlastností půdy. Menší semena se sejí mělčeji než větší a v lehkých půdách hlouběji než v těžkých. Nedostatek kyslíku se projevuje snížením klíčivosti. Na nedostatek kyslíku je vysoce citlivý například jarní ječmen. Naopak rýže je schopna klíčit v podmínkách bez přístupu kyslíku (Houba & Hosnedl 2002).

Teplota se při klíčení uplatňuje podobně jako při růstu. Pro klíčení jsou u každého rostlinného druhu zásadní teplotní minimum, optimum a maximum. Nižší teplotní nároky mají plané a nekulturní druhy. Teplotní optimum pro klíčení je o něco nižší než optimum pro růst. Semena vysoké kvality jsou schopna klíčit při větším rozpětí teplot než semena s nízkou kvalitou (Procházka 1998).

Kromě vlivu na přerušování a vyvolání dormance má teplota důležitý vliv na samotné klíčení. Nejnižší teplota pro klíčení není známa, klíčení mnoha druhů však brání pouze mráz. Protože požadavky na teplotu jsou úzce spojeny s načasováním klíčení, je zřídka kdy možné zjistit specifické účinky stanoviště (Fenner & Thompson 2004).

Světlo většinou není podmínkou klíčení. Citlivost semen na světlo je však důležitá pro zamezení klíčení na místě a v čase pro sazenice nepříznivém.

Pro fotoblastická semena, která klíčí jen na světle, je schopnost detekovat světlo důležitá pro jejich přežití. Často se jedná o malá semena. U těchto semen může dojít k tomu, že pod povrchem půdy vyklíčí, nicméně výhonek nebude schopen dosáhnout povrchu. Fotoblastismus je dán mimo jiné fylogeneticky. Semena rostlin jako například *Fabaceae* nebo *Poaceae* inklinují k rychlému klíčení ve tmě bez ohledu na velikost semen. Například *Asteraceae* naopak tomu preferují světlo (Fenner & Thompson 2004).

### 3.3.5.2 Vnitřní podmínky klíčení

I přesto, že jsou splněny všechny vnější podmínky potřebné pro klíčení, některá živá semena neklíčí.

Načasování příznivého období je pro vznik a založení sazenic zásadní.

Dormantní semeno nemá schopnost ve specifikovaném časovém období klíčit při jakékoliv kombinaci jinak pozitivních fyzikálních faktorů (světlo, tma, teplota). Semena jsou dormantní, když jsou zralá a neklíčí v nepříznivých podmínkách (Zhang et al. 2019).

Baskin a Baskin (2004) navrhli dle vzoru Nikolaevy (1967) hierarchický systém klasifikace dormance. Systém zahrnuje tři hierarchické vrstvy. Třídy dormance fyziologická, morfoloická, morfofyziologická, fyzikální a kombinační (fyzikální + fyziologická) se dále dělí na úrovně a typy.

Semeno v morfoloické dormanci je nezralé a pro klíčení je zapotřebí jeho předchozí růst nebo diferenciaci. Semena s fyzikální dormancí mají nepropustnou testu (*Fabaceae*) a perikarp. Embryo je proto suché, dokud není narušen povrch semene. Fyziologická dormance



zabraňuje klíčení, dokud v semeni nedojde k chemickým změnám. Jedná se o nejčastější typ dormance vyskytující se u nahosemenných a krytosemenných rostlin. Typy dormance mohou být ve stejném semeni kombinovány. Velmi častá je morfofyziologická dormance, kombinace fyzikální a fyziologické dormance se naopak objevuje jen zřídka. Kombinace fyzikální a morfofyziologické dormance je ze své podstaty nemožná. Zásadním rozdílem je vratnost procesu fyziologické dormance oproti zbývajícím, která díky tomu zajišťuje flexibilnější reakci na prostředí.

Pro odstranění inhibičního účinku se používá stratifikace. Semena se zpravidla uchovávají několik týdnů při teplotách 2-8 °C. Chlad musí vždy působit na zbobtnalá semena. Během stratifikace dochází k postupnému odbourávání kyseliny abscisové a k růstu hladiny gibberelinů (Procházka 1998).

U některých druhů (bobovité, svlačcovité) znemožňuje prostupnost vody testou palisádový sklerenchym. U těchto tvrdých semen je možné navodit bobtnání narušením palisádového sklerenchymu. V přirozených podmínkách se to může dít díky činnosti mikroorganismů, v laboratorních podmínkách chemicky nebo mechanicky.

Také v případě, kdy jsou povrchové vrstvy semene neprostupné pro kyslík a oxid uhličitý, není embryo schopno růst.

Klíčení může za příznivých vnějších podmínek bránit také to, že se po odloučení od mateřské rostliny embryo v semeni ještě nevyvinulo, testa může být tuhá tak, že její odpor nemůže rostoucí zárodek překonat, nebo mohou klíčení blokovat inhibiční látky (Procházka 1998).

Balkan (2012) zkoumal vlastnosti klíčení a růst sazenic u semen získaných z rostlin pšenice uměle vystavených stresu vysušením. Velká semena vykazovala vyšší výkon díky většímu počtu kořenů, délce koleoptyle a dalším parametrům oproti semenům malým.

V pokusu Rebetzke a Richards (1999) byla zjištěna asociace velikosti a vitality semen pšenice s tolerancí k suchu.

Malá semena mají však oproti velkým výhodu v tom, že dosáhnou mohem rychleji maximálního příjmu vody a je pravděpodobnější, že dopadnou do prostředí, které podporuje příjem vody a minimalizuje vysychání (Fenner & Thompson 2005).

### 3.3.6 Vitalita osiva

Vitalita představuje stupeň tolerance osiva k nepříznivým podmínkám při klíčení a vzcházení. Při vzcházení za méně příznivých podmínek je rozhodujícím faktorem redukce rostlin právě podíl klíčivých semen se sníženou vitalitou (Houba & Hosnedl 2002).

Vitální osivo má díky rychlému a uniformnímu vzejití porostu zajistit homogenitu při sklizni a dobrou skladovatelnost. Středa a Vintrlíková (2016) zdůrazňují, že pouze vyrovnané porosty lze účinně ošetřovat během vegetace a dosahovat tak vyrovnanější jakosti sklizeného zrna. Pouhé zvyšování výsevu u osiv s nízkou vitalitou optimální výnos nezaručí.

Jak uvádí Houba a Hosnedl (2002), vitalita má zásadní význam v několika případech:

- u plodin s malou autoregulační a kompenzační schopností. Jedná se například o luskoviny nebo kukuřici. Pro využití výnosového potenciálu odrůdy je nutné dosáhnout přesně vymezeného počtu rostlin na jednotku plochy;
- u plodin vysévaných na přesnou vzdálenost, kde při špatné vzcháživosti může docházet k mezerovitosti porostu;
- u plodin nerovnoměrně dozrávajících, kdy je synchronní vzcházení důležité k získání vyrovnaného a stejnoměrně dozrávajícího porostu.

Vedle poklesu polní vzcháživosti jsou dalšími projevy snížené vitality semen také snížená rychlost a vyrovnanost vzcházení, abnormality v růstu klíčnicích rostlin, zvýšená náchylnost vůči infekci půdními mikroorganismy a snížená výnosová schopnost porostu (Houba & Hosnedl 2002).

Již v minulosti byl prokázán vztah vitality osiva a kvality porostu. Schopnost rostlin přizpůsobit se podmínkám vnějšího prostředí je přisuzována právě produkci vysoce vitálních semen (Galloway 2005; Gutierrez-Marcos & Dickinson 2012; Rajjou et al. 2012).

Zřejmá je souvislost vitality a stárnutí semen. Snížená vitalita vede k rychlejšímu stárnutí. Stejně tak projevem stárnutí je pokles vitality. Vitalita tedy ovlivňuje skladovatelnost osiva při požadavku na zachování kvality. K hlavním projevům nízké vitality (stárnutí osiva) můžeme zařadit pomalejší a méně vyrovnané klíčení. Zvyšuje se také citlivost semen při klíčení a vzcházení na podmínky prostředí. Narůstá zejména citlivost na vodu a tím na nedostatek kyslíku. Proces stárnutí se liší u jednotlivých botanických druhů (rozdílné složení semen), ale zároveň může být odrůdovou záležitostí (Houba & Hosnedl 2002).

Vintrlíková et al. (2015) zkoumali vazbu mezi vitalitou semen a velikostí kořenového systému rodičovských rostlin různých genotypů pšenice. Předpokládá se, že genotypy s vitálnějšími semeny budou mít zvýšenou toleranci k suchu a klíčenci z vitálnějších obilek uniknou případnému suchu v počátečních fázích vegetace („drought escape“). Tím, že vytvoří větší kořenový systém, budou následně suchovzdornější i v dalších fázích vegetace. Pozitivní efekt vitality na velikost kořenového systému je na základě výsledků možný u genotypů s menší velikostí kořenového systému. U genotypů s větší velikostí kořenového systému byl zjištěn opačný efekt. Předpokládá se, že na hodnoty vitality semen a velikosti kořenového systému má významný vliv prostředí.

Na vitalitu mají vliv jak vnější, tak vnitřní faktory. Podmínky prostředí během vývinu semen a podmínky uskladnění patří k hlavním vnějším faktorům, které se na utváření nebo snižování vitality podílejí. Vitalita je ovlivněna podmínkami pěstování a prostředím v období zrání, sklizně, ošetření a uskladnění. Vyváženým poměrem teplotních a vlhkostních podmínek při dozrávání se například zvyšuje podíl klíčku k celkové hmotnosti semene. Při dostatku vlhkosti v půdě se s narůstající teplotou v semenech zvyšuje poměr bílkoviny: škrob.

Mezi významné vnitřní faktory ovlivňující vitalitu náleží genetická struktura, fyziologické, morfologické, cytologické, mechanické a mikrobiální vlastnosti. V případě genetické struktury se jedná o hybridní osivo, které rychleji klíčí a klíčící rostliny mají oproti rodičovským komponentům rychlejší počáteční růst. Tyto přednosti oceníme zejména za podmínek stresu (Houba & Hosnedl 2002).

Jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících tvorbu výnosu je kvalita osiva, kdy bereme v potaz jednak semenářskou a jednak biologickou hodnotu osiva. Čistota, hmotnost tisíce semen a klíčivost jsou nejčastějšími vyjádřeními semenářské hodnoty (Honsová 2019).

Ve smyslu laboratorního zkoušení osiva klíčivostí rozumíme schopnost semene poskytnout v optimálních podmínkách za stanovenou dobu normálně vyvinuté klíčence, u kterých je předpoklad, že se vyvinou v normální rostliny, a to za příznivých podmínek v půdě (Honsová 2019).

Velikost semene je důležitý indikátor kvality semene. Ovlivňuje vegetativní růst a často souvisí s výnosem, kvalitativními faktory a efektivitou sklizně (Rukavina et al. 2002).

Velikost osiva hraje jednu z hlavních rolí při klíčení a založení silných sazenic, které jsou pro dosažení vysokého výnosu zásadní. Obecně platí, že velké semeno má oproti menšímu semeni lepší výkon (Ambika et al. 2014).

Klíčivost je možné zlepšit různými speciálními metodami. Například Li et al. (2013) uvádí, že vodné extrakty exkrementů hmyzu *Tenebrio molitor* zvyšují klíčivost pšenice o 4 %. Jiná studie Liu et al. (2003) došla k závěru, že toto hnojivo zvyšuje hmotnost semen fazole (*Phaseolus vulgaris*) o 18 %. Výsledky ovlivňuje nutriční obsah potravy, kterou hmyz krmíme. Stejně tak dle výsledků Poveda et al. (2019) může aplikace exkrementů jedinců *Tenebrio molitor* ovlivnit toleranci rostlin vůči abiotickému stresu v závislosti na zvolené dietě.

Pozitivní vliv na klíčení aplikací fenolických sloučenin byl prokázán v několika studiích například u rajčete (Balas & Popa 2008) nebo luštěnin (Shankar et al. 2009). Sharma et al. (2019) uvádí, že fenolické látky snižují tloušťku a zvyšují pórovitost semene, která následně vede k lepšímu vstřebávání vody a rychlejšímu klíčení.

Aplikace kyseliny salicylové v koncentraci vyšší než 500  $\mu\text{M}$  pozitivně stimulovala klíčení semen kukuřice. Metabolická aktivita takto ošetřených semen začala oproti kontrole stoupat o několik hodin dříve (Moravcová et al. 2018).

Netradiční a v současné době zkoumanou metodu ošetření semen studeným plazmatem, využívanou ke stimulaci a ozdravení semen před výsevem, testovala Šerá et al. (2015). Výsledky hodnotící klíčivost semen brukve řepky olejky však vykazovaly značnou variabilitu.

Závislost klíčivosti a vitality na velikosti kořenové soustavy zkoumala Klimešová et al. (2016) na genotypch ozimé pšenice. Závislost nebyla statisticky prokázána. Stejně tak vitalita a klíčivost neovlivnily v tomto pokusu u ozimé pšenice výnos zrna. Důvodem mohou být povětrnostní podmínky v zimních měsících, které významně ovlivňují její dlouhou vegetační dobu.

Pro pěstitele je kromě vysokého procenta klíčivosti semen důležitá uniformita a rychlost klíčení, které dává předpoklad klíčenců s potenciálem konkurenceschopnosti vůči plevelům a lepší adaptabilitou ke stresům. Vitální rostliny zastíní rychleji povrch půdy díky lepšímu vzcházení a sníží tím tak ztrátu vody evaporací na začátku vegetace (Spielmayer et al. 2007).

Klíčivost je v současné době vnímána jako nejdůležitější parametr certifikovaných osiv. Nicméně, jak uvádí Pazderů (2019), v podmínkách sucha a stresu obecně je důležitější vlastností osiv jejich vitalita.

Také Honsová (2019) na základě polních a laboratorních pokusů potvrzuje, že osivo máku se stejnou klíčivostí může vykazovat různou vitalitu neboli schopnost vzcházení za stresových podmínek. Stanovení výsevu podle počtu klíčivých semen tedy nezaručí dosažení potřebného počtu rostlin.

Rozhodující vliv na polní vzcháživost, vývoj porostů a konečný výnos má biologická hodnota osiva. Ta vyjadřuje vnitřní vlastnosti osiva dané kvalitou živé hmoty semen (Honsová 2019).

### **3.3.7 Podmínky prostředí při utváření kvality osiva**

Vyšší teploty mají za následek menší semena. Redukce velikosti semen je způsobena tím, že při vyšších teplotách dochází ke zvýšení rychlosti zrání semen vůči nalévání semen. V chladnějších teplotách zrají semena pomaleji a delší doba nalévání umožňuje větší celkovou asimilaci (Fenner & Thompson 2004).

Sucho v průběhu zakládání semen snižuje jejich hmotnost. Také velikost jednotlivých semen na rostlině se může lišit. Největší semena jsou často v distální pozici na stonku (Fenner & Thompson 2004).

Protože dochází k pravidelnému meziročnímu nárůstu teplot a ke změnám v počtu a rozmístění srážek, je a do budoucna bude v našich podmínkách stále častější pěstování rostlin z nižších zeměpisných šířek, například suchovzdorných rostlin jako jsou amarant nebo čirok. Jak však vyplynulo z pokusů Valliere et al. (2019) s kalifornskými letničkami, mají invazivní druhy oproti původním negativnější odezvu k suchu. Zejména rychleji snižují biomasu. Celkový počet klíčivých semen se však neliší a naopak, pokud měly tyto druhy dostatek vody, produkovaly semena s vyšší mírou klíčivosti.

### 3.4 Zlepšování kvality osiva nebo semen

Organismy jsou schopné se stresovým podmínkám daného stanoviště přizpůsobit. Tato vlastnost se nazývá adaptace a ovlivňuje ji řada reakcí na molekulární úrovni, přenos signálu, exprese specifických genů a metabolitů. Dochází ke zvýšení tolerance k danému stresoru (Hnilička & Hniličková 2016).

Adaptace můžeme dosáhnout buď tím, že se stresu vyhneme (tzv. stres avoidance) nebo tím, že si vytvoříme vnitřní toleranci (rezistenci), kdy dochází ke zmírnění stresu pomocí specifických opravných mechanismů (Levitt 1980).

#### 3.4.1 Testování ve stresových podmínkách

V případě stres avoidance se rostlina brání pronikání stresového faktoru dovnitř rostlinného těla tvorbou různých morfologických, fyzikálních, chemických či metabolických bariér. U CAM rostlin se například jedná o uzavírání průduchů v případě denních vysokých teplot, a naopak jejich otevírání v noci. Příkladem rezistence může být třeba schopnost zadržovat vodu a tím zvyšovat vodní potenciál rostliny (Hnilička & Hniličková 2016).

Rostliny jsou schopné se stresu vyhnout, pokud dokáží udržet vysoký vodní potenciál nebo zachovat hydrataci buněk pod vlivem stresu. Toho mohou dosáhnout zvýšeným příjmem vody a současně zamezením jejich ztrát nebo udržením hydratace buněk i přes klesající vodní potenciál rostliny. Další strategií může být zdokonalení využití vody rostlinou, udržení fotosynteticky aktivních pletiv po delší část vegetační doby nebo naopak zkrácení vegetační doby s časnějším nástupem generativní fáze růstu (Klimešová et al. 2016).

Schopnost přijímat vodu je spjata s vlastnostmi kořenového systému rostlin. V pokusu Klimešové a Středy (2013) měla hustota prokořenění jarního ječmene v hlubších vrstvách půdy statisticky průkazný vztah k výši výnosu, a to zejména v roce s nižším úhrnem srážek.

Hluboko kořenicí genotypy považuje Blum (2005) za bezvýznamné v případě rychlého vysychání svrchní vrstvy půdy. Půda v tomto případě mechanicky brání proliferaci kořenů a genetický potenciál pro tvorbu dlouhých kořenů zůstává nevyužit. Přisun vody a živin v tomto případě zajišťují pouze kořeny, které stačily do hlubších vrstev proniknout ještě před nástupem stresu.

Aby se vlastnosti kořenového systému staly selekčním kritériem, je třeba prokázat pozitivní vliv vybraných znaků kořenového systému na šlechtitelské cíle (odolnost, výnos a kvalita produkce).

Mezi znaky definující stres-tolerantní genotypy řadí autoři právě hloubku prokořenění, efektivitu využití vody a schopnost vyrovnaného příjmu vody během vegetace.

Vintrlíková a Středa (2014) upozorňují na perspektivitu v podobnosti lokusů kvantitativních znaků kořenů měřených ve fázi klíčení a kvetení pro vývoj metod umožňujících zkoumání kořenového systému v raných fázích, s cílem predikovat odolnost vůči suchu.

Test růstu kořínků byl do pravidel ISTA přijat v roce 2012 pro řepku a spolehlivě posuzuje míru vitality i u dalších druhů (bavlna, paprika, okurka).

Měření velikosti kořenového systému není z důvodu nedostatku levných a rychlých metod hlavním cílem šlechtitelských programů. Například u rýže je však zlepšení vitality obilek, která je cílem šlechtitelského programu, měřena jako délka klíčků a kořínek klíčenců při různých režimech. Tímto způsobem byly nalezeny čtyři QTL geny odpovídající za délku klíčků a dva kontrolující délku radikuly (Středa & Vintrlíková 2016).

Vedle tvorby a regulace kořenového systému zahrnují mechanismy vyhnutí se stresu také modifikace nadzemních částí. Právě změny v poměru kořenů a nadzemních částí (root:shoot) mohou být vnímány jako indikátor působení stresu suchem, neboť rostliny při nedostatku vody upravují root:shoot poměr ve prospěch kořenového systému. Součástí genotypu plastických suchovzdorných odrůd v oblasti mírného klimatu by mohla být schopnost rychlé adaptace root:shoot na podmínky prostředí (Klimešová et al. 2016).

### 3.4.2 Šlechtění na odolnost

Snahou je na molekulární úrovni nalézt QTL geny odpovědné za toleranci nebo odolnost k suchu a hledá se jejich provázání s dalšími vlastnostmi, například pomocí metod genetického inženýrství.

Cílem je poskytnout silné genetické nástroje pro účinnější a přesnější šlechtitelské programy zaměřené na vývoj vysoce přizpůsobivých kultivarů pod různými abiotickými stresy.

Šlechtění na odolnost vůči suchu (drought tolerance) velmi komplikuje genetické založení této vlastnosti. Jedná se o polygenní vlastnost, která se vyznačuje nízkou dědivostí (Klimešová et al. 2016).

Bížová a Parchanská (2019) upozorňují na složitost procesu šlechtění a testování na suchovzdornost, kdy testování v laboratorních podmínkách může pouze indikovat vhodnost genotypu na suchu a je proto nutné ověření v polních testech. Pro popsání nejvhodnějšího daného genotypu by se potom genotypy měly testovat v různých oblastech s výskytem sucha.

Nalézt vlastnosti vystihující tolerantní genotypy rostlin je komplikované, protože stres nastupuje pokaždé v jiné fázi vývoje rostliny a jeho trvání a intenzita jsou vždy různě dlouhé. Pokud se stres v produkčních oblastech nevyskytuje pravidelně každý rok ve stejné vegetační fázi rostliny, nemá, jak uvádí Cattivelli et al. (2008) selekce znaků podmiňujících vyšší výnos ve stresových podmínkách význam. Jako příklad dále Cattivelli et al. (2008) uvádí rané odrůdy. V případě absence stresu nebo při změně jeho nástupu budou takové odrůdy výnosově podprůměrné.

Právě proto je jedním ze šlechtitelských cílů vytvořit genotypy schopné vypořádat se se suchem v průběhu hlavní vegetační doby, aniž by došlo ke snížení výnosového potenciálu v nestresových podmínkách.

Aby bylo možné na základě genotypových znaků vybrat rostliny s požadovaným fenotypovým projevem, je nutné vztahu genotypu a fenotypu rostliny dokonale porozumět. Výrazná interakce genotypu s prostředím a vzájemná interakce genů (epistáze) tento odhad velmi komplikuje (Klimešová et al. 2016).

K požadovanému cíli může vést i opačná cesta, kdy se ukazuje, že šlechtění plodin na vyšší výnos v prostředí beze stresu stabilizuje výnosy i v případě jeho působení. Chloupek et al. (2014) potvrzuje, že šlechtění na vysoký výnos přináší stabilitu, a tedy větší nezávislost na vlivech prostředí.

Šlechtěním se můžeme snažit dosáhnout požadovaných vlastností odrůd. Vedle výběru vhodných genotypů však rostliny vytvářejí samy určité mechanismy, jak se se stresy vypořádat. Tato problematika zahrnuje také zkoumání fyziologických obranných strategií. Může se jednat například o osmotické přizpůsobení, změny hladin ochranných proteinů, antioxidační kapacitu rostlin nebo zvýšenou efektivnost využití vody (Bláha 2011).

### 3.4.3 Maternal effect

U rostlin množených semeny je popsán vliv mateřské rostliny. Dle Pazderů a Bláhy (2013) funguje tento vliv díky přenosu znalostí o prostředí z mateřské rostliny na semena dceřinné generace. U semen množených rostlin se tento jev (maternal effect), již zdá být prokázán – dochází k přenosu molekul RNA v rámci cytoplasmy.

Například v pokusu s řepkou bylo zjištěno, že sucho sice zhoršuje výkon mateřských rostlin, nicméně posiluje potomky stresovaných rostlin. Významnou roli má transgenerační vliv stresu ze sucha na výnos, kvalitu osiva a výkonnost sazenic. Mateřské rostliny pod stresem sice dávají nižší výnos, jejich potomci jsou však vitálnější a odolnější stresu. Je zajímavé, že tento účinek na kvalitu semen a vitalitu sazenic je nezávislý na výnosu mateřských rostlin.

Možnými vysvětleními, proč k tomuto jevu dochází, mohou být heterozní efekt, změny v kvalitě semen nebo mezigenerační stresová paměť zahrnující změnu růstově efektivních metabolických procesů (Hatzig et al. 2018). Využití zmíněného principu by mohlo být jednou z cest, jak v budoucnu vyprodukovat vitálnější a stresuodolné osivo.

Protože stres suchem významně ovlivňuje i vegetativně množené plodiny, v našich podmínkách zejména brambory, zamýšleli se autoři, zda by mechanismus znalosti o prostředí rodičovské generace fungoval i zde.

Do popředí se v tomto případě dostává epigenetická dědičnost a epigenetická variabilita a jejich vliv na přenos informací o stresovém prostředí na dceřinné generace (Latzel 2015).

Latzel (2015) definuje epigenetickou dědičnost jako stav, kdy daný mechanismus reguluje expresi genů, díky které následná generace reaguje na situaci lépe než rodičovská generace. U vegetativně množených brambor by toto mohlo platit, neboť díky mitotickému (klonálnímu) dělení se neredukuje počet chromozomů a může být zachována i velká část epigenetických značek, tedy získaná epigenetická variabilita. Ochranný mechanismus je v tomto případě účinnější než u semen (Čermák a Motylová 2015).

Zdroje a názory se však v tomto případě velmi liší a z důvodu chybějícího množství podkladových dat z terénu není možné vyslovit jednoznačný závěr.

### 3.4.4 Úpravy osiva

Nedávné studie ukazují, že rostlinám mohou pomoci se vypořádat se stresem ze sucha rhizobakterie, a to vědomou změnou komunit těchto organismů spojených s rostlinami v kořenové zóně. Marasco et al. (2013) inokulovali rostliny pepře bakteriemi nacházejícími se v kořenové zóně pouštních rostlin. Díky vyvinutějšímu kořenovému systému se následně zlepšila schopnost rostlin absorbovat vodu. Podobně rostliny rýže vykazovaly zvýšenou snášenlivost solí, sucha i chladu prostřednictvím symbiózy s endofyty izolovanými z rostlin rostoucích napříč gradienty vlhkosti a slanosti. Symbiotická technologie tak může být užitečná ve zmírňování dopadů změny klimatu snížením potřeby vody, zvýšenou rychlostí růstu, výnosu a biomasy (Vurukonda et al. 2016). Rostliny očkované bakteriemi obsahujícími ACC deaminázu dosáhly většího výnosu a počtu semen. V pokusu Arshad et al. (2008) eliminovaly bakterie produkující ACC deaminázu účinky stresu ze sucha na růst, vývoj a zrání hrášku.

Jinou možností zlepšení vlastností osiva je aplikace různých látek na jeho povrch, která může zlepšit také výkon semen ve stresových podmínkách.

Vliv aplikace huminových a fulvokyselin na klíčení osiva konopí zkoumali Šerá a Novák (2019) a došli k rozličným výsledkům. I přesto, že výsledky nebyly statisticky významné, počet klíčících semen konopí setého vykazoval po použití huminové kyseliny získané z ligninu pozitivní vliv, na počáteční růst semenáčku po použití fulvokyseliny taktéž. Roztoky těchto kyselin jsou jistě dobrým potenciálem pro ovlivňování klíčivosti a počátečního růstu.

Použití nanokoloidů mědi na semena obilovin se nejeví jako příliš šťastné. Jejich vliv na klíčení zrna nebyl prokázán, ba naopak jejich vysoká koncentrace může způsobit snížení energie a klíčení (Wondolowska-Grabowska et al. 2019).

Pozitivním vlivem ošetření osiva klouzavým obloukovým výbojem na vzházivost obilek kukuřice seté se zabývala Šerá et al. (2019). Výsledky nebyly statisticky významné, ale přesto pozitivní. Kyselina abscisová, klíčový hormon v boji proti abiotickým stresům, vykazovala po 300 vteřinách ošetření výrazný nárůst.

Jiní autoři zkoumali například vliv extraktů z řas *Cladophora glomerata* na klíčivost odrůd soji (Lewandowska & Michalak 2019) nebo možnosti ošetření chmelové sadby tymiánovou silicí či chmelovým extraktem proti peronospoře chmelové (Vostřel et al. 2019).



## 4 Závěr

- Vitalita představuje úroveň tolerance osiva k nepříznivým podmínkám při klíčení a vzcházení. Snížená vitalita se projevuje v poklesu polní vzcháživosti, snížení rychlosti a vyrovnanosti vzcházení nebo ve snížení výnosové schopnosti porostu. Právě vysoce vitální semena dávají rostlinám schopnost přizpůsobit se podmínkám vnějšího prostředí.
- Abiotické stresy mají na rostliny obecně negativní vliv. UV-B záření může snižovat hmotnost semen, inhibovat klíčení.
- Pro obiloviny je z hlediska nedostatku vody nejcitlivější fází nalévání zrna. Sucho v tomto stadiu může díky scvrkávání semen snížit výnosy až o 20-50 %. Krátký životní cyklus je obecně známou strategií proti vlivu sucha.
- Možností, jak kvalitu osiva zlepšit je mnoho. Rostliny jsou testovány ve stresových podmínkách. Strategiemi úniku před stresovými podmínkami jsou například různé formy hodpodaření s vodou. Udržení vodního potenciálu, zdokonalení využití vody rostlinou, udržení fotosynteticky aktivních pletiv delší dobu nebo naopak časnější nástup do generativní fáze.
- Látek, které jsou na povrch semen aplikovány s cílem zlepšit například klíčivost je také mnoho, ať se jedná o rhizobakterie, fulvokyseliny nebo huminové kyseliny, nanokoloidy mědi, extrakty z mořských řas či ošetření klouzavým obloukovým výbojem.
- Šlechtitelé se v rámci svých programů snaží nalézt odrůdy odolné suchu a jiným abiotickým faktorům. Odolnost vůči suchu je však řízena mnoha geny a má nízkou míru dědivosti. Ověření genotypů je navíc nutné v polních testech. Další komplikací je nepravidelný nástup sucha, pokaždé v jiné fázi vývoje. Jedním ze šlechtitelských cílů je vytvořit genotypy, které se vypořádají se suchem v průběhu hlavní vegetační doby a nedojde ke snížení jejich výnosového potenciálu.
- Jednou z cest, jak v budoucnu vyprodukovat vitálnější a stresuodolné osivo by mohlo být využití maternal efektu. Mateřská rostlina, jak bylo prokázáno, je schopna předat dceřinné generaci znalosti o prostředí. Dochází k přenosu RNA v rámci cytoplasmy. Bylo například zjištěno, že sucho, přestože zhoršuje výkon mateřských rostlin, posiluje potomky těchto stresovaných rostlin. I přes nižší výnos mateřských rostlin jsou potomci vitálnější a odolnější stresu. Tyto projevy nejsou na výnosu mateřských rostlin závislé. Důvodů, proč k maternal efektu dochází, může být více, ať je to heterozní efekt, změny v kvalitě semen nebo mezigenerační stresová paměť. Maternal efekt je popsán u rostlin množených semeny. U vegetativně množených plodin není zatím možné jednoznačně říci, že tento princip funguje i zde. V souvislosti s probíhajícím mitotickým dělením (klonování) se předpokládá zachování epigenetických značek a tedy díky regulaci exprese genů lepší reakce na podnět oproti mateřské generaci.

## 5 Literatura

- Ambika S, Manonmani V, Somasundaram G. 2014. Review on effect of seed size on seedling vigour and seed yields. *Seed Science Research* **7(2)**: 31-38.
- Anjum NA, Gill SS, Gill R. 2014. *Plant Adaptation to Environmental Change: Significance of Amino Acids and Their Derivates*. CABI: Wallingford UK.
- Arshad M, Sharoona B, Mahmood T. 2008. Inoculation with *Pseudomonas* spp. Containing ACC deaminase partially eliminate the effects of drought stress on growth, yield and ripening of pea (*P. sativum* L.). *Pedosphere* **18**: 611–620.
- Asada K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts scavenging of active oxygen and dissipation of excess photons. *Journal of Plant Physiology* **50**: 601-639.
- Asseng S, et al. 2015. Rising temperatures reduce global wheat production. *National Climate Change* **5**: 143.
- Balas A, Popa V. 2008. Bioactive compounds extracted from *Picea abies* bark. In *Proceedings of the 10th European Workshop on Lignocellulosics and Pulp*. Stockholm. Sweden. Pp 345-356.
- Balouchil HR, Sanavy SAM, Emam Y, Dolatabadian A. 2009. UV radiation elevated CO<sub>2</sub> and water stress effect on growth and photosynthetic characteristics in durum wheat. *Plant Soil Environment* **55**: 443-453.
- Bandurska H, Niedziela J, Chadzinikolau T. 2013. Separated and combined responses to water deficit and UV-B radiation. *Plant Science* **213**: 98-105.
- Barros J, Serk H, Grandul I, Pesquet E. 2015. The cell biology of lignification in higher plants. *Annals of Botany* **115(7)**: 1053–1074.
- Beltrano J, Ronco MG. 2008. Improved tolerance of wheat plants (*Triticum aestivum* L.) to drought stress and rewatering by the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus claroideum*: effect on growth and cell membrane stability. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **20(1)**: 29-37.
- Berli FJ, Moreno D, Piccoli P, Hespanhol-Viana L, Silva F. 2010. Abscisic acid is involved in the response of grape (*Vitis vinifera* L.) cv. Malbec leaf tissues to ultraviolet-B radiation by enhancing ultraviolet-absorbing compounds, antioxidant enzymes and membrane sterols. *Plant Cell Environment* **33**: 1-10.
- Bížová I, Parchanská P. 2019. Šlechtění na odolnost vůči abiotickým stresorům (Sucho stále trvá?). Pages 14-18 in Pazderů K, editor. *Osivo a sadba*. Czech University of Life Sciences, Prague.
- Bláha L. 2017. Vliv rostoucí variability počasí a postupné změny klimatu na změnu významu znaků osiv. Pages 67-72 in Pazderů K, editor. *Osivo a sadba*. Czech University of Life Sciences, Prague.

- Bláha L. 2011. Znaky adaptability k podmínkám stresu u zemědělských plodin. Úroda: 726-735.
- Bláha L, Kálalová S, Šimon T, Bouniols A, Mondies M, Piva G. 2004. Evaluation of soybean root system – influence of different seed provenance. *Scientia Agriculturae Bohemica* **35**: 21-25.
- Blum A. 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research* **56**: 1159-1168.
- Broughton KJ, Smith RA, Duursma RA, Tan DK, Payton P, Bange MP. 2017. Warming alters the positive impact of elevated CO<sub>2</sub> concentration on cotton growth and physiology during soil water deficit. *Functional Plant Biology* **44**: 267-278.
- Cattivelli L, Rizza F, Badeck FW, Mazzucotelli E, Mastrangelo AM, Francia E, Mare C, Toudelli A, Stanca AM. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field Crop Research* **105**: 1-14.
- Cermak V, Bodri L, Safanda J, Kresl M, Dedecek P. 2019. Variability trends in the daily air temperatures series. Running head: Variability trends prague. *AIMS Environmental Science* **6(3)**:167-185.
- Chen Z, Ma Y, Weng Y, Yang R, Gu Z, Wang P. 2019. Effects of UV-B radiation on phenolic accumulation, antioxidant activity and physiological changes in wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings. *Food Bioscience* **30**: 1-9.
- Chloupek O, Hrstková P, Schweigert P. 2004. Yield and its stability, crop diversity, adaptability and response to climate change, weather and fertilisation over 75 years in the Czech republic in comparison to some European countries. *Field Crops Research* **85**: 167-190.
- Czeus L. 2009. Possibilities and limits of breeding wheat (*Triticum aestivum* L.) for drought tolerance. PhD Thesis. PhD School of Plant Sciences, Gödöllő.
- Čermák V, Motylová Š. 2015. Džungle epigenetických modifikací u rostlin. *Vesmír*: **7**:
- Dainese M, Aikio S, Hulme PE, Bertolli A, Prosser F, Marini L. 2017. Human disturbance and upward expansion of plants in warming climate. *National Climatic Change* **7**: 577-580.
- Ding Y, Virlouet L, Liu N, Riethoven JJ, Fromm M, Avramova Z. 2014. Dehydration stress memory genes of *Zea mays*; comparison with *Arabidopsis thaliana*. *BMC Plant Biology* **14**: 141-156.
- Dixon RA. 2001. Natural products and plant disease resistance. *Nature* **411**: 843-847.
- Dunn M, Rounsevell MD, Boberg F, Clarke E, Christensen J, Madsen MS. 2017. The future potential for wine production in Scotland under high-end climate change. *Regional Environmental Change* 1-10.
- El-Maarouf-Bouteau H, Bailly C. 2008. Oxidative signaling and dormancy. *Plant Signal Behavior* **3**: 175-182,

- Fahad S, Rehman A, Shahzad B, Tanveer M, Saud S, Kamran M, Ihtisham M, Khan SU, Turan V, Ur Rahman MH. 2019. Rice Responses and Tolerance to Metal/Metalloid Toxicity. In *Advances in Rice Research for Abiotic Stress Tolerance*. Elsevier: Amsterdam. 299-312.
- Fenner M, Thompson K. 2004. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Flowers TJ, Colmer TD. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *Tansley review*. *New Phytologist* **179**: 945-963.
- Galloway LF. 2005. Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. *New Phytologist* **166**: 93-99.
- Ghannoum O. 2009. C4 photosynthesis and water stress. *Annals of Botany* **103** (4): 635-644.
- Gill SS, Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry* **48**: 909-930.
- Glick BR. 2005. Modulation of plant ethylene levels by the bacterial enzyme ACC deaminase. *FEMS Microbiology Letters* **251**: 1-7.
- Graman J, Černý J, Houba M, Beran J. 1996. *Semenářství*. Jihočeská univerzita, zemědělská fakulta, České Budějovice.
- Gray WM. 2004. Hormonal regulation of plant growth and development. *PLoS Biology* **2**: e311. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0020311>
- Gol L, Tomé F, von Korff M. 2017. Floral transitions in wheat and barley: interactions between photoperiod, abiotic stresses, and nutrient status. *Journal of Experimental Botany* **68**: 1399-1410.
- Gomez-Cadenas A, Zentella R, Walker-Simmons MK, David Ho TD. Gibberellin/abscisic acid antagonism in barley aleurone cells site of action of the protein kinase PKABA1 in relation to gibberellin signaling molecules. *Plant cell* **13**(3): 667-680.
- Gonai T, Kawahara S, Tougou M, Satoh S, Hashiba T, Hirai N, Yoshioka T. 2014. Abscisic acid in the thermoinhibition of lettuce seed germination and enhancement of its catabolism by gibberellin. *Journal of Experimental Botany* **55** (394): 111-118.
- Griffith M, Yaish MWF. 2004. Antifreeze proteins in overwintering plants: a tale of two activities. *Trends in Plant Science* **9**: 399-405.
- Gutierrez-Marcos JF, Dickinson HG. 2012. Epigenetic Reprogramming in Plant Reproductive Lineages. *Plant Cell Physiology* **53**: 817-823.
- Häder DP, Barnes PW. 2019. Comparing the impacts of climate change on the responses and linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. *Science of the Total Environment* **682**: 239-246.
- Hall AE. 2012. Heat stress. Pages 118-131 in Shabala S, editor. *Plant stress physiology*. CABI, Wallingfort.
- Hamid A, Singh S, Agrawal M, Agrawal SB. 2018. *Heteropogon contortus* BL-1 (Pilli Grass) and Elevated UV-B radiation: The Role of Growth, Physiological, and Biochemical Traits

- in Determining Forage Productivity and Quality. *Photochemistry and Photobiology* **95**: 57-580.
- Han Y, Chen G, Chen Y, Shen Z. 2015. Cadmium toxicity and alleviating effects of exogenous salicylic acid in *Iris hexagona*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* **95**: 796-802.
- Hardoim PR, Van Overbeek LS, Van Elsas JD. 2008. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends Microbiology* **16**: 463-471.
- Hejtnák V, Zámečnicková B, Zámečník J, Hnilička F. 2010. *Fyziologie rostlin*. Czech University of Life Sciences, Prague.
- Hnilička F, Hniličková H. 2016. Obecná koncepce stresu. Pages 2-27 in Hnilička F, Středa T, editors. *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresory*. Czech University of Life Sciences, Mendel University, Prague.
- Holubec V. 2016. Stres a adaptace rostlin v přírodních podmínkách. Pages 39-58 in Hnilička F, Středa T, editors. *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresory*. Czech University of Life Sciences, Mendel University, Prague.
- Honsová H. 2019. Vitalita osiva máku ve vztahu k polní vzházivosti a výnosu. Pages 24-31 in Pazderů K, editor. *Osivo a sadba*. Czech University of Life Sciences, Prague.
- Houba M, Hosnedl V. 2002. *Osivo a sadba: praktické semenářství*. Ing. Martin Sedláček, Praha.
- Islam S, Malik AJ, Islam AKMR, Colmer TD. 2007. Salt tolerance in a *Hordeum marinum* – *Triticum aestivum* amphiploid, and its parents. *Journal of Experimental Botany* **58**: 1219-1229.
- Jones HG. 2007. Monitoring plant and soil water status: established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. *Journal of Experimental Botany* **58**: 119-130.
- Kabata-Pendias A, Pendias H. 2001. *Trace Elements in Soils and Plants*. CRC Press. Boca Raton.
- Kasim WA, Osman ME, Omar MN, Abd El-Daim IA, Bejaï S, Meijer J. 2013. Control of drought stress in wheat using plant growth promoting bacteria. *Journal of Plant Growth Regulation* **32**: 122-130.
- Klimešová J, Holková L, Středa T. 2016. Stres suchem a jeho vliv na projevy rostlin. Pages 119-147 in Hnilička F, Středa T, editors. *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresory*. Czech University of Life Sciences, Mendel University, Prague.
- Klimešová J, Procházková P, Středa T. 2016. Vitalita semen a velikost kořenového systému pro únik a toleranci k suchu. Pages 192-195 in Hnilička F., editor. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2016*. Czech University of Life Sciences, Prague.
- Körner C, Basler D. 2010. Phenology under global warming. *Science*. **327**: 1461.

- Körner C, Asshoff R, Bignucolo O, Hättenschwiler S, Keel SG, Peláez-Riedl S. 2005. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO<sub>2</sub>. *Science* **309**: 1360-1362.
- Krtková J, Urban MO. 2016. Malý exkurz do světa signalizace rostlin a jejich interakcí s okolním prostředím. Pages 28-38 in Hnilička F, Středa T, editors. Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresory. Czech University of Life Sciences, Mendel University, Prague.
- Latzel V. 2015. Epigenetická dědičnost v ekologii a evoluci rostlin. *Vesmír* **2015/2**: 94-105.
- Levitt J. 1980. Response of plants to environmental stresses: water, radiation, salt and other stresses. Academic Press, New York.
- Lewandowska S. 2016. Perspectives of soybean cultivation in Poland. *Rolnictwo XXI wieku – problémy i wyzwania*: 162-169.
- Lipiec J, Doussan S, Nosalewicz A, Kondracka K. 2013. Effect of drought and heat stresses on plant growth and yield: a review. *International Agrophysics* **27**: 463-477.
- Li L, Zhao Z, Liu H. 2013. Feasibility of feeding yellow mealworm (*Tenebrio molitor* L.) in bioregenerative life support systems as a source of animal protein for humans. *Acta Astronaut* **92**: 103-109.
- Liu H, Yang Z, Tan D, Wu Z. 2003. Study on the fertilizer efficiency of the frass of *Tenebrio molitor* L. *Journal of Quanzhou Normal College Sciences* **21**: 68-71.
- Marasco R, Rolli E, Viganì G, Borin S, Sorlini C, Ouzari H, Zocchi G, Daffonchio D. 2013. Are drought – resistance promoting bacteria cross – compatible with different plant models? *Plant Signal. Behavior* **8 (10)**: e26741.
- Mittler R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Science* **11**: 15-19.
- Moravcová Š, Tůma J, Kovalíková Dučainová Z, Waligórski P, Kula M, Saja D, Slomka A, Baba W, Libik-Konieczny M. 2018. Influence of salicylic acid pretreatment on seeds germination and some defence mechanisms of *Zea mays* plants under copper stress. *Plant Physiology and Biochemistry* **122**: 19-30.
- Morison JIL, Lawlor DW. 1999. Interactions between increasing CO<sub>2</sub> concentration and temperature on plant growth. *Plant Cell and Environment* **22**: 659-682.
- Nilsen ET, Orcutt DM. 1996. *Physiology of Plants under Stress. Abiotic factors*. John Wiley and Sons, New York.
- Obroucheva NV, Sinkevich IA, Lityagina SV, Novikova GV. 2016. Water Relations in Germinating Seeds. *Russian Journal of Plant Physiology* **64 (4)**: 625-633.
- Pachauri RK et al. 2015. *Climate change 2014 Synthesis report*. IPCC, WMO, Geneva.
- Pazderů K. 2019. Testování vitality osiv jako řešení zlepšení odolnosti porostů vůči suchu. Pages 19-23 in Pazderů K, editor. *Osivo a sadba*. Czech University of Life Sciences, Prague.

- Pazderů K, Bláha L. 2013. Trends in Plant Breeding and Seed Production to Improve Abiotic Stress Tolerance. Pages 29-33 in Pazderů K, editor. Osivo a sadba. Czech University of Life Sciences, Prague.
- Pecinka A, et al. 2009. Transgenerational Stress Memory is not a General Response in Arabidopsis. PLoS One **4**: 4.
- Pospíšilová J, Vágner M, Malbeck J, Trávníčková A, Baťková P. 2005. Interactions between abscisic acid and cytokinins during water stress and subsequent rehydration. Biologia Plantarum **49** (4): 533-540.
- Poveda J, Jiménez-Gómez A, Saati-Santamaría Z, Usategui-Martín R, Rivas R, García-Fraile P. 2019. Mealworm frass as a potential biofertilizer and abiotic stress tolerance inductor in plants. Applied Soil Ecology **142**: 110-122.
- Pradhan GP, Prasad PV, Fritz AK, Kirkham MB, Gill BS. 2012. Effects of drought and high temperature stress on synthetic hexaploid wheat. Functional Plant Biology **39**: 190-198.
- Procházka S, Macháčková I, Krekule J, Šebánek J. 1998. Fyziologie rostlin. Academia, Praha.
- Procházka S, Šebánek J. 1997. Regulátory rostlinného růstu. Academia, Praha.
- Radman R, Saez T, Bucke C, Keshavarz T. 2003. Elicitation of plants and microbial cell systems. Biotechnology and Applied Biochemistry **37**: 91-102.
- Rahimzadeh Karvansara P, Razavi SM. 2019. Physiological and biochemical responses of sugar beet (*Beta vulgaris* L) to ultraviolet-B radiation. PeerJ **7**:e6790 <https://doi.org/10.7717/peerj.6790>
- Rajjou L, Duval M, Gallardo K, Catusse J, Bally J, Job C, Job D. 2012. Seed germination and vigor. Annual Review of Plant Biology **63**: 507–533.
- Ramakrishna A, Ravishankar GA. 2011. Influence of abiotic stress signals on secondary metabolites in plants. Plant Signaling and Behavior **6** (11): 1720-1731.
- Rao KM, Raghavendra A, Reddy KJ. 2006. Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants. Springer Science & Business Media. New York.
- Rebetzke RJ, Richards GA. 1999. Genetic improvement of early vigour in wheat. Australian Journal of Agricultural Research **50**: 291-302.
- Reyes TH, Scartazza A, Pompeiano A, Guglielminetti L. 2019. Physiological responses of *Lepidium meyenii* plants to ultraviolet-B radiation challenge. BMC Plant Biology **19**: 186-198.
- Reynolds MP, Mujeeb-Kazi A, Sawkins M, 2005. Prospects for utilizing plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought and salinity-prone environments. Annals of Applied Biology **146**: 239-259.
- Roach DA, Wulff RD. 1987. Maternal effects in plants. Annual Review of Ecology and Systematics **18**: 209-235.
- Rukavina H, Kolak I, Sarcevic H, Satovic Z. 2002. Seed size, yield and harvest characteristics of three Croatian spring malting barleys. Bodenkultur **53**: 9-12.

- Saini HG, Westgate ME. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* **68**: 59-96.
- Sage RF. 2003. The evolution of C4 photosynthesis. *New Phytologist* **161**: 341-370.
- Schreiner M, Mewis I, Huyskens-Keil S, Jansen MAK, Zrenner R, Winkler JB. 2012. UV-B-induced secondary plant metabolites-potential benefits for plant and human health. *Critical Reviews in Plant Sciences* **31**(3): 229-240.
- Schulze E, Beck E, Muller-Hohenstein K. 2005. *Plant Ecology*. Springer Berlin Heidelberg.
- Shankar S, Girish R, Karthik N, Rajendran R, Mahendran V. 2009. Allelopathic effects of phenolics and terpenoids extracted from *Gmelina arborea* on germination of Black gram (*Vigna mungo*) and Green gram (*Vigna radiata*). *Allelopathic Journal* **23**: 323-332.
- Sharma A, Shahzad B, Rehman A, Bhardwaj R, Landi M, Zheng B. 2019. Response of Phenolpropanoid Pathway and the Role of Polyphenols in Plants under Abiotic Stress. *Molecules* 2019 **24**: 2452–2474.
- Shourbalal SKS, Soleymani A, Javanmard HR. 2019. Shortening vernalization in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) using plant growth regulators and cold stratification. *Journal of Cleaner Production* **219**: 443-450.
- Singh VP, Singh S, Prasad SM, Parihar P. 2017. UV-B radiation: from environmental stressor to regulator of plant growth: plant response: UV-B avoidance mechanism. Chichester: John Wiley & Sons Ltd. 217.
- Skalický M, Novák J. 2007. *Botanika I. – Anatomie a morfologie rostlin*. Česká zemědělská univerzita, Praha.
- Spielmeyer W, Hyles J, Joaquim P, Azanza F, Bonnett D, Ellis ME, Moore C, Richards RA. 2007. A QTL on chromosome 6A in bread wheat (*Triticum aestivum*) is associated with longer coleoptiles, greater seedling vigour and final plant height. *Theoretical and Applied Genetics* **115**: 59-66.
- Storchmann K. 2018. Germany, Austria and Switzerland. *Wine's Evolving Globalization*. Vol. 92.
- Sytar O, Kumari P, Yadav S, Brestic M, Rastogi A. 2019. Phytohormone Priming: Regulator for Heavy Metal Stress in Plants. *Journal of Plant Growth Regulation* **38**: 739-752.
- Šerá B, Novák F. 2011. The effect of humic substances on germination and early growth of Lambs Quarters (*Chenopodium album* agg.). *Biologia* **66**: 470-476.
- Šerá B, Roháček K, Vaňková R, Šerý M. 2019. Ošetření osiva kukuřice seté klouzavým obloukovým výbojem – vliv na vzházivost obilky a na vybrané fyziologické parametry. Pages 79-83 in Pazderů K, editor. *Osivo a sadba*. Czech University of Life Sciences, Prague.
- Šerá B, Ryplová R, Hnatiuc E, Bicanová L, Landová T, Petrášková K, Rákosníková T. 2015. Předběžné výsledky ošetření chladným plazmatem u brukve řepky olejky. Pages 270-273



- in Hnilička F., editor. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2015. Czech University of Life Sciences, Prague.
- Thakur M, Bhattacharya S, Khosla PK, Puri S. 2019. Improving production of plant secondary metabolites through biotic and abiotic elicitation. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants* **12**: 1-12.
- Tobe K, Zhang L, Qiu GY, Shimizu H, Omasa K. 2001. Characteristics of seed germination in five non-halophytic Chinese desert shrub species. *Journal of Arid Environments* **47**: 191-201.
- Verpoorte R, Contin A, Memelink J. 2002. Biotechnology for the production of plant secondary metabolites. *Phytochemistry Reviews* **1**: 13-25.
- Vicente MR-S, Plasencia J. 2011. Salicylic acid beyond defence: its role in plant growth and development. *Journal of Experimental Botany* **62**: 3321-3338.
- Vintrlíková E, Klimešová J, Štěda T. 2015. Vitalita semen a kořenového systému obilovin. Pages 27-31 in Hnilička F., editor. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2015. Czech University of Life Sciences, Prague.
- Vurukonda SSKP, Vardharajula S, Shrivastava M, SkZ A. 2016. Enhancement of drought stress tolerance in crops by plant growth promoting rhizobacteria. *Microbiological Research* **184**: 13-24.
- Wani SH, Kumar V, Shriram V, Sahd SK. 2016. Phytohormones and their metabolic engineering for abiotic stress tolerance in crop plants. *Crop Journal* **4**: 162-176.
- Wargent JJ, Gegas VG, Jenkins GI, Doonan JH, Paul ND. 2009. UVR8 in *Arabidopsis thaliana* regulates multiple aspects of cellular differentiation during leaf development in response to ultraviolet B radiation. *New Phytologist* **183**: 315-326.
- Wigmore A. 2007. Klíčení rostlin. Pragma, Praha.
- Zheng Y, Li F, Hao L, Yu J, Guo L, Zhou H, Ma Ch, Zhang X, Xu M. 2019. Elevated CO<sub>2</sub> concentration induces photosynthetic down-regulation with changes in leaf structure, non-structural carbohydrates and nitrogen content of soybean. *BMC Plant Biology* **19**: 255-273.
- Żrobek-Sokolnik A. 2012. Temperature Stress and Response of Plants. Pages 113-134 in Ahmad P, Prasad MNV editors. Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change. Springer, Switzerland.



