

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních
zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



Česká zemědělská
univerzita v Praze

Změny translokace asimilátů během ontogeneze
pšenice seté
Bakalářská práce

Autor práce: Semen Lysytskyi
Obor studia: Rostlinná produkce

Vedoucí práce: Ing. Jiří Kudrna
Konzultant: doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Změny translokace asimilátů během ontogeneze pšenice seté" jsem vypracoval 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 autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Jiřímu Kudrnovi za vedení mé bakalářské práce a doc. Ing. Františku Hnilíčkoví, Ph.D. za odbornou pomoc, velmi vstřícný přístup, ochotu, cenné rady, poskytnuté materiály a čas věnovaný této práci. Dále bych chtěl poděkovat všem kolegům, kteří se podíleli na pokusech spojených s mou bakalářskou prací, Katedře botaniky a fyziologie rostlin a jejím pracovníkům za poskytnutí pomůcek, materiálu a prostoru k provedení pokusu.

Změny translokace asimilátů během ontogeneze pšenice seté

Souhrn

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

V současné době po velké šlechtitelské revoluci s úpravami sklizňového indexu jsou hledány další možnosti zvyšování výnosů pšenice. Vyhledávání zdrojů nových vlastností, které by mohly splňovat tuto potřebu je zásadní, přičemž lze využívat i alternativní možnosti. Jako perspektivní se jeví materiály se změněným morfotypem klasu, umožňujícím další zvyšování sklizňového indexu (poměr mezi hmotností zrna a hmotností nadzemní biomasy), genotypy se změněným zabarvením zrna a povrchu rostlin (zabarvení rostlin a přítomnost voskového povlaku má adaptační význam).

V práci je sledován vliv genotypu a ontogenetického vývoje na transport asimilátů a fotosyntetickou akumulaci energie u 8 genotypů pšenice seté. Pokus byl založen jako nádobový se zeminou ve skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin v částečně řízených podmínkách, za zachování přirozeného světelného režimu. V rámci ontogenetického vývoje pšenice se uskutečnilo 5 odběrů v následujících vývojových fázích: BBCH 47; 55, 65; 75; 89. Transport asimilátů v rámci jednotlivých rostlinných orgánů byl zjišťován metodou spalné kalorimetrie, pomocí suchého spalného adiabatického kalorimetru LAGET MS 10A.

Ze získaných výsledků vyplývá, že průměrné hodnoty asimilátů zkoumaných orgánů pšenice seté byly v pořadí kořen ($11,79 \text{ kJ.g}^{-1}$), praporcový list ($12,6 \text{ kJ.g}^{-1}$), nadzemní biomasa ($12,77 \text{ kJ.g}^{-1}$) a klas ($15,51 \text{ kJ.g}^{-1}$). Na základě průměru hodnot spalného tepla lze stanovit následující pořadí testovaných genotypů: ANBW 6A/ANK-26B> ANDW 20A> LD222> ANK-1B> ANBW 6A/ANK-38> ANK-28A> Novosibirskaya 67> ANBW2N. Obsah energie v listech sledovaných genotypů pšenice seté průkazně narůstá do fáze 65 BBCH a poté vlivem senescence dochází k jeho poklesu. V případě hodnot spalného tepla praporcového listu, byl obsah energie opět nejvyšší ve fázi kvetení. Pote postupně, podobně jako u listů, dochází k pozvolnému poklesu obsahu energie. V generativních orgánů se obsah energie zvyšuje od kvetení až do plné zralosti.

Klíčová slova: pšenice setá, transport asimilátů, spalné teplo

Changes assimilates translocation during ontogeny of wheat plants

Summary

Common wheat (*Triticum aestivum* L.) is the most cultivated cereal worldwide and in the Czech Republic and is one of the oldest cultivated crops. The beginnings of wheat cultivation date back to history and are associated with the emergence of agriculture. Due to its many properties, wheat has gradually become the main cultivated field crop and has spread to all continents except Antarctica; it can be found anywhere with suitable weather and soil conditions. We can find it wherever weather and soil conditions allow.

At this moment, after the great breeding revolution with adjustments to the harvest index, other possibilities for increasing wheat yields are being sought. Finding sources of new features that could meet this need is essential, and alternative options can be used. Materials with altered spikelet morphotype appear to be promising, enabling the further increase of harvest index (ratio between grain weight and aboveground biomass weight), genotypes with altered grain and plant surface color (plant color and presence of wax coating is of adaptive ability).

This thesis is focusing on the changes that assimilate translocation during ontogeny for 8 genotypes of wheat plants. The experiment was performed with containers with soil in the greenhouse under partially controlled conditions while maintaining the natural light regime. As part of the ontogenetic development of wheat, five samplings took place during the vegetation during the developmental stages: BBCH 47; 55, 65; 75; 89. The transport of assimilates within individual plant organs was determined by the method of combustion calorimetry, using a dry combustion adiabatic calorimeter LAGET MS 10A. The obtained results show that the average values of assimilates of the examined organs of sown wheat were in the order: a root (11.79 kJ.g^{-1}), a flag leaf (12.6 kJ.g^{-1}), aboveground biomass (12.77 kJ.g^{-1}), and a spikelet (15.51 kJ.g^{-1}). Based on the average values of combustion heat, the following order of tested genotypes can be determined: ANBW 6A/ANK-26B > ANDW 20A > LD222 > ANK-1B > ANBW 6A/ANK-38 > ANK-28A > Novosibirskaya 67 > ANBW2N. The energy content in the leaves of the observed genotypes of common wheat significantly increases up to the 65 BBCH phase and then decreases due to senescence. In the case of the values of the combustion heat of the flag leaf, the energy content has reached the highest value in the 65 BBCH. Then, similarly to the leaves, the energy content gradually decreases. In generative organs, the energy content increases from 65 BBCH to 89 BBCH.

Keywords: Common wheat, transport of assimilates, combustion heat.

Obsah

1	Úvod.....	7
2	Cíle a hypotézy práce.....	8
3	Literární rešerše.....	9
3.1	Botanická charakteristika pšenice seté.....	9
3.2	Historie a současnost pěstování pšenice.....	12
3.3	Trendy ve šlechtění pšenice.....	15
3.3.1	Biotický stres a rezistentní šlechtění.....	16
3.3.2	Trend odolnosti vůči suchu.....	17
3.3.3	Trend zvyšování výnosu.....	18
3.3.4	Nadpočetné orgány.....	19
3.3.5	Znak „dlouhá pleva“.....	20
3.3.6	Antokyany a karotenoidy v znu.....	21
3.4	Tvorba biomasy u rostlin.....	23
3.5	Transport a translokace asimilátů.....	25
3.6	Spalná kalorimetrie a její využití ve fyziologii rostlin.....	29
4	Metodika.....	32
4.1	Použitý rostlinný materiál.....	32
4.2	Založení pokusů.....	32
4.3	Měření fyziologických charakteristik.....	34
4.3.1	Příprava vzorku.....	34
4.3.2	Stanovení spalného tepla.....	34
4.3.3	Výpočet spalného tepla.....	35
5	Výsledky.....	36
6	Diskuse.....	48
7	Závěr.....	50
8	Literatura.....	51
8.1	Literární zdroje.....	51
8.2	Internetové zdroje.....	58

1 Úvod

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

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

Potřeba dosahování dostatečného výnosu zrna pšenice a jakosti je zřejmá, proto zvyšování genetického výnosového potenciálu odrůd je dosud efektivním způsobem nezbytným pro akceleraci zvyšování výnosů v praxi. Vyhledávání zdrojů nových vlastností, které by mohly splňovat tuto potřebu je zásadní, přičemž lze využívat i alternativní možnosti. Jako perspektivní se jeví materiály se změněným morfotypem klasu, umožňujícím další zvyšování sklizňového indexu (poměr mezi hmotností zrna a hmotností nadzemní biomasy), genotypy se změněným zabarvením zrna a povrchu rostlin (zabarvení rostlin a přítomnost voskového povlaku má adaptační význam). Další možností je využití dlouhých plev pro zvýšení asimilační schopnosti klasu a tvorbu zrna. Ve šlechtění pšenice se v současnosti objevují limity v dalším zvyšování výnosového potenciálu. Hlavním z těchto limitů je fotosyntetická účinnost rostlin, která je předpokladem pro tvorbu biomasy. Jednou z možností zvýšení výnosu pšenice by mohlo být využití dlouhých plev pro zvýšení asimilační schopnosti klasu a tvorbu zrna.

Metoda spalné kalorimetrie dokáže popsat změny v nahromadění asimilovaných živin a jejich přesun v rámci rostliny i popisovat fotosyntetickou aktivitu rostliny za pomoci měření změn obsahu energie v nich a zjišťovat zdroje (source) a místa uskladnění energie (sink).

2 Cíle a hypotézy práce

Pšenice setá (*Triticum aestivum* L.) je jak celosvětově, tak i v ČR nejpěstovanější obilninou, a to především z těchto důvodů: je nejvýznamnější a nejvhodnější pro řadu potravinářských výrobků a její použití je prakticky univerzální. Dále má vynikající pekařské vlastnosti a má velké rozšíření i jako krmná obilnina. Je velmi dobře využitelná pro další průmyslové zpracování (např. škrob, líc).

Cílem je sledovat vliv genotypu na translokaci asimilátů ve vybraných růstových fázích pšenice.

Z navrženého cíle práce vychází hypotézy:

- 1) ovlivňuje genotyp translokaci asimilátů do jednotlivých orgánů,
- 2) existují rozdíly v tvorbě asimilátů mezi genotypy,
- 3) je ovlivněna translokace asimilátů vývojovou fází.

V současné době po velké šlechtitelské revoluci s úpravami sklizňového indexu jsou hledány další možnosti zvyšování výnosů pšenice. Vyhledávání zdrojů nových vlastností, které by mohly splňovat tuto potřebu je zásadní, přičemž lze využívat i alternativní možnosti. Jako perspektivní se jeví materiály se změněným morfotypem klasu, umožňujícím další zvyšování sklizňového indexu (poměr mezi hmotností zrna a hmotností nadzemní biomasy), genotypy se změněným zabarvením zrna a povrchu rostlin (zabarvení rostlin a přítomnost voskového povlaku má adaptační význam).

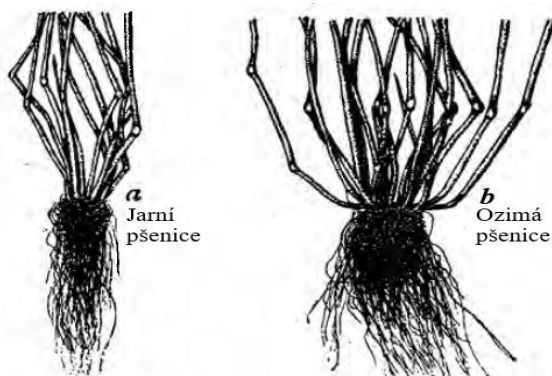
3 Literární rešerše

3.1 Botanická charakteristika pšenice seté

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

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

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



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

Stébbla jsou dutá, přímá, tenkostěnná s hladkými kolénky (Dostál et al. 1989). Stéblo se od báze směrem ke klasu zužuje, je tvořené zpravidla pěti články (internodia), oddělenými kolénky. Nejkratším je internodium bazální (nejspodnější), nejdelší poslední (pod klasem).



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

Z kolének vyrůstají listy, jejichž pochva objímá stéblo do určité výšky, čímž je částečně zpevňuje. Tvorba stébla signalizuje přechod rostliny z vegetativního do generativního období, kdy se na vzrostném vrcholu vytvoří kláskové hrbolky (Zimolka 2005).

Květenství je čtyřhranný nepravý klas (Dostál et al. 1989), jehož osou je vřeteno (obdobně jako u stébla na něm rozlišujeme kolénka a články) na, než svou bázi přisedají jednotlivé klásky. U pšenice na každý článek klasového vřetene přísluší jeden vícekvěťý klásek. Klásek tvoří dvě bezosinné plevy a příslušný počet (2 až 5 i více) kvítků, které obaluje z vnější strany plucha, z vnitřní pluška (Zimolka 2005). Pleva je vejčitá, kýlnatá s jedním zoubkem, pluchy bez osin nebo nahoře osinaté. Pluška je blanitá. Osina je přisedlá k vrcholu pluchy (Dostál et al. 1989). U osinatých klasů z pluchy vyrůstá osina. Dalšími součástmi kvítků jsou pestíky a tyčinky. Pestík sestává ze dvou pětých blizen, pod nimi se nachází semeník. Otevírání kvítku pro jeho opylení zajišťuje dvě pleny (lodikuly), které jsou umístěny na spodní straně semeníku z jeho vnější strany. Ze semeníku vyrůstají tyčinky složené z nitek a prašníků, každý se dvěma pouzdry vyplněnými pylem (Zimolka 2005).

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

Obilka pšenice (zrno), viz obr. 3, není pouhým semenem, ale celým jednosemenným plodem (Kalus 1948), který se skládá ze tří hlavních částí: obaly, endosperm (jádro) a embryo (zárodek) (Zimolka 2005).

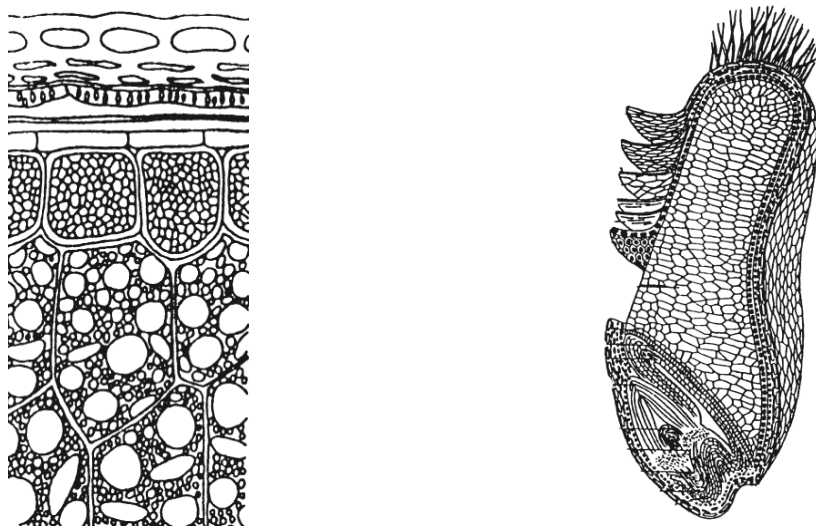
Klíček je základem budoucí rostliny. Tvoří 2–3 % z celého zrna. Obsahuje vysoký podíl tuku, který tvoří asi 10 % (Moazzami et al. 2011). Klíček je v poměru k celkové velikosti zrna malý a skládá se z těchto částí:

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

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

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

Obaly obilky tvoří oplodí a osemení, které k sobě těsně přiléhají (Zimolka 2005), a obklopují celé zrna. Obaly brání mechanickému poškození, mikrobiální kontaminaci, ztrátě vlhkosti a poškození vlivem počasí. Důležitou roli hrají při klíčení, kdy nasávají vodu a živiny z prostředí (Serna-Saldívar 2010). Nejvrchnější vrstvu tvoří epidermis, vrstva buněk pokožkových. Pod ní se nachází několik řad v podélném směru obilky protažených buněk, tzv. podélné buňky a mezi tím příčně k těmto ležící příčné buňky. Poslední vrstva oplodí je na zralé obilce patrna jen jako zbytek stlačených buněk ve formě rourkovitých útvarů, tzv. buněk rourkovitých. Všechny tyto buňky, pokud byly mladé, obsahovaly hojně protoplazmy, dělily se a asimilovaly. Avšak s postupující zralostí obilky protoplazma zmizela, asimiláty se přesunuly do endospermu, takže z nich zbyly prázdné, odumřelé orgány (Kalus 1948).



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

3.2 Historie a současnost pěstování pšenice

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

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

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

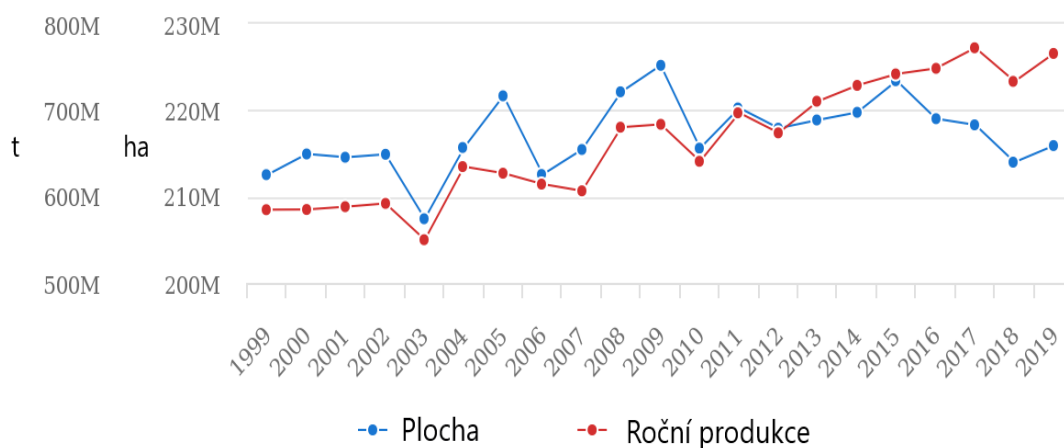
V dějinách lidstva byla domestikace pšenice důležitým mezníkem, protože tento jev hrál klíčovou roli při přechodu od společnosti lovců a sběračů ke vzniku usedlé civilizace (Eckardt 2010).

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

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

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

Pšenice patří z hlediska světové produkční plochy k nejvíce zastoupené obilovině. Během posledních dvaceti let se její plocha výrazně nezměnila a pohybovala se v rozmezí 207-225 mil. ha. Z pohledu objemu produkce zrna se však nachází na druhém místě za kukuřicí. Roční produkce dosahovala v předchozích dvaceti letech v průměru 664,7 mil. tun, s tím že od roku 2013 trvale drží nad hranicí 710 mil. tun. Z grafu 1 je patrný stabilní trend nárůstu světové produkce pšenice (FAOSTAT 2021).

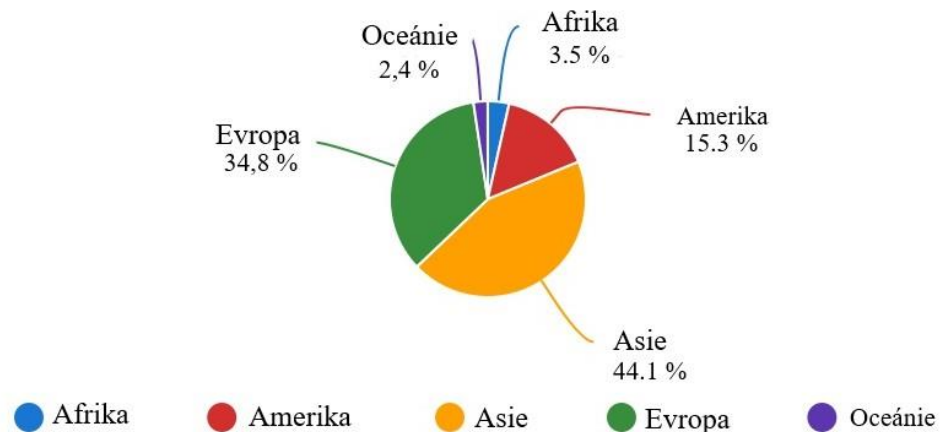


Graf 1: Světová plocha a roční produkce pšenice v roce 1999-2019 (FAOSTAT 2021).

Hlavním důvodem nárůstu produkce je především rostoucí spotřeba pšenice pro lidskou výživu. Poptávka po této obilovině se zvyšuje na světových trzích a stimuluje významné pěstitele a exportéry k vyšší produkci. Ta je dosahována především rostoucí intenzitou výroby prostřednictvím výkonnějších odrůd, zlepšujícími se pěstebními technologiemi a využíváním stále modernější techniky. Pšenice představuje pro mnoho

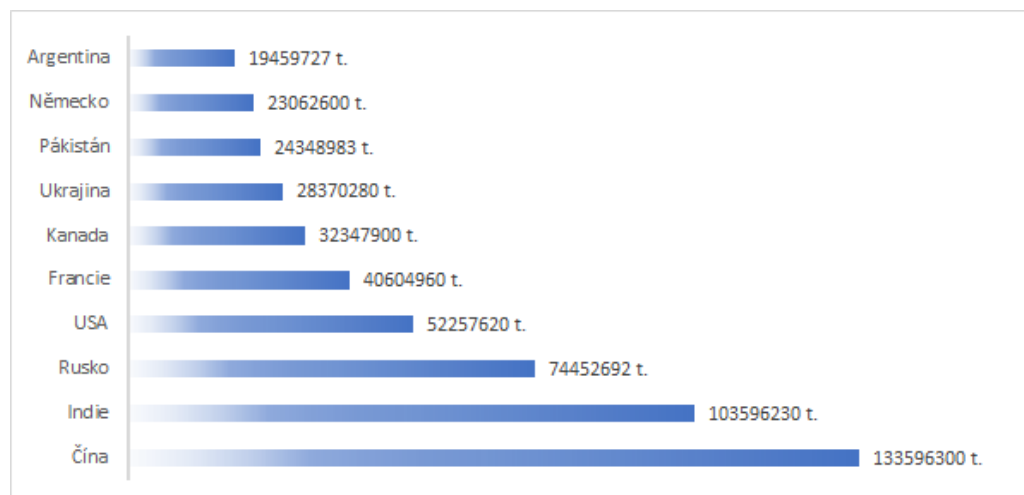
zemědělců určitou jistotu příjmů, neboť náklady na její pěstování jsou poměrně nízké a pokud jsou v hospodářském roce v daném regionu dobré povětrnostní podmínky, dosahují producenti většinou zisk (Šarapatka 2010).

V grafu 2 je uveden podíl produkce pšenice ve světě podle regionů v roce 2019. Z něho je patrné, že Asie je globálním lídrem, tam se vypěstuje 44,1 % celosvětové produkce, v Evropě 34,8 %, v Americe 15,3 %. Pak následují Afrika (3,5 %) a Oceánie (2,4 %) (FAOSTAT 2021).



Graf 2: Podíl produkce pšenice ve světě podle regionů v roce 2019 (FAOSTAT 2021).

Největšími producenty pšenice ve světě v roce 2019 byly Čína, Indie, Rusko, USA, Francie, Kanada, Ukrajina, Pákistán, Německo a Argentina, jak je uvedeno v grafu 2 (FAOSTAT 2021).



Graf 3: Produkce pšenice: top 10 světových producentů v roce 2019 (FAOSTAT 2021).

V ČR pšenice je dominantní obilovinou. Její produkce od 2. světové války postupně stoupala a přibližně od 70. let se ČR stala soběstačnou (Příhoda et al. 2004).

Na základě dat ČSÚ v současné době (2020) se v České republice pěstuje pšenice na 798 583 ha, na kterých se vyprodukuje přibližně 4 902 414 tun zrna, průměrný výnos je $6,14 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$.

V osevu u nás dominují odrůdy jakostní skupiny A a E, jelikož se velká část osevních ploch snaží dosahovat potravinářské kvality a tím i vyšší realizační ceny (Ehrenbergerová 2015).

3.3 Trendy ve šlechtění pšenice

Člověk pěstuje pšenici již 10 000 let. Za tu dobu rostlina prošla výraznou proměnou od planých forem pšenice ke kulturně pěstovaným formám. V průběhu domestikace, nastala značná změna habitu rostliny ale i porostu, formy a rozšíření pěstování (Kislev 1984), avšak v posledních stech letech došlo k výraznému zefektivnění procesu šlechtění. Přispěl k tomu zejména objev Mendelových zákonů a principů evoluce a posléze bouřlivý rozvoj genetiky. Byly takto dosud vyšlechtěny tisíce odrůd s požadovanými znaky přizpůsobení se prostředí, kvality produkce a rezistencí rostlin k patogenům (Leišová-Svobodová 2020). Proces tvorby odrůd pšenice (*Triticum aestivum* L.) a technologie jejího pěstování se výrazně změnily v průběhu posledních 100–200 let (Martinek 2018).

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

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

3.3.1 Biotický stres a rezistentní šlechtění

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

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

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

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

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

Rzi na obilninách dlouhodobě způsobují významné hospodářské ztráty. Ztráta účinnosti genů pro odolnost vůči rzi u pšenice v důsledku vývoje a šíření nových virulentních ras patogenu je základním problémem při šlechtění rezistence (Hanzalová 2020). Rezistence ke rzi plevové byly překonány 3krát během posledních 30 let (rasy Ibis, Clement a Sleipner), nejzávažnější epidemie na našem území se stala v 60. a 70. letech 20. století. (Horčíčka 2008). Současné hledání nových zdrojů rezistence je zaměřeno především na příbuzné druhy trav, např. rodů *Triticum*, *Aegilops*, *Thinopyrum* aj. (Hanzalová 2020).

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

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

3.3.2 Trend odolnosti vůči suchu

Definování sucha není úplně jednoduchou záležitostí. Meteorologické sucho je nejčastěji definováno jako záporná odchylka srážek od normálu. V zemědělství je sucho spojováno s nedostatkem vody v půdě (Allen et al. 1998).

Nedostatek vody má vliv na velikost semen i výnos u mnoha kulturních plodin včetně pšenice. Avšak mezi jednotlivými odrůdami konkrétních kulturních plodin mohou být poměrně významné rozdíly v toleranci a reakci na stres suchem (Liu et al. 2016).

Sucho u pšenice ovlivňuje růst a vývin porostů, celkovou biomasu, kvalitu a výnos zrna. Projevuje se zkrácením stébel, vadnutím a stáčením listů, jejich postupným odumíráním a žloutnutím, nejprve od spodu, od nejstarších, směrem k nejmladším listům. Usychají odnože, dochází k redukci kvítků a zrn, která jsou nedostatečně vyživována, zvyšuje se teplota rostlin a zasychají konce klasů (Prášil 2018). Kromě primárního poškození jsou rostliny vystavené suchu náchylnější k napadení patogeny a škůdci (Sarto et al. 2017).

Šlechtěním můžeme ovlivnit schopnost pšenice zvládat stres spojený s nedostatkem vody. Jednou z cest je snaha zvětšit kořenový systém rostlin, který by mohl využít víc vody. Dalším způsobem je ojínění na povrchu rostliny, které je způsobeno kutikulárním voskem. Výskyt ojínění je spojován s vyšším výnosem zejména v podmínkách sucha (Prášil 2018;

Sarto et al. 2017). V neposlední řadě jsou odrůdy, které v určitých podmínkách mohou uniknout před obdobím sucha, díky lišící se rychlosti a dynamiky růstu (Mwadzingeni et al. 2016).

Mnohé mechanismy umožňující úspěšně překonat sucho v určité době a zajistit tak stabilitu výnosu se mohou naopak projevit negativně při vláhově příznivých ročnících. Například zvýšená účinnost využití vody (vyjádřená jako poměr mezi akumulací biomasy a ztrátou vody transpirací) je spojena s omezením růstu a lepším překonáním suchého období, ale celkově vede k nižší produkci biomasy. Podobně šlechtění na hlubší kořeny umožní rostlinám lépe čerpat vodu z hlubších vrstev půdy, ale může omezit lepší využití živin z vrchních vrstev nebo najde menší uplatnění v mělkých či utužených půdách (Prášil 2018; Ahmadi et al. 2009).

3.3.3 Trend zvyšování výnosu

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

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

Za hlavní příčinu šlechtitelského pokroku ve zvyšování výnosu lze pokládat výrazné zvýšení hmotnosti zrna klasu doprovázené zkrácením délky stébla (Foulkes et al. 2011),

přičemž šlechtitelskou činností se nepodařilo dosáhnout zásadního zvýšení sušiny nadzemní biomasy porostu (Slafer & Andrade 1991). To dokumentuje, že se nedařilo zásadně zlepšovat efektivitu fotosyntézy porostu (Hnilička et al. 2020). Zvyšování výnosového potenciálu odrůd bylo tedy podmíněno hlavně změnami proporcí rostlin, případně prodloužením doby životnosti listů a jejich uspořádáním v porostu, a tím lepší využitelností světla (Reynolds et al. 2012).

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

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

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

3.3.4 Nadpočetné orgány

Trávy obecně, a tedy i obilniny, mají vlastní strategii přizpůsobivosti se změnám prostředí díky své modulární struktuře vytvářených orgánů. Klasický morfotyp pšenice reaguje v průběhu času na změny dostupnosti zdrojů obvykle pomocí tří úrovní větvení,

představujících hierarchické struktury: 1. odnože v odnožovacím uzlu, 2. klásky v klasu, 3. zrna v kláscích. V těchto uzlech rostlina zakládá zvýšený počet orgánů, které lze pokládat za nadpočetné, z nichž se do doby zralosti realizuje jen část (Hnilička et al. 2020).

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

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

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

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

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

3.3.5 Znak „dlouhá pleva“

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

Ve starších pokusech tyto linie dosahovaly srovnatelné nebo výnosové úrovně oproti běžným odrůdám v intenzivních podmínkách pěstování. To vedlo k hypotéze, že dlouhá pleva

svým větším povrchem může podporovat asimilaci klasu a zřejmě i transpiraci rostliny a tím pozitivně působit na tvorbu obilek zvláště na konci dozrávání. Proto by dlouhá pleva mohla být významným znakem ve šlechtění pšenice na výnos. Problémem linií s dlouhou plevou je zatím jejich snížená odolnost ke rzi plevové (Martinek 2018).

3.3.6 Antokyany a karotenoidy v zrně

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

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

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

Pšeničné zrnko může obsahovat široké spektrum karotenoidů. Mezi nejčastěji zastoupené patří lutein, β -karoten, zeaxanthin, antheraxanthin, taraxanthin, triticoxanthin a flavoxanthin. Obsah karotenoidů v pšeničném zrně se pohybuje okolo 3 – 12,2 $\mu\text{g/g}$ sušiny a je velmi závislý na odrůdě. Pšenice s barevným zrnem má také nezanedbatelný obsah

karotenoidů. Například modře zbarvené odrůdy pšenice mají nižší celkový obsah karotenoidů, ale purpurově zbarvená pšenice má dokonce jejich obsah vyšší než pšenice setá (Paznocht et al. 2019).

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

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

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

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

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

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

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

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

3.4 Tvorba biomasy u rostlin

Biomasa je definována jako hmota organického původu, takže se pod tímto pojmem zahrnuje veškerá živá příroda (Celjak 2008). Biomasa vzniká vlivem nejstarší biochemické reakce na naší planetě, tedy fotosyntézy (Janásek 2005).

Rostliny z hlediska výživy patří mezi organismy autotrofní. Tento způsob výživy spočívá v získávání živin z anorganických látek a z energie záření. Díky tomuto systému příjmu energie, se rostliny též nazývají fotoautotrofní. Fotoautotrofní organismy mají schopnost fixovat sluneční energii procesem, který se nazývá fotosyntéza (Procházka 1998).

Oxid uhličitý a voda jsou zdrojem hmoty pro vznik asimilátů. Slunce zdrojem energie a chloroplast místem fotosyntézy. Fotosyntézu lze chápat jako fotokatalitickou přeměnu CO_2 a H_2O na složité molekuly vysoce energetických látek, které vytvářejí biomasu (Kincl & Krpeš 2006).

Vyprodukovaná biomasa je z 85-90 % výsledkem fotosyntézy a respirace (Urban et al. 2014). Rozdíl v míře fotosyntézy a dýchání má zásadní vliv na energetickou bilanci rostlin. Jsou-li tyto hodnoty vyrovnané, rostlina se nachází v energetické rovnováze. Převyšuje-li míra dýchání (respirace) míru fotosyntézy, hmota rostliny je spotřebována a tím dochází ke ztrátě asimilátů a následnému snížení výnosu, včetně jeho kvality. V opačném případě dochází k vytváření biomasy, tedy organické hmoty rostlin, která může být využita k vyššímu transportu asimilátů do vyvíjejícího se klasu a tím ovlivňovat počet obilků, jejich hmotnost a

kvalitu ukládaných zásobních látek v zrně (Hnilička et al. 2020). Zelené rostliny pro růst a s ním spojené životní procesy mohou využít jen 50 až 70 % vytvořených asimilátů (účinnost růstu) a zbytek, tj. asi 30 až 50 % vytvořených asimilátů vlastně "prodýchají" (Kincl & Krpeš 2006).

Rostlinná těla jsou tvořena různými sloučeninami. U rostlin se vyskytují především: celulóza, hemicelulóza, škrob, lignin a oleje (Murtinger & Beranovský 2011).

V průběhu vegetační doby, tj. od zasetí semene až do vytvoření nového semene a jeho dozrání, dochází v rostlinách k mnoha morfologickým a fyziologickým změnám, které souhrnně označujeme pojmy růst a vývoj (Urban et al. 2014).

Růst rostliny lze chápat jako nevratné narůstání hmotnosti rostliny, tj. zvětšování objemu, velikosti, délky a tvaru rostlinného těla (orgánu) v souladu s komplexní genetickou informací jedince ve vazbě na komplex faktorů vnitřních (v rámci celistvosti rostliny), ale i faktorů vnějších, tj. prostředí rostliny (Kincl et al. 2008).

Růst rostlin ovlivňuje řada vnějších a vnitřních faktorů (Kincl et al. 2008). Každý vnější faktor je významný a nepostradatelný. Jednotlivé faktory se vzájemně ovlivňují, a tak vytvářejí na určitém stanovišti a v určitém časovém úseku specifické podmínky pro rostliny. Vnitřní faktory jsou dány genetickými vlastnostmi pěstovaných druhů rostlin (Vaněk et al. 2007).

Do vnitřních faktorů ovlivňujících růst rostliny řadíme růstové regulátory. Ty růstové regulátory, které si rostlina sama tvoří k regulaci svého růstu nazýváme nativní (endogenní) neboli rostlinné hormony (fytohormony) (Hnilička et al. 2005).

Vnější prostředí ovlivňuje růstové procesy v souvislosti s vnitřními podmínkami. Růst je ovlivňován především působením světla, teploty a obsahem vody (Hnilička et al. 2005).

Záření je pro rostliny zdrojem energie a zároveň ovlivňuje rostliny svojí intenzitou – kvantitou, spektrálním složením – kvalitou a periodicitou (střídáním světla a tmy v průběhu dne) (Hnilička et al. 2005). Světlo je nezbytné pro tvorbu asimilátů v procesu fotosyntézy zelených rostlin (Kincl et al. 2008).

Spolu se zářením je teplota nejdůležitějším vnějším faktorem ovlivňujícím růst i vývoj rostliny. Rostliny jsou ke změnám teploty velmi citlivé; teplotu můžeme měnit jen v poměrně úzkém rozmezí (přibližně 5-35 °C), aniž bychom rostliny poškodili. Teplota ovlivňuje nejen růst objemový, ale i buněčné dělení (Procházka 1998). Negativní účinek nízkých teplot (mrazu a chladu) a příliš vysokých teplot souvisí především s teplotní závislostí biochemických reakcí, s poruchami funkce membrán a s inaktivací enzymů (Hnilička et al. 2005).

Voda je nezbytná pro životní procesy rostliny, protože všechny biologické procesy probíhají za účasti vody. Je univerzálním rozpouštědlem anorganických a některých organických látek, je složkou makromolekul a celé buňky. Voda je důležitým faktorem tepelného režimu rostlin. Poskytuje rostlině důležité prvky: vodík a kyslík – a v tom smyslu je tedy stavebním materiálem rostliny (Kincl & Krpeš 2006). Voda je nezbytná zejména v zárodečné a prodlužovací růstové fázi (Kincl et al. 2008).

I když základním stavebním prvkem rostlinného těla je uhlík, který rostliny získávají z atmosféry, vyžadují ke svému metabolismu a růstu celou řadu dalších prvků, jež jsou primárně čerpány z půdy, a to selektivně a obvykle ve formě iontů rozpuštěných ve vodě (Šarapatka 2010). Dostatečný obsah minerálních živin příznivě ovlivňuje růst rostlin; nedostatek živin (hlavně dusíku) naopak snižuje rychlost růstu (Kincl et al. 2008).

Urban et al. (2014) uvádějí že v pěstitelské terminologii veškerá biomasa nadzemní a podzemní hmoty rostliny je označovaná jako biologický výnos. Za hospodářský výnos považujeme biomasu hospodářsky využitelných částí rostliny, tj. k lidské výživě, ke krmení nebo průmyslovému zpracování. Petr (2000) definuje, že v případě obilnin biologickým výnosem je celá rostlina a za hospodářský výnos považujeme obilky (zrno). Výnos zrna pak závisí na podílu asimilátů uložených do obilek.

Za hlavní faktory ovlivňující biologický výnos Petr (2000) považuje: 1. velikost asimilačního aparátu a délku jeho aktivní funkce; 2. výkonnost asimilačního aparátu a rychlost fotosyntézy; 3. aktivita kořenového systému; a v neposlední řadě 4. distribuce asimilátů mezi orgány rostliny.

3.5 Transport a translokace asimilátů

Asimilační proud vede produkty fotosyntetické asimilace – asimiláty z listů (zdroj) na místo spotřeby (sink). Sink je obecné označení pro část rostliny, kde jsou dodané asimiláty využívány k růstu (meristematické zóny) nebo ukládány do zásoby (kořeny, oddenky, hlízy, cibule, plody aj.) (Vinter 2009).

Source je výraz pro zdroj nebo místo produkce asimilátů. Zdrojem asimilátů v době vegetace jsou fotosynteticky aktivní pletiva, nejčastěji listový mezofyl. V době po vegetačním klidu a při klíčení semen a růstu klíčících rostlin jsou zdrojem energie a organických látek zásobní orgány a pletiva (Pavlová 2006). Zdroje dělíme na primární a sekundární, přičemž primárním zdrojem rozumíme asimilační orgán – list a sekundárním zdrojem například

zásobní orgán, ve kterém jsou asimiláty přechodně uloženy až do následné translokace do sinku (Hnilička 2010).

Všeobecně se rozlišuje translokace asimilátů na krátké, střední a dlouhé vzdálenosti. Translokace na krátké vzdálenosti se děje transportem přes biologické membrány, na střední vzdálenosti transportem přes apoplast a symplast od buňky k buňce (Hejnák 2003).

Plnění vodivých drah floému roztoky asimilátů probíhá symplastickou, a u některých druhů také apoplastickou cestou, často prostřednictvím transferových buněk. Transferové buňky se diferencují z původních buněk, popř. z buněk lýkového parenchymu. Sacharóza je aktivně prostřednictvím přenašečů vylučována do buněčných stěn (= apoplastu) mezofylových buněk a odtud proti koncentračnímu gradientu (v sítkovicích je dvakrát až třikrát vyšší koncentrace sacharózy než v buňkách mezofylu) transportována přes transferové buňky do vodivých drah floému (Vinter 2009).

Mechanismus floémového transportu vysvětluje Münchova tlakoproudová teorie (pressure – flow model). Hnací silou asimilačního proudu je tlakový gradient ve směru transportu (rozdíl hydrostatických tlaků v místě plnění floému a v místě vyprazdňování floému). Akumulace osmoticky aktivních asimilátů v buňkách mezofylu listů a v sítkovicích v místě zdroje vede k nasávání vody do buněk a k nárůstu jejich vnitřního hydrostatického tlaku (turgor) (Vinter 2009).

V místě sinku probíhá opačný proces – koncentrace cukrů se snižuje, sacharóza vystupuje ze sítkovic (vyprazdňování floému) do buněk sinku, voda vstupuje do xylému, čímž se vytváří uzavřený cirkulační systém (Vinter 2009).

Jako plnění floému je označován aktivní a selektivní proces akumulace asimilátů (především sacharózy) ve floému. Jde skutečně o aktivní proces, protože koncentrace sacharózy v sítkovicích floému je mnohem vyšší než v okolních fotosyntetizujících buňkách listového mezofylu (Procházka et al. 1998).

Rychlost asimilačního proudu se pohybuje přibližně v rozmezí od 0,5 do 1 m/hod (Vinter 2009).

Floémová šťáva je 15 až 30 % roztok a její pH se pohybuje kolem 8. Více než 90 % její sušiny jsou sacharidy a mezi jejími anorganickými složkami převládá draslík. Obsahuje také nízké koncentrace více než sta bílkovin včetně některých enzymů. Byla v ní prokázána i mRNA (Luštinec 2003). Hlavní transportní formou cukrů je sacharóza. Koncentrace sacharózy může dosahovat až 30 %. Jedná se o roztok vedený sítkovicemi má sirupovitou konzistenci. Asimilačním proudem jsou transportovány i jiné oligosacharidy (např. rafinóza,

verbaskóza, stachyóza), cukerné alkoholy (např. sorbitol, manitol), transitorní škrob a jiné organické i anorganické látky (Vinter 2009).

Chloroplasty jako místa primární syntézy asimilátů (produktů fotosyntézy) představují počáteční fázi jejich řízeného transportu. Vytvořené asimiláty jsou exportovány z chloroplastů v rámci denního cyklu fotosyntézy. Převážná část uhlíku fixovaného při fotosyntéze je využita k syntéze triózafosfátů a fosforylovaných cukrů. Menší část uhlíku je využita k syntéze aminokyselin a proteinů (Procházka et al. 1998).

Závislost mezi fotosyntézou a tvorbou energeticky bohatých látek je dynamický proces a jedná se o otevřený systém ovlivňovaný řadou nejrůznějších vlivů (Hnilička et al. 2020).

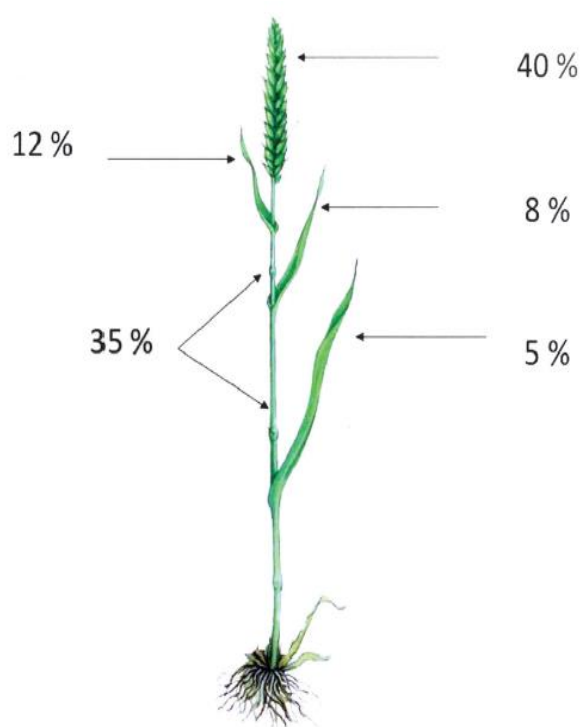
Produktivita pěstovaných druhů závisí nejenom na velikosti a počtu zdrojů, tedy fotosynteticky aktivních listů, ale i na délce jejich fotosyntetické aktivity (Evans 1989).

Nejvýznamnějším orgánem pro fotosyntézu rostlin je čepel listová. Podle Repky a Jurekové (1993) se list během svého individuálního růstu formuje jako složitý strukturní a funkční systém se specifickou mikro a makrostrukturou. Mnohé vlastnosti listu, až po výslednou rychlost fotosyntézy, jsou geneticky podmíněné.

Kostrej (1992) uvádí, že z hlediska velikosti listové plochy je rozhodující nejenom počet listů, ale i jejich postavení, plocha jednotlivých listů i doba, po kterou jsou funkční.

Obrázek 5 znázorňuje, že rychlost fotosyntézy není v rámci rostliny stejná, liší se mezi jednotlivými orgány, ale také vývojovou fází, kdy klas včetně osin vytvoří až 40 %, horní internodium, stéblo 35 %, čepel a pochva praporcového list 12 % a druhého listu shora 8 % a spodní část rostliny zbývající 5 % asimilátů (Petr 2001; Hnilička et al. 2020).

Čistá hodnota rychlosti fotosyntézy klasu dosahuje podle Nátra (1965) velmi malých nebo i záporných hodnot, neboť klas má vysokou intenzitu dýchání. Proto v listech musí být vysoká rychlost fotosyntézy, která zajistí dostatek asimilátů pro tvorbu zrna.

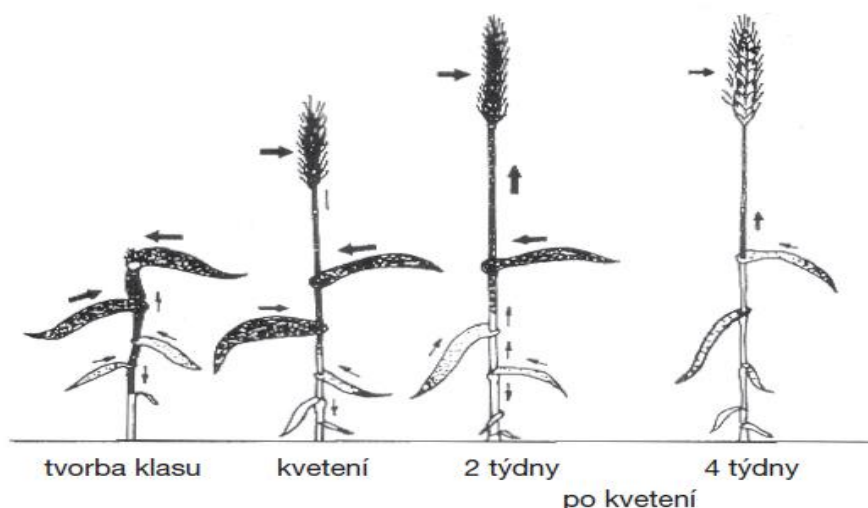


Obr. 5: Vliv jednotlivých částí rostlin na tvorbu asimilátů (upraveno dle Petr 2001).

V období vegetativního růstu směřuje tok asimilátů k intenzivně rostoucím centrům, např. k rostoucím listům, kořenovým špičkám atd. Přechod z období vegetativního růstu do období kvetení a tvorby plodů nebo do období rychlého vývoje zásobních orgánů výrazně mění schéma distribuce asimilátů. Vyvíjecí se plody přednostně spotřebovávají asimiláty z nejbližších, ale také někdy ze vzdálených listů, a mohou tak způsobit zpomalení vegetativního růstu. Dominance generativních orgánů nad orgány vegetativními, pokud se týká spotřeby asimilátů, byla již mnohokrát demonstrována na základě změny distribuce asimilátů nebo změn v této distribuci po odstranění listů nebo plodů (Procházka et al. 1998).

Různé rostlinné orgány mohou mezi sebou o asimiláty soutěžit. Výsledkem této soutěže je regulována distribuce (translokace) asimilátů v rostlině (Vinter 2009).

Na obrázku 6 pohyb asimilátů je naznačen šipkami, přičemž množství transportovaných látek je znázorněno silou dané šipky. Z toho je patrné, že spodní listy zajišťují tvorbu asimilátů a jejich transport do spodních částí rostlin a do kořenů, kdežto horní část se především podílí na transportu asimilátů do vznikajících obilek. Transport asimilátů je tokem obousměrným a jeho směr závisí na koncentračním spádu a „požadavcích“ rostoucích či zásobních orgánů. Čím tmavší barvou je daný orgán vybarven tím více asimilátů se v něm tvoří. Světlejší barvou je vyznačena nižší rychlost fotosyntézy, a tedy i tvorba asimilátů (Larcher 1995; Hnilička et al. 2020).



Obr. 6: Tvorba a pohyb asimilátů v pšenici (upraveno dle Larcher 1995)

Rozsah transportu asimilátů z místa tvorby do míst jejich spotřeby má rozhodující význam pro utváření zásobních orgánů (semen, hlíz, kořenů), které ve většině případů představují hospodářsky zajímavé části zemědělských plodin (Brestič 1996).

Moderní odrůdy pšenice jsou v porovnání se starými nebo krajovými odrůdami výrazně efektivnější v distribuci asimilátů do zrna. Dosahují sklizňového indexu (HI)

0,5 – 0,7 (Chloupek 1995), zatímco HI starých nebo krajových odrůd se pohybuje na úrovni 0,28 – 0,37 (Lekeš 1997).

Znalost vztahů zdrojů asimilátů – source a úložných míst – sink je klíčová pro další možnosti zvyšování výnosů pšenice. Konečný výnos zrna lze považovat za vztah mezi přísunem asimilátů (source) a absorpční kapacitou klasu (sink). V obvyklých podmínkách produkují rostliny dostatek asimilátů k zásobení příslušného sinku, přičemž celkový výnos pšenice je limitován buď kapacitou sinku, anebo spolupůsobením kapacity sinku a zdrojů asimilátů, nikoli však pouze zdrojem asimilátů (Slafer 2003; Reynolds 2009; Zhang et al. 2010).

3.6 Spalná kalorimetrie a její využití ve fyziologii rostlin

Kalorimetrie je disciplínou z oblasti termiky, která se zabývá měřením a stanovením energetické hodnoty vzorku (Fajnor 1995). Spalná kalorimetrie je metoda kombinující termodynamiku s ostatními vědními obory (Ozawa, 2000).

Kalorimetrem nazýváme přístroj, ve kterém měříme množství tepla vybavené aneb zabavené určitým pochodem (Jirsa 1930).

Podle Bláhy et al. (2010) je kalorimetrie jednou z nejvyužívanějších a nejvíce propracovaných metod experimentální termodynamiky a nachází široké využití v oblasti biologie, chemie a v dalších odvětvích. Kromě toho se jedná o relativně jednoduchou a levnou metodu (Hnilička et al. 2015).

Historie spalné kalorimetrie je neoddelitelně spjata s historií termické analýzy. To, že vystavení nějakého materiálu teplu má vliv na jeho vlastnosti, si lidé všimli již dávno v minulosti. Avšak tento vztah nebyl detailněji zkoumán a hodnocen (Brown 2001).

Za začátek využití spalné kalorimetrie lze považovat rok 1885, kdy Berthelot sestrojil kalorimetrickou bombu plněnou čistým kyslíkem při vysokém tlaku. Jedná se o jedinou metodu pro určení obsahu energie v palivech. Další uplatnění nachází v biologii rostlin, kde se využívá pro stanovení translokace a obsahu energie v rámci rostlin či celých ekosystémů (Gallagher et al. 1999).

Kalorimetrie, jako způsob zkoumání přeměny energie a měření tepelných vlastností, získala široké využití v 70. letech 20. století (Malyshev 2019).

Spalná kalorimetrie má široké spektrum využití, například v produkční, stresové a ekologické fyziologii rostlin při posuzování fotosyntetické výkonnosti (stanovení obsahu netto energie, tedy energie v gramu sušiny bez popelovin). V píceňářství a krmivářství při

studiu energetické (výživné) hodnoty krmení. Při posuzování biologických materiálů jako alternativních paliv, resp. Jako zdrojů obnovitelné energie. V ekologických studiích při zjišťování energetické bilance ekosystémů a rostlinných společenstev (Hejnák 2003).

Energetická analýza umožňuje lépe pochopit ekosystém z pohledu vstupů, transformaci a výstupů energie (Kováčová et al. 1998).

Ve farmaceutické technologii je možno kalorimetrické metody použít při studiu destrukčních procesů lékových forem (Kroupa et al. 1998).

Vyprodukovaná biomasa je výsledkem fotosyntetického procesu, při kterém se sluneční energie transformuje do organické hmoty rostlin. Energetický obsah rostlinné produkce je tvořen zhruba 98 % energií pocházející ze slunečního záření. Zbytek představuje dodatkovou energii vloženou člověkem (hnojiva, paliva, technologická zařízení, živá práce apod.). V průměru pro všechny ekosystémy bylo zjištěno, že jen asi 0,8 % energie dopadající na Zemi ve formě slunečního záření je absorbováno při fotosyntetických reakcích. Teoretická maximální možná účinnost fotosyntézy ve vztahu k absorbovanému FAR (fotosynteticky aktivní záření) je uváděna kolem 25 %. V čisté primární produkci však poutá rostlinný porost pouze malý zlomek z dopadajícího slunečního záření. Pro zemědělské plodiny se hodnoty využití slunečního záření za celé vegetační období pohybují mezi 1 až 2,5 %. Zbytek sluneční energie je pro přímé využití rostlinami zdánlivě ztracen (Stražil 1998).

Tak vysoký podíl energie ze slunečního záření na energetickém obsahu rostlinné produkce opravňuje použití pro měření fotosyntetické výkonnosti a translokace asimilátů v rostlině stanovení množství fixované energie v sušině s využitím spalné kalorimetrie (Hejnák 2003). Na základě toho lze určovat míru a efektivitu ukládání energie v rostlinách, míru ovlivnění rostlin okolními podmínkami a údaje týkající se růstu rostlin a jejich částí (Hnilička et al. 2020).

Touto metodou se zjišťuje změna obsahu energie vyprodukované biomasy na základě hodnoty tepelného skoku. Z hodnoty tepelného skoku se stanovuje hodnota spalného tepla (množství energie přepočtené na 1 g sušiny s popelovinami) či množství energie přepočtené na 1 g sušiny bez popelovin v jednotlivých orgánech rostlinného těla (Hnilička et al. 2010).

Energetická hodnota biomasy rostlin je funkcí genotypu a je současně ovlivněna i podmínkami vnějšího prostředí (Golley 1961).

Vzhledem k rozdílným hodnotám energie obsahových látek a jejich rozdílnému zastoupení v rostlinách, ale i v jejich jednotlivých orgánech, není energie jednotlivými rostlinnými druhy ani jejich orgány akumulována rovnoměrně (Lieth 1977). Proto má obsah energie v rostlinách dynamický charakter a zpravidla ke konci vegetace stoupá (Golley 1961).

Spalná kalorimetrie dokáže popsat změny v nahromadění asimilovaných živin a jejich přesun v rámci rostliny i popisovat fotosyntetickou aktivitu rostliny za pomoci měření změn obsahu energie v nich a zjišťovat zdroje (source) a místa uskladnění energie (sink). Díky spalné kalorimetrii byl například odhalen vztah mezi akumulací látek s vysokým energetickým obsahem a vytvářením organické hmoty rostliny během jejího vývoje (Hnilička et al. 2020).

Energie vázaná v rostlinné hmotě se stanovuje z reprezentativních vzorků. Velký obsah energie odpovídá velkému obsahu uhlíku v organické sušině, a obsah uhlíku se liší podle ročního období, druhu a orgánu rostliny (Larcher 1988).

Podle Duvigneauda (1988) pohyb organické hmoty a uhlíku je možné hodnotit v gramech sušiny (1 g sušiny organické hmoty odpovídá 0,5 g uhlíku). Můžeme používat jednotku kJ a hovoříme o toku energie.

Obecně se uvádí, že 1 g sušiny rostlinné biomasy obsahuje v průměru 16,74 kJ·g⁻¹ energie. Spalné teplo jednotlivých částí rostlin je závislé na látkách, z kterých jsou převážně tvořeny viz tab. 2. Nejnižší energetický obsah mají cukry (glukóza 15,4 kJ·g⁻¹, sacharóza 16,5 kJ·g⁻¹). Škrob má kolem 17,4 kJ·g⁻¹, celulóza 17,6 kJ·g⁻¹, lignin 26,3 kJ·g⁻¹. Obecně mají uhlovodíky 17,16 kJ·g⁻¹, bílkoviny 23,65 kJ·g⁻¹, tuky 39,56 kJ·g⁻¹ (Paine 1971).

Tab. 2: Obsah energie v sušině rostlin (Upraveno dle Larchera 1995)

Stavební látka	Obsah energie kJ. g ⁻¹
Kyselina šťavelová	2,9
Glycin	8,9
Kyselina jablečná	10,0
Kyselina pyrohroznová	13,2
Glukóza	15,4
Sacharóza	16,5
Škrob	17,4
Celulóza	17,6
Proteiny	23,7
Lipidy	39,6
Lignin	26,3
Terpeny	46,9

4 Metodika

V práci je sledován vliv genotypu a ontogenetického vývoje na transport asimilátů a fotosyntetickou akumulaci energie u 8 genotypů pšenice seté. Transport asimilátů a fotosyntetická akumulace energie byly sledovány za využití metody spalné kalorimetrie.

4.1 Použitý rostlinný materiál

Pro studium byly použity vybrané genotypy jarní formy pšenice seté (celkem 8), s různými geny pro odlišné zbarvení obilky a geny pro změny v morfotypu klasu. Osivo bylo poskytnuto od Zemědělského ústavu Kroměříž, s.r.o. Většina testovaných genotypů je novošlechtění, které nebylo dosud předáno do odrůdových zkoušek.

Tab. 3: Vybrané genotypy pšenice seté a jejich vlastnosti

Genotyp	Popis
ANBW 6A/ANK-26B	Bílé zrno + mnohořadý klas + nekompaktní klas + bez ojíněním
ANBW 6A/ANK-38	Bílé zrno + mnohořadý klas + kompaktní klas + s ojíněním
ANBW2N	Dlouhá pleva
ANDW 20A	Modrý aleuron
ANK-1B	Červené zrno
ANK-28A	Purpurový perikarp
LD222	Recipient 01C0205346
Novosibirskaya 67	Bílé zrno

Novosibirskaya 67 – odrůda jarní pšenice, která vznikla v důsledku individuálního výběru mutantů z osiva původní odrůdy Novosibirskaya 7, která byla ozářena gama paprsky. Odrůda má sklovitou, bílou obilku. Stéblo je pevné, střední tloušťky. Listy jsou široké se slabou kutikulou. Střední suchovzdornost. Odolná proti napadení prašnou snětí. Středně odolná vůči rzi pšeničné a bzunky ječné. Odolná proti polehaní a mrazovzdorná (Chorneyi et al. 1973).

4.2 Založení pokusů

Pokus byl založen jako nádobový se zeminou ve skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin v částečně řízených podmínkách, za zachování přirozeného světelného režimu viz obr. 5 a 6. Velikost pěstebních nádob byla 5 l. Použitý substrát byl Hawita

profesional Uni 20 Substrat. Obsah živin substrátu: $\text{NH}_4\text{-N} + \text{NO}_3\text{-N}$ 50-300 mg/l; P_2O_5 80-300 mg/l; K_2O 80-400 mg/l. Zálivka činila 250 ml na nádobu. V každé nádobě bylo pěstováno 8 rostlin. V rámci ontogenetického vývoje pšenice se uskutečnilo 5 odběrů viz tab. 4, v následujících vývojových fázích: BBCH 47; 55; 65; 75; 89.

Tab. 4: Datum odběru a odpovídající fenofáze

Datum	BBCH
20.05.2019	Založení porostu
14.06.2019	47
25.06.2019	55
11.07.2019	65
24.07.2019	75
27.08.2019	89



Obr. 5: Stav pokusu v den založení (foto: autor)



Obr. 6: Stav pokusu 16.06.2019 (foto: autor)

4.3 Měření fyziologických charakteristik

4.3.1 Příprava vzorku

Zkoumaný rostlinný materiál byl nejprve, rozdělen na jednotlivé orgány viz obr 7, pak usušen při teplotě 80 °C a následně zhomogenizován.



Obr. 7: Rozdělení rostliny na jednotlivé orgány před usušením (foto: autor).

4.3.2 Stanovení spalného tepla

Obsah energeticky bohatých látek a transport asimilátů mezi jednotlivými rostlinnými orgány byl sledován metodou spalné kalorimetrie. Tato metoda je založena na úplném spálení vzorku rostlinného materiálu v 100% kyslíkové atmosféře, při tlaku 30 MPa. K měření byl použit adiabatický kalorimetr LAGET MS 10A, který se využívá ke stanovení spalného tepla a výhřevnosti tuhých biopaliv dle normy ČSN EN 14918 a ČSN ISO 1928.

Principem tohoto přístroje je dokonalé spálení vzorku v prostředí stlačeného kyslíku při teplotě 25 °C. Hodnota spalného tepla se vypočítá z opravného teplotního vzestupu a efektivní tepelné kapacity kalorimetru, se zřetelem na podíly energie při zapálení, spálení zapalovacího drátku a tepelné účinky z vedlejších reakcí. Hodnota výhřevnosti vzorku se vypočítá z hodnoty spalného tepla, zmenšené o výparné teplo vody, vzniklé z paliva během hoření – po započítání oprav (spalné teplo kyseliny sírové a kyseliny dusičné).



Obr. 7: Laboratoř spalné kalorimetrie (zdroj – KBFR)

4.3.3 Výpočet spalného tepla

Pro výpočet spalného tepla byl použit následující vztah:

$$Q = \frac{(C \cdot Dt) - c}{m_v - m_p}$$

Kde: Q = spalné teplo ze vzorku (netto energie)

C = tepelná kapacita kalorimetru

Dt = celkový vzestup teploty ($^{\circ}\text{C}$)

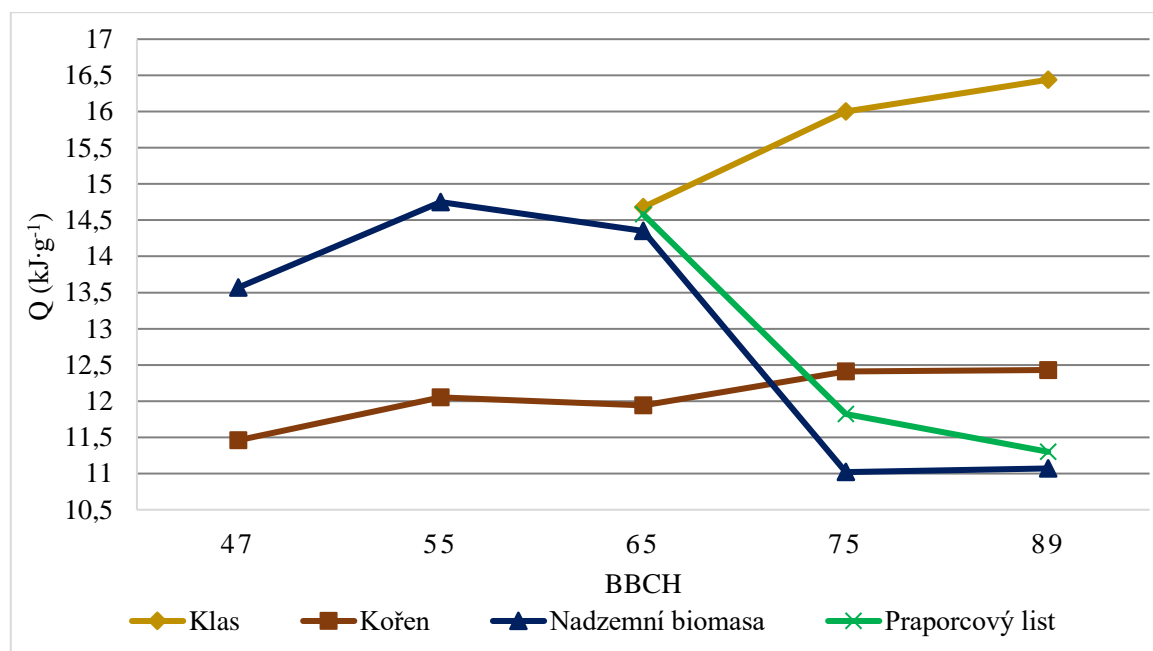
c = součet oprav (spalné teplo $\text{HNO}_3 + \text{H}_2\text{SO}_4$)

m_v = hmotnost navážky vzorku

m_p = hmotnost popelovin.

5 Výsledky

U vybraných genotypů pšenice jarní byl v rámci ontogenetického vývoje sledován obsah energie v jednotlivých rostlinných orgánech.



Graf 4: Změny hodnot spalného tepla (kJ.g^{-1}) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté, genotyp ANBW 6A/ANK-26B.

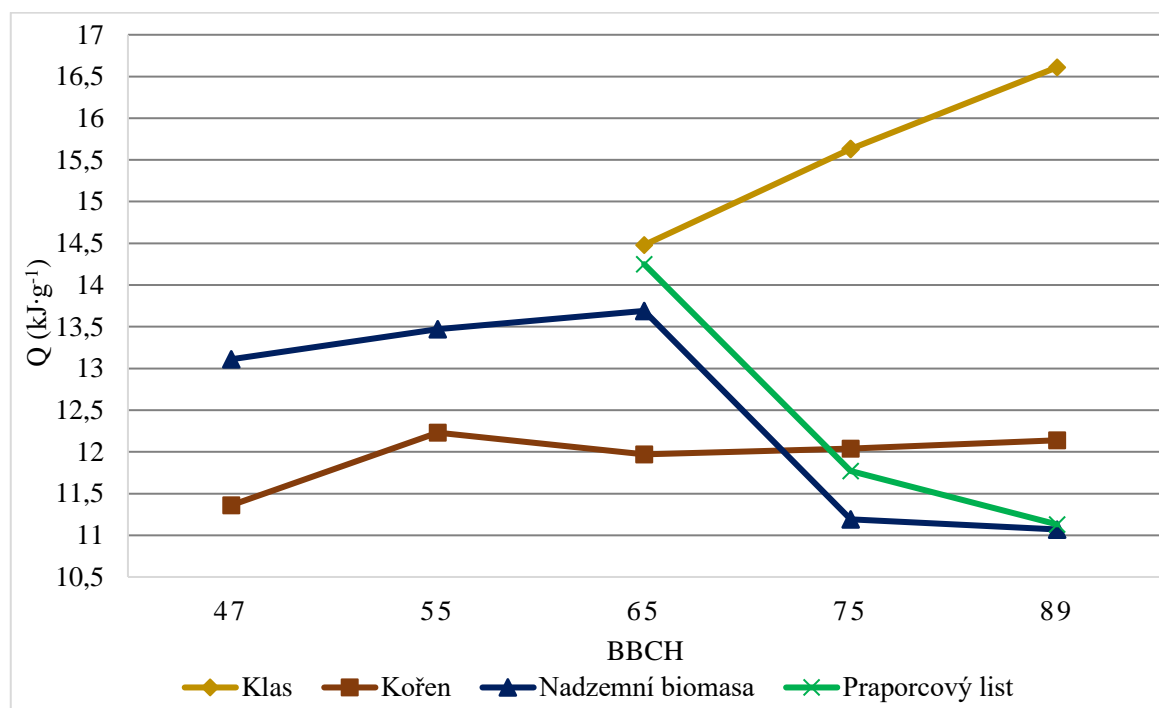
V grafu 4 jsou uvedeny změny hodnot spalného tepla (kJ.g^{-1}) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANBW 6A/ANK-26B.

Hodnota spalného tepla kořene se v závislosti na ontogenetickém vývoji rostliny převážně zvyšovala, jelikož nejnižší hodnota byla stanovena na začátku pokusu ve vývojové fázi 47 BBCH ($11,46 \text{ kJ.g}^{-1}$) a nejvyšší hodnota byla naměřena na konci pokusu ve vývojové fázi 89 BBCH ($12,43 \text{ kJ.g}^{-1}$). U kořenů jsou dále patrná dvě období nárůstu energie. První období se nachází mezi vývojovými fázemi 47 BBCH až 55 BBCH, kdy se obsah energie zvýšil z hodnoty $11,46 \text{ kJ.g}^{-1}$ na $12,05 \text{ kJ.g}^{-1}$. Druhé období (interval mezi 65 BBCH a 75 BBCH) se vyznačuje zvýšením obsahu energie o $0,47 \text{ kJ.g}^{-1}$.

Z uvedeného grafu dále vyplývá, že obsah energie nadzemních vegetativních orgánů se nejdříve průkazně zvýšil z $13,57 \text{ kJ.g}^{-1}$ (47 BBCH) na hodnotu $14,75 \text{ kJ.g}^{-1}$ (55 BBCH). Po tomto výrazném nárůstu, vlivem senescence fotosyntetického aparátu a přesunu asimilátů do reprodukčních orgánů, následoval pokles obsahu energie v biomase listů. Z uvedeného grafu je patrné snížení množství energie od fáze začátku metání až do fáze 75 BBCH, kdy se hodnota z nejvyšší hodnoty $14,75 \text{ kJ.g}^{-1}$ snížila na hodnotu nejnižší $11,02 \text{ kJ.g}^{-1}$.

U praporcového listu byly hodnoty spalného tepla v intervalu hodnot 14,58 kJ.g⁻¹ (65 BBCH) a 11,82 kJ.g⁻¹ (75 BBCH) naměřen prokazatelný pokles hodnoty spalného tepla. Statisticky průkazné snížení hodnot spalného tepla bylo zaznamenáno až do fáze 89 BBCH, kdy byla naměřena minimální hodnota spalného tepla ve výši 11,3 kJ.g⁻¹.

U posledního sledovaného orgánu – klasu hodnota spalného tepla průkazně narůstala od fáze 65 BBCH (14,68 kJ.g⁻¹) do fáze 89 BBCH (16,44 kJ.g⁻¹).



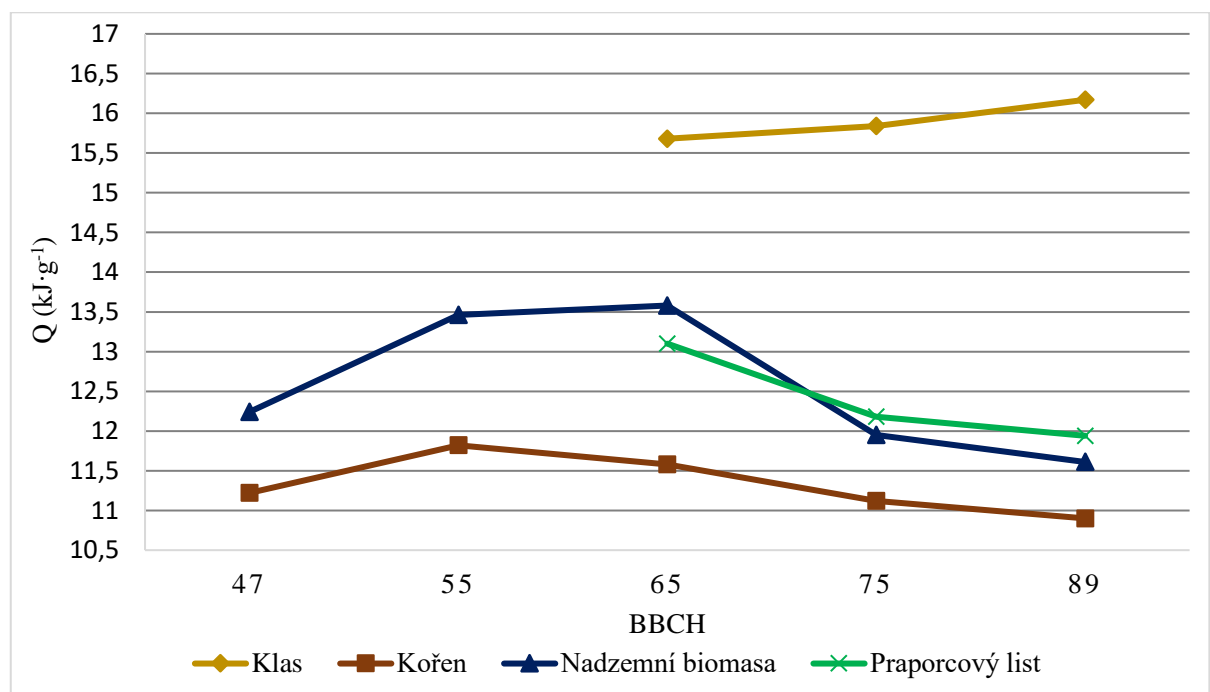
Graf 5: Změny hodnot spalného tepla (kJ.g⁻¹) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANBW 6A/ANK-38.

Změny hodnot spalného tepla (kJ.g⁻¹) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANBW 6A/ANK-38 jsou uvedeny v grafu 5, z něhož vyplývá, že nejnižší naměřenou hodnotu spalného tepla vykazovala nadzemní biomasa (11,07 kJ.g⁻¹), nejvyšší pak klas (16,61 kJ.g⁻¹). Oba extrémy byly stanovené ve fázi plné zralosti.

Obsah energie naakumulovaný v nadzemní biomase byl průkazně ovlivněn ontogenetickým vývojem rostliny. Z grafu 5 vyplývá skutečnost, že se obsah energie vlivem aktivní fotosyntézy postupně zvyšoval, neboť hodnoty spalného tepla se pohybovaly od 13,11 kJ.g⁻¹ (47 BBCH) do 13,69 kJ.g⁻¹ (65 BBCH). Od vývojové fáze 65 BBCH dochází k výraznému poklesu obsahu energie v listech, který je způsoben nejenom translokací asimilátů do reprodukčních orgánů, ale také senescencí listů. Ve fázi 89 BBCH hodnota spalného byla 11,07 kJ.g⁻¹ což je o 2,62 kJ.g⁻¹ méně než ve fázi plného květu.

Změny hodnot spalného tepla praporcového listu měly shodný trend s ostatní nadzemní vegetativní biomasou. Ve fázi 65 BBCH také byl zaznamenán pokles energie v důsledku transportů asimilátů z klasu, který pokračoval až do konce pokusu. Z grafu je patrné, že obsah energie u praporcového listu byl výšší než u ostatních listů ve fázích 65 a 75 BBCH o $0,56 \text{ kJ.g}^{-1}$ a $0,58 \text{ kJ.g}^{-1}$. Ke konci pokusu se obsah energie všech listů a praporcového listu vyrovnaly, přičemž neprůkazně vyšší obsah energie měl praporcový list ($11,13 \text{ kJ.g}^{-1}$) v porovnání s ostatními listy ($11,07 \text{ kJ.g}^{-1}$).

U klasu je patrný lineární nárůst energie, jelikož průměrný nárůst množství spalného tepla mezi jednotlivými fázemi činil $1,07 \text{ kJ.g}^{-1}$, jak dokládá graf 5.



Graf 6: Změny hodnot spalného tepla (kJ.g^{-1}) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANBW2N.

Graf 6 uvádí změny hodnot spalného tepla (kJ.g^{-1}) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté genotypu ANBW2N.

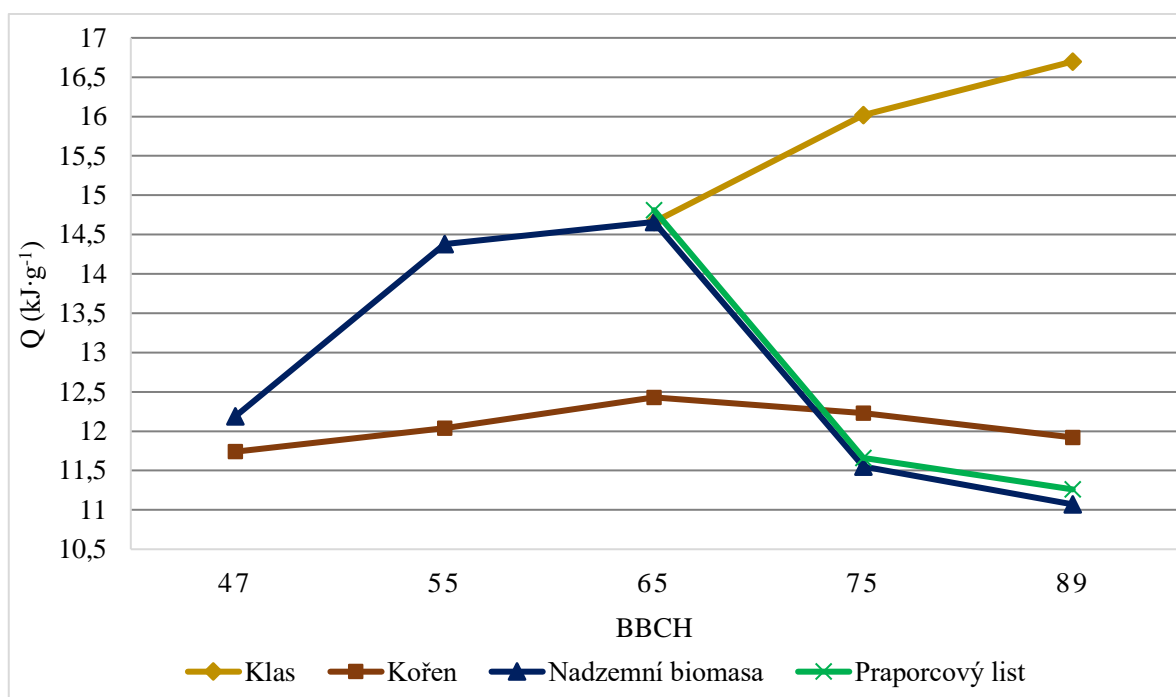
Z uvedeného grafu je patrné, že nejnižší průměrný obsah spalného tepla ze všech zkoumaných orgánů vykazovaly kořeny ($11,33 \text{ kJ.g}^{-1}$), nejvíce energie naopak obsahovaly generativní orgány ($15,9 \text{ kJ.g}^{-1}$).

V případě kořenů je patrný nárůst hodnoty spalného tepla od začátku měření ($11,22 \text{ kJ.g}^{-1}$) do fáze 55 BBCH o $0,6 \text{ kJ.g}^{-1}$, po kterém následoval stabilní pokles množství energie až do fáze plné zralosti, kdy byla zjištěna minimální hodnota spalného tepla $10,9 \text{ kJ.g}^{-1}$.

U listů byl sledován průkazný nárůst obsahu spalného tepla, kdy od počáteční fáze 47 BBCH množství energie se zvýšilo o $1,34 \text{ kJ.g}^{-1}$ na maximum $13,58 \text{ kJ.g}^{-1}$ (65 BBCH). Z grafu je dále patrný pokles obsahu energie od fáze 65 BBCH (hodnota), který vlivem transportu asimilátů do generativních orgánů pokračoval až do konce sledovaného období (89 BBCH), kdy obsah energie činil $11,61 \text{ kJ.g}^{-1}$.

Z uvedeného grafu je dále patrné, že množství spalného tepla v praporcovém listu se pohybovalo v intervalu hodnot od $13,1 \text{ kJ.g}^{-1}$ (65 BBCH) do $11,94 \text{ kJ.g}^{-1}$ (89 BBCH). Zajímavé je, že množství energie praporcového listu ve fázi 65 BBCH bylo nižší v porovnání s nadzemní biomasou, což nebylo pozorované u ostatních sledovaných genotypů, kde naměřené hodnoty byly buď podobné nebo praporcový list vykazoval vyšší množství energie.

Množství energie v klase shodně, jako u předešlých genotypů, narůstalo od fáze 65 BBCH ($15,68 \text{ kJ.g}^{-1}$) do fáze 89 BBCH ($16,17 \text{ kJ.g}^{-1}$).



Graf 7: Změny hodnot spalného tepla (kJ.g^{-1}) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANDW 20A.

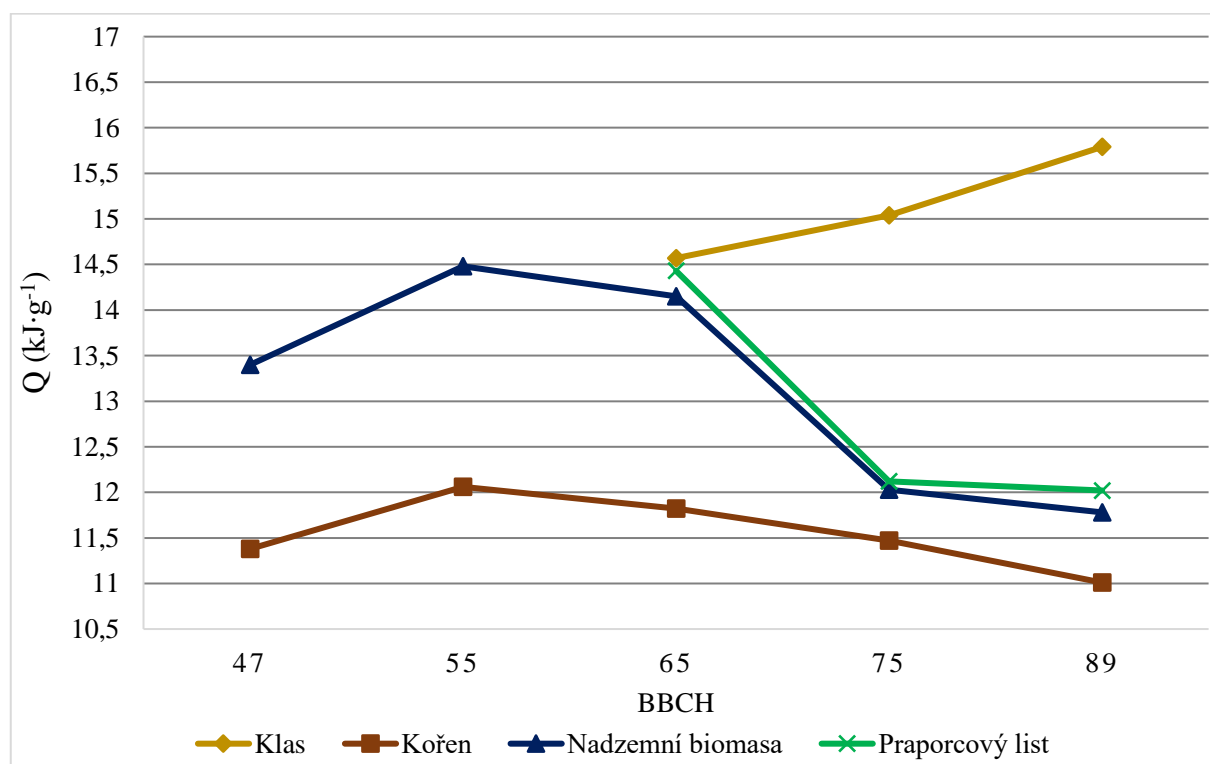
V grafu 7 jsou uvedeny změny hodnot spalného tepla (kJ.g^{-1}) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANDW.

Změny hodnot spalného tepla kořenu lze rozdělit na dvě etapy: první etapa trvala od začátku měření do začátku metání, a je charakteristická nárůstem energie o $0,69 \text{ kJ.g}^{-1}$ z hodnoty $11,74 \text{ kJ.g}^{-1}$. Poté následovala druhá etapa, kde z hodnoty $12,43 \text{ kJ.g}^{-1}$ (65 BBCH) obsah energie kořenů postupně snižoval až na hodnotu $11,92 \text{ kJ.g}^{-1}$ (89 BBCH).

Z uvedeného grafu dále vyplývá, že obsah energie nadzemních vegetativních částí se průkazně zvýšil z hodnoty $12,19 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ (47 BBCH) na maximální hodnotu $14,66 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ (65 BBCH). Od této vývojové fáze následoval pokles energie vlivem senescence fotosyntetického aparátu až do konce sledovaného období (89 BBCH), kdy byla naměřena hodnota spalného tepla $11,07 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$.

V případě změn obsahu energie v praporcovém listu je možné sledovat analogický pokles zjištěných hodnot stejně jak i u nadzemní biomasy ve vývojových fázích 65, 75 a 89 BBCH, s tím že hodnoty praporcového listu byly vyšší v průměru o $0,15 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$.

Z grafu 7 je dále patrné, že v klasu vlivem transportu asimilátů v rámci ontogenetického vývoje prokazatelně narůstá obsah asimilátů, neboť se v rámci vývojových fází 65 BBCH až 89 BBCH zvýšil obsah spalného tepla o $2 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$, z hodnoty $14,7 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$.



Graf 8: Změny hodnot spalného tepla ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANK-1B.

Graf 8 uvádí změny hodnot spalného tepla ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANK-1B

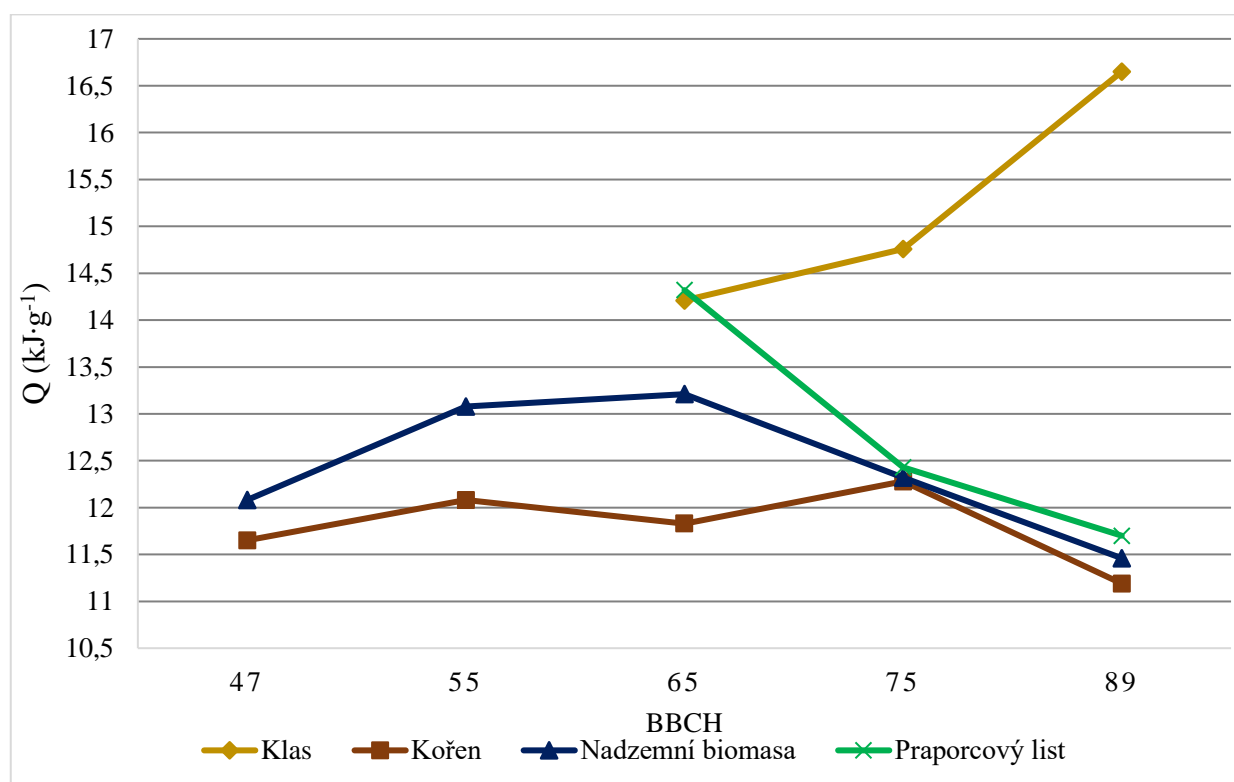
Nejnižší hodnotou spalného tepla ze všech sledovaných orgánů disponovaly kořeny, nejvyšší pak nadzemní části rostliny, jak dokládá graf 8.

Dále z uvedeného grafu je patrné, že obsah asimilátů v kořenech se zvýšil z hodnoty 11,38 kJ.g⁻¹ (47 BBCH) na maximální hodnotu 12,06 kJ.g⁻¹ (55 BBCH). Od fáze 55 BBCH pak dochází k pozvolnému snižování obsahu energie kořenů až do fáze 89 BBCH, kdy byla zjištěna také minimální hodnota, která činila 11,01 kJ.g⁻¹.

Graf 8 dokládá, že nejprve se obsah energie v listech pšenice genotypu ANK-1B zvyšoval, a to mezi fázemi 47 BBCH (13,4 kJ.g⁻¹) a 55 BBCH (14,48 kJ.g⁻¹). Tento nárůst byl vystřídán neprůkazným poklesem, po němž následovalo statisticky průkazné snížení až na minimální hodnotu spalného tepla listů 11,78 kJ.g⁻¹ (89 BBCH).

Hodnota spalného tepla praporcového listu podobně, jako u předešlých genotypů, klesá. Nejvyšší pokles byl dokumentován mezi fázemi 65 BBCH (14,43 kJ.g⁻¹) a 75 BBCH (12,12 kJ.g⁻¹). Pak od této vývojové fáze obsah energie nepatrně klesl o 0,10 kJ.g⁻¹.

Obsah energie klasu průkazně narůstal po celé období jeho tvorby. V období mezi fází 65 a 75 BBCH byl zaznamenán nárůst energie o 0,47 kJ.g⁻¹. Maximální hodnota spalného tepla byla naměřena v konečné fázi 81 BBCH (15,79 kJ.g⁻¹).



Graf 9: Změny hodnot spalného tepla (kJ.g⁻¹) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANK-28A.

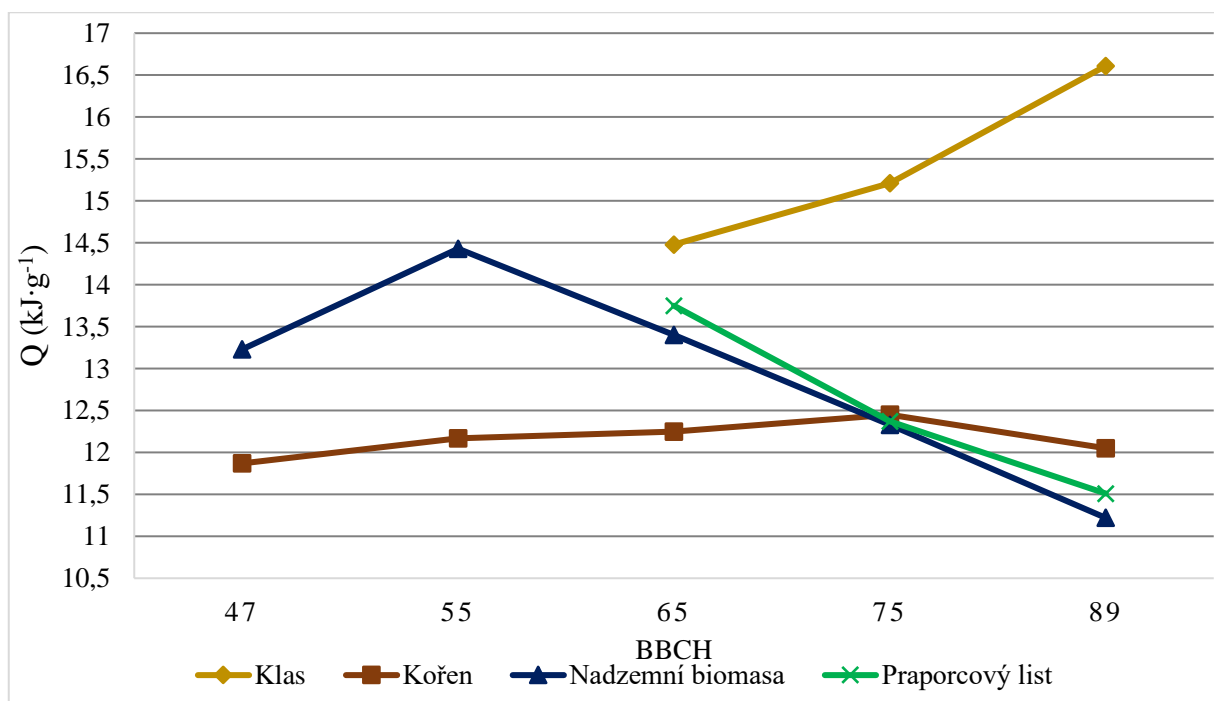
Změny hodnot spalného tepla (kJ.g⁻¹) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu ANK-28A, jsou uvedeny v grafu 9.

Z něho vyplývá, že nejnižší hodnota spalného tepla kořenu byla zjištěna na konci pokusu a činila $11,19 \text{ kJ.g}^{-1}$. Naopak nejvyšší hodnota energie kořenu byla naměřena ve fázi 75 BBCH, kdy dosáhla $12,28 \text{ kJ.g}^{-1}$.

Spalné teplo mělo nadzemní biomasy tendenci narůstat od začátku pokusu do fáze 65 BBCH s tím, že nejvyšší nárůst byl zaznamenán v období mezi fázemi 47 ($12,08 \text{ kJ.g}^{-1}$) a 55 BBCH ($13,08$), kdy se obsah energie zvýšil o 1 kJ.g^{-1} . Interval hodnot spalného tepla listů byl od $11,46 \text{ kJ.g}^{-1}$ (89 BBCH) do $13,21 \text{ kJ.g}^{-1}$ (65 BBCH).

U praporcového listu lze konstatovat postupný pokles energie od fáze 65 BBCH ($14,32 \text{ kJ.g}^{-1}$) do konce pokusu o $2,62 \text{ kJ.g}^{-1}$, který je způsoben stárnutím listové plochy a transportem asimilátů do generativních orgánů. Oproti ostatním genotypům je u tohoto genotypu pozorovaný průkazný rozdíl v hodnotě spalného tepla ve fázi 65 BBCH mezi praporcovým listem a zbývající vegetativní nadzemní biomasou, kde množství energie v praporcovém listu byl o $1,11 \text{ kJ.g}^{-1}$ vyšší a dosáhlo hodnoty $14,32 \text{ kJ.g}^{-1}$. Také lze konstatovat, že ve fázi plného květu, hodnota spalného tepla byla nejvyšší především u praporcového listu. Pak se následovaly ostatní orgány v pořadí: klas, nadzemní biomasa a kořen.

Z grafu 9 je dále patrné, že množství spalného tepla v klasu průkazně narůstalo. Z hodnoty $14,21 \text{ kJ.g}^{-1}$ (65 BBCH) se obsah energie v poslední naměřené vývojové fázi zvýšil o $17,2 \%$.



Graf 10: Změny hodnot spalného tepla (kJ.g^{-1}) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté, genotyp LD222.

Graf 10 uvádí změny hodnot spalného tepla ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu LD222.

Z uvedeného grafu vyplývá, že obsah energie v kořenech narůstal od fáze 47 BBCH z hodnoty $11,87 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ až do fáze 75 BBCH, kdy dosáhl hodnoty $12,45 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$. Pote byl zaznamenán pokles obsahu energie na konci pokusu na hodnotu $12,05 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$. Ve fáze 75 BBCH byl obsah energie nejvyšší ($12,45 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$), naopak nejnižší obsah byl naměřen ve fáze 47 BBCH ($11,87 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$).

V případě nadzemní biomasy je patrný výrazný nárůst obsahu energie v listech mezi fázemi 47 BBCH a začátkem metání, kdy se obsah energie zvýšil o $1,2 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ z hodnoty $13,23 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$. V následujících vývojových fázích, od fáze kvetení až do fáze zralosti, dochází postupně k poklesu obsahu energie v listech, přičemž nejnižší obsah energie byl zjištěn na konci pokusů ve fázi plné zralosti ($11,22 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$). Toto snížení je způsobeno postupným stárnutím listového aparátu a snížením rychlosti fotosyntézy.

V případě hodnot spalného tepla praporcového listu, který je jeden z nejvýznamnějších pro tvorbu výnosu, byl obsah energie opět nejvyšší ve fázi kvetení ($13,75 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$) a postupně díky translokace asimilátů do klasu, podobně jako u listů, dochází k pozvolnému poklesu obsahu energie i vlivem senescence, ale je možné konstatovat že ten obsah energie byl nepatrně výši v porovnání s ostatními listy. Na konci pokusu byl obsah energie $11,51 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$.

Z uvedeného grafu je patrný trend nárůstu obsahu energie v generativních orgánech, kdy pozorujeme výrazný transport asimilátů z vegetativních orgánů do klasu. Od fáze kvetení ($14,48 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$) do fáze plné zralosti hodnota energie klasu postupně narůstala. Ve fázi plné zralosti byl stanoven nejvyšší obsah energie v hodnotě $16,61 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$.

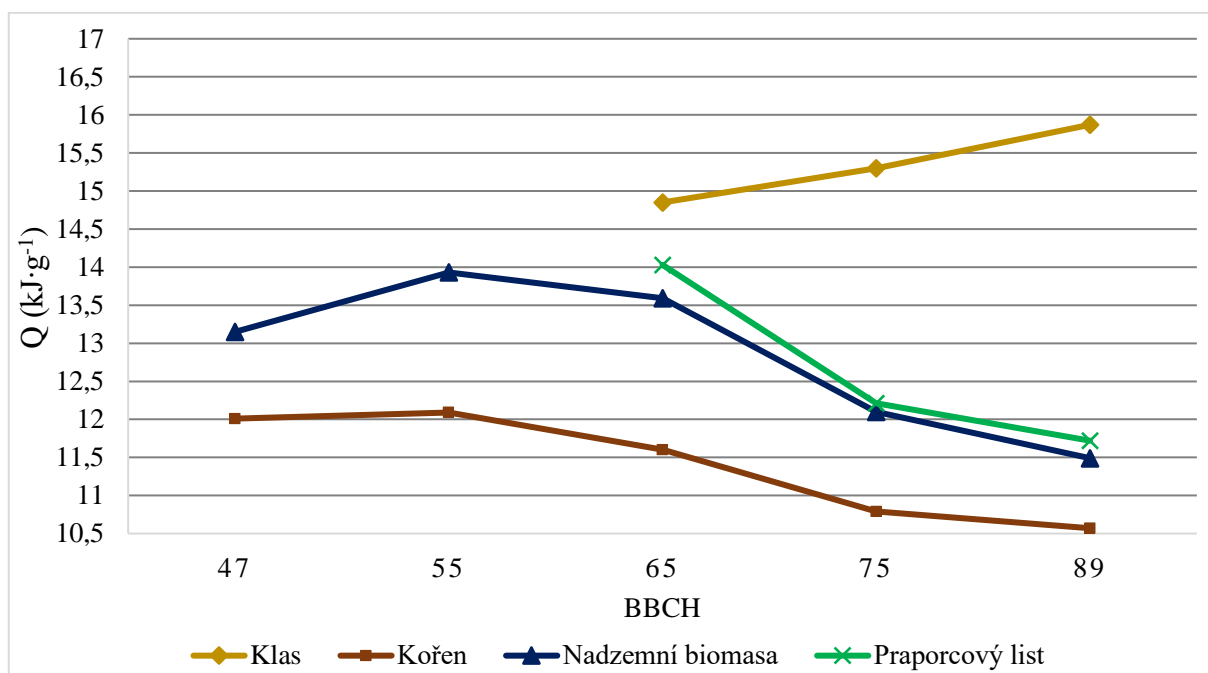
Graf 11 charakterizuje změny hodnot spalného tepla ($\text{kJ}\cdot\text{g}^{-1}$) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu Novosibirskaya 67.

Jako u většiny předešlých genotypů z grafu 11 vyplývá, že nejnižší obsah energie ze všech sledovaných orgánů měly kořeny, nejvyššího množství energie potom generativní orgány.

Z uvedeného grafu dále vyplývá, že energie kořenu od začátku měření do následující vývojové fáze byla stabilní. Později, začínající fází 55 BBCH, můžeme konstatovat snížení obsahu energie z nejvyšší hodnoty $12,09 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ (55 BBCH) na nejnižší $10,57 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$ (89 BBCH).

U nadzemní biomasy byl sledován průkazný nárůst množství energie v období mezi fázemi 47 BBCH ($13,15 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$) a 55 BBCH ($13,93 \text{ kJ}\cdot\text{g}^{-1}$), kdy se hodnota energie zvýšila o

0,78 kJ.g⁻¹. Potom následoval pozvolný pokles energie do konce pokusu, kdy hodnota spalného tepla byla 11,49 kJ.g⁻¹.

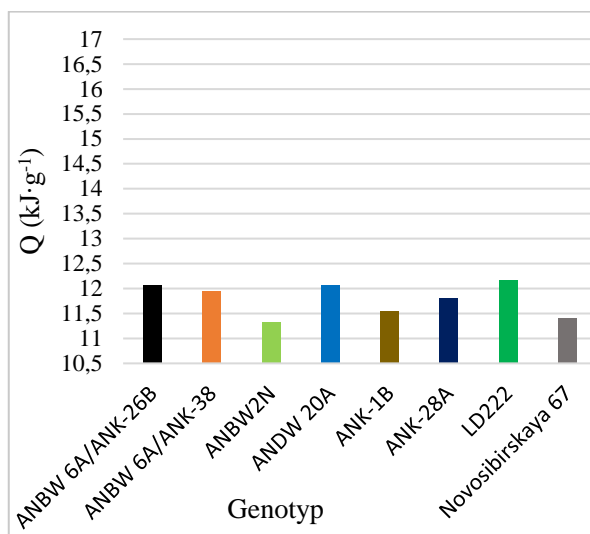


Graf 11: Změny hodnot spalného tepla (kJ.g⁻¹) v závislosti na rostlinném orgánu a ontogenetickém vývoji rostlin pšenice seté u genotypu Novosibirskaya 67.

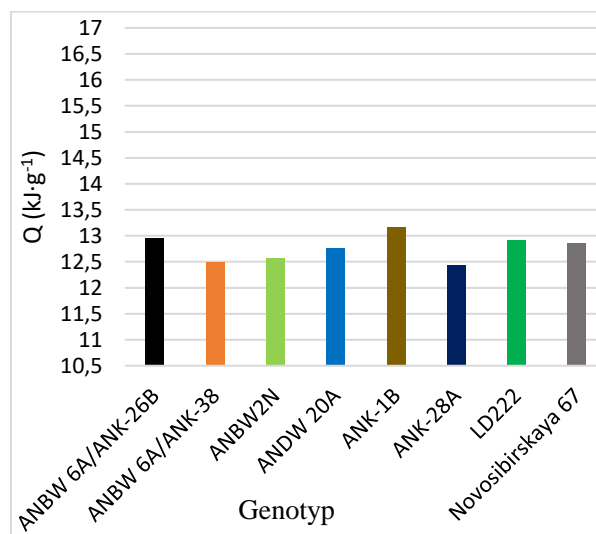
Praporcový list, jak je uvedeno v grafu 11, aktivně transportoval svoje asimiláty do klasu. Tak od fáze plného květu (14,03 kJ.g⁻¹) do fáze plné zralosti množství energie se snížilo o 2,31 kJ.g⁻¹.

Klas vykazoval lineární nárůst hodnoty energie, kdy rozdíl mezi počáteční fází (65 BBCH) a konečnou fází (89 BBCH) činil 1,02 kJ.g⁻¹, neboť na konci vegetace byl obsah energie ve výši 15,87 kJ.g⁻¹.

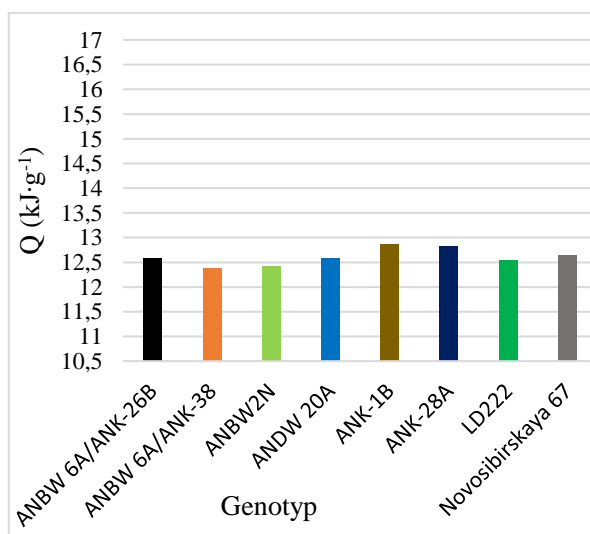
Porovnání průměrů hodnot spalného tepla u vybraných genotypů pšenice seté v závislosti na rostlinném orgánu jsou uvedené v grafech 12, 13, 14 a 15.



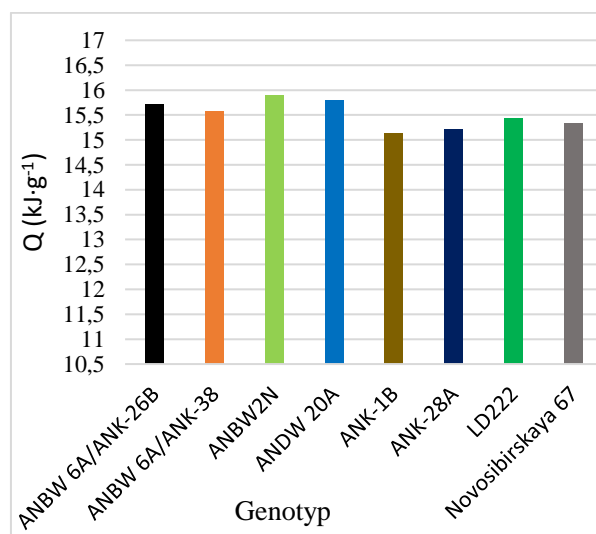
Graf 12: Průměry hodnot spalného tepla kořenu u vybraných genotypů pšenice seté



Graf 13: Průměry hodnot spalného tepla nadzemní biomasy u vybraných genotypů pšenice seté



Graf 14: Průměry hodnot spalného tepla praporcového listu u vybraných genotypů pšenice seté



Graf 15: Průměry hodnot spalného tepla klasu u vybraných genotypů pšenice seté

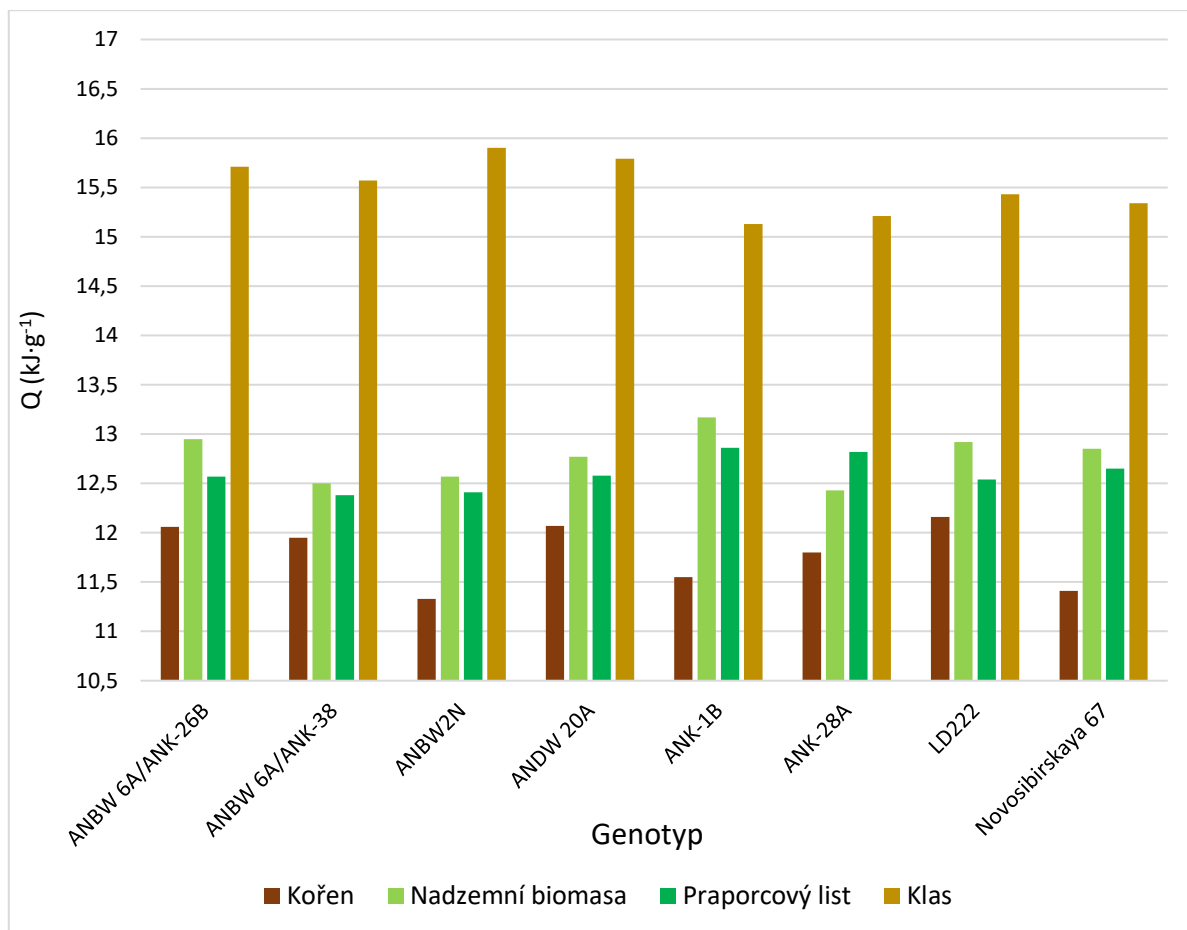
V grafu 12 jsou zobrazeny genotypové rozdíly na základě průměrné hodnoty spalného tepla kořenů. Z něho vyplývá, že odrůda Novosibirskaya 67 a materiál ANBW2N mají obdobný obsah energie kořenů, přičemž ANBW2N má obsah energie nižší a zároveň i nejnižší ze všech porovnávaných genotypů (11,33 kJ.g⁻¹). Pak následuje odrůda Novosibirskaya 67 s hodnotou 11,41 kJ.g⁻¹. Tyto genotypy můžeme zařadit do skupiny s nízkým obsahem energie (pod 11,5 kJ.g⁻¹). Do skupiny se středním obsahem energie

(11,5 kJ.g⁻¹–12 kJ.g⁻¹) je možné zařadit genotypy ANBW 6A/ANK-38, ANK-1B a ANK-28A. Skupina 3 je charakterizována vysokým obsahem energie (nad 12 kJ.g⁻¹). Do této skupiny patří genotypy ANBW 6A/ANK-26B, ANDW 20A a genotyp LD222 u kterého byl stanoven nejvyšší obsah energie (12,16 kJ.g⁻¹).

V případě nadzemní biomasy, viz graf 13, můžeme stanovit pořadí v závislosti na průměru hodnoty spalného tepla u vybraných genotypů. Nejvyšší obsah energie má genotyp ANK-1B (13,17 kJ.g⁻¹), pak následovaly genotypy ANBW 6A/ANK-26B, LD222, Novosibirskaya 67, ANDW 20A, ANBW2N, ANBW 6A/ANK-38. Nejnižší průměr spalného tepla měl genotyp ANK-28A (12,43 kJ.g⁻¹).

Graf 14 znázorňuje rozdíly v množství energie praporcových listů u vybraných genotypů. Nejvyšší hodnoty byly stanoveny u genotypu ANK-1B (12,86 kJ.g⁻¹) a ANK-28A (12,82 kJ.g⁻¹), naopak nejnižší u ANBW 6A/ANK-38 (12,38 kJ.g⁻¹) a ANBW2N (12,41 kJ.g⁻¹). Interval hodnot u ostatních genotypů se pohyboval v rozmezí 12,54 (LD222) až 12,65 kJ.g⁻¹ (Novosibirskaya 67).

Z grafu 15 je patrné, že obsah energie je relativně vyrovnaný, ale je možné nalézt genotypové rozdíly. Vybrané genotypy lze rozdělit do dvou skupin. První skupina zahrnuje genotypy s hodnotou pohybující se mezi 15 kJ.g⁻¹ - 15,5 kJ.g⁻¹, kdy se jedná o tyto genotypy: ANK-1B, ANK-28A, LD222 a Novosibirskaya 67. Do druhé skupiny je možné zařadit zbývající genotypy, u nichž byla průměrná hodnota spalného tepla ve výši 15,5 kJ.g⁻¹. Jedná se o genotypy: ANBW 6A/ANK-26B, ANBW 6A/ANK-38, ANBW2N a ANDW 20A. Nejnižší průměrnou hodnotu klasu vykazuje genotyp ANK-1B (15,13 kJ.g⁻¹) a nejvyšší ANBW2N (15,9 kJ.g⁻¹).



Graf 16: Průměry hodnot spalného tepla jednotlivých orgánů u vybraných genotypů pšenice seté.

Jak je zřejmé z Grafu 16, hodnoty spalného tepla byly ovlivněny genotypem. Obsah energie se lišil v rámci orgánů, kdy nižší obsah energeticky bohatých sloučenin vykazovaly orgány vegetativní v porovnání s orgány generativními. Pokud srovnáme jednotlivé rostlinné orgány mezi sebou, tak obilky měly obsah energie nejvyšší ($15,51 \text{ kJ.g}^{-1}$), za nimi následovala nadzemní biomasa ($12,77 \text{ kJ.g}^{-1}$) a praporcový list ($12,6 \text{ kJ.g}^{-1}$), nejnižší obsah energie vykazovaly kořeny rostlin ($11,79 \text{ kJ.g}^{-1}$). Toto pořadí bylo zjištěno u všech genotypů kromě ANK-28A, kde průměr obsahu energie v praporcovém listu byl vyšší než v nadzemní biomase o $0,39 \text{ kJ.g}^{-1}$.

6 Diskuse

Dle Golley (1961), energetická hodnota biomasy rostlin je funkcí genotypu. Uvedený závěr byl potvrzen i v tomto pokusu kdy rozdíly v množství spalného tepla mezi jednotlivými genotypy pšenice byly průkazné. Obsah energie v kořenu se nejvíce lišil u genotypů ANBW2N a LD222 ($0,83 \text{ kJ.g}^{-1}$), nejvyšší rozdíl v množství energie v listech byl pozorován u genotypů ANK-28A a ANK-1B ($0,74 \text{ kJ.g}^{-1}$) a u praporcových listů nejvyšší rozdíl byl nalezen u genotypů ANK-1B a ANBW 6A/ANK-38 ($0,48 \text{ kJ.g}^{-1}$), v případě spalného tepla generativních orgánů se od sebe nejvíce lišily genotypy ANK-1B a ANBW2N, kdy rozdíl hodnot byl $0,77 \text{ kJ.g}^{-1}$.

Nejvyšší průměr hodnot spalného tepla vykazoval genotyp ANBW 6A/ANK-26B ($13,32 \text{ kJ.g}^{-1}$ sušiny) a naopak nejnižší ANBW2N ($13,05 \text{ kJ.g}^{-1}$). Na základě těchto výsledků lze stanovit následující pořadí testovaných genotypů: ANBW 6A/ANK-26B > ANDW 20A > LD222 > ANK-1B > ANBW 6A/ANK-38 > ANK-28A > Novosibirskaya 67 > ANBW2N. Skutečnost, že mohou být mezi jednotlivými genotypy rostlin patrné rozdíly v množství energie, potvrzují také měření Strašila (1995), Paine (1971) a Hniličky et al. (2018).

Průměrné hodnoty asimilátů zkoumaných orgánů pšenice seté byly v pořadí kořen ($11,79 \text{ kJ.g}^{-1}$), praporcový list ($12,6 \text{ kJ.g}^{-1}$), nadzemní biomasa ($12,77 \text{ kJ.g}^{-1}$) a klas ($15,51 \text{ kJ.g}^{-1}$) což je ve shodě se závěry Golley 1961, který konstatoval, že nejvyšší hodnotu netto energie mají reprodukční orgány a Hniličky (1999), který v rámci měření množství energie v jednotlivých orgánech pšenice, zjistil, že u nadzemní biomasy byl průměrný obsah energie průkazně vyšší než v kořenech.

Jedinou výjimkou byl genotyp ANK-28A, kde průměr množství energie v praporcovém listu byl vyšší než u ostatních listů. Ze získaných výsledků lze konstatovat, že vybraný genotyp měl nižší schopnost akumulovat asimiláty v listech, proto je předpoklad, že tento faktor mohl ovlivnit to, že jeho klas byl zařazen do skupiny s nejnižším množstvím energie.

V případě průměrných hodnot spalného tepla kořenů lze vyčlenit skupinu s vysokým obsahem energie do které patří genotypy ANBW 6A/ANK-26B, ANDW 20A a LD222. Vybrané genotypy kumulují víc energie v kořenech než ostatní, proto se dá předpokládat, že ANBW 6A/ANK-26B, ANDW 20A a LD222 mohou získat uplatnění ve šlechtění, které je zaměřené na odolnost vůči nedostatku vody a lepšímu příjmu živin. Haberle et al. (2018), na základě provedených polních pokusů Svobody et al. (2017, 2018) zaměřených na sledování hustoty kořenů polních plodin, předpokládají, že existuje velký potenciál pro cílené šlechtění

odrůd s větším objemem nebo biomasou kořenů. Takové kořeny by mohly mít lepší schopnost přijímat vodu a živiny v podmínkách častého výskytu sucha a zhoršení stavu půdy.

Na základě získaných výsledků vyplývá, že obsah energie je funkcí času a je ovlivněn vývojovou fází rostliny. To potvrzuje měření Kumara (1994), který analýzou ječmene dospěl ke stejnému závěru. U generativních orgánů dochází k postupnému navyšování obsahu energie ke konci vegetace, kdežto v případě orgánů vegetativních je trend opačný. Snižování obsahu energie vegetativních orgánů v závislosti na ontogenetickém vývoje souvisí s jejich postupnou senescencí. Na počátku sledovaného období byl průkazně vyšší obsah energie v listech ve srovnání s kořeny. Od této fáze až do fáze kvetení uvedený dříve rozdíl se jen dále zvyšoval. Od konce kvetení až do plné zralosti je zaznamenán průkazný pokles obsahu energie listů, v důsledku jejich senescence a odumření. Pokud se sleduje obsah energie praporcového listu, který je jeden z nejvýznamnějších pro tvorbu výnosu, je možné konstatovat, že od fáze kvetení do plné zralosti, vlivem stárnutí listu, asimiláty byly transportované do klasu. V případě generativních orgánů se obsah energie zvyšuje od kvetení až do plné zralosti. Uvedené závislosti byly zjištěny u všech sledovaných genotypů.

Trend asimilátů v listech vždy zvolna, či strmě stoupal od začátku vývoje rostliny, kulminoval zpravidla ve vývojové fázi 55–65 BBCH a dále začal klesat. Současně s poklesem asimilátů v listech začal prudce stoupat obsah asimilátů v klasu, což odpovídá skutečnosti, že listy jsou hlavním zdrojovým orgánem, ze kterého jsou asimiláty dále distribuovány do ostatních částí rostliny, jak popisuje Larcher (1995).

7 Závěr

V práci je sledován vliv genotypu a ontogenetického vývoje na transport asimilátů a fotosyntetickou akumulaci energie u 8 genotypů pšenice seté. Ze získaných výsledků vyplývají následující závěry:

- Byly potvrzeny hypotézy, že existují rozdíly v tvorbě asimilátů mezi genotypy a hodnota spalného tepla je ovlivněna genotypem:

Obsah energie v kořenu se nejvíce lišil u genotypů ANBW2N a LD222 ($0,83 \text{ kJ.g}^{-1}$). Největší rozdíl v množství energie v listech byl pozorován u genotypů ANK-28A a ANK-1B ($0,74 \text{ kJ.g}^{-1}$). Největší rozdíl v množství energie praporcových listů byl stanoven u genotypů ANK-1B a ANBW 6A/ANK-38 ($0,48 \text{ kJ.g}^{-1}$). V případě spalného tepla generativních orgánů se od sebe nejvíce lišily genotypy ANK-1B a ANBW2N, kdy rozdíl hodnot byl $0,77 \text{ kJ.g}^{-1}$

Nejvyšší průměr hodnot spalného tepla vykazoval genotyp ANBW 6A/ANK-26B ($13,32 \text{ kJ.g}^{-1}$ sušiny) a naopak nejnižší ANBW2N ($13,05 \text{ kJ.g}^{-1}$). Na základě průměru hodnot spalného tepla lze stanovit následující pořadí testovaných genotypů: ANBW 6A/ANK-26B > ANDW 20A > LD222 > ANK-1B > ANBW 6A/ANK-38 > ANK-28A > Novosibirskaya 67 > ANBW2N.

Průměrné hodnoty asimilátů zkoumaných orgánů pšenice seté byly v pořadí kořen ($11,79 \text{ kJ.g}^{-1}$), praporcový list ($12,6 \text{ kJ.g}^{-1}$), nadzemní biomasa ($12,77 \text{ kJ.g}^{-1}$) a klas ($15,51 \text{ kJ.g}^{-1}$). Jedinou výjimkou byl genotyp ANK-28A, kde průměr množství energie v praporcovém listu byl vyšší než u ostatních listů.

- Byla potvrzena hypotéza, že translokace asimilátů je funkcí času a je ovlivněna vývojovou fází:

Obsah energie v listech sledovaných genotypů pšenice seté průkazně narůstá do fáze 65 BBCH a poté vlivem senescence dochází k jeho poklesu. V případě hodnot spalného tepla praporcového listu, který je jeden z nejvýznamnějších pro tvorbu výnosu, byl obsah energie opět nejvyšší ve fázi kvetení. Pote postupně díky translokace asimilátů do klasu, podobně jako u listů, dochází k pozvolnému poklesu obsahu energie. V generativních orgánech je patrný trend nárůstu obsahu energie od fáze kvetení do fáze plné zralosti, který je způsoben výrazným transportem asimilátů z vegetativních orgánů do klasu.

8 Literatura

8.1 Literární zdroje

Ahmadi A, Joudi M, Janmohammadi M. 2009. Late defoliation and wheat yield: little evidence of post-anthesis source limitation. *Field Crops Research* **113** (1): 90-93.

Allen RG, Pereira LS, Raes D., Smith M. 1998. Crop evapotranspiration. Guidelines for computing crop water requirements. Irrigation and Drainage Paper No. 56, FAO, Rome.

Bláha L, Hnilička F, Martinková J. 2010. Současné možnosti fyziologie a zemědělského výzkumu přispět k produkci rostlin (vybrané kapitoly). Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.

Brestič M. 1996. Vodný režim rastové a akumulace procesy jarného jačmeňa. *Rostlinná výroba* **42**: 481–487.

Brown ME. 2001. Introduction to thermal analysis: techniques and applications. Kluwer Academic Publishers, Boston.

Burt C, Hollins TW, Nicholson P. 2011. Identification of QTL conferring seedling and adult plant resistance to eyespot on chromosome 5A of Cappelle Desprez. *Theoretical and Applied Genetics* **122**: 119-128.

Chloupek O. 1995. Genetická diverzita, šlechtění a semenářství.

Chrpová J, Palicová J, Kozová J, Trávníčková. 2020. Šlechtění na rezistenci k fuzarióze klasu je stále výzvou. Pages 9-10 in *Šlechtitelský seminář: Pšenice 2020*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.

Delcour AJ, Hoseney RC. 2010. Principles of cereal science and technology. 3rd ed. AACC International, St.Paul.

Dobrovolskaya O, Arbuzova VS, Lohwasser U, Roder MS., Börner A. 2006. Microsatellite mapping of complementary genes for purple grain colour in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* **150**(3): 355-363.

Dobrovolskaya OB, Martinek P, Voylovkov AV, Korzun V, Röder MS, Börner A. 2009. Microsatellite mapping of genes that determine super numerary spikelets in wheat (*T. aestivum*) and rye (*S. cereale*). *Theoretical and Applied Genetics* **119**: 867-874.

Dobrovolskaya OB, Pont C, Sibout R, Martinek P, Badeva E, Mura F, Chosson A, Watanabe N, Prat E, Gautier N, Gautier V, Poncet Ch, Orlov YuL, Krasnikov A, Berges H, Salina E, Laikova LI, Salse J. 2015. FRIZZY PANICLE drives supernumerary spikelets in bread wheat. *Plant Physiol* **167**: 189-199.

Dostál J. 1989. Nová květena ČSSR. Academia, Praha.

- Duvigneaud P. 1988. Ekologická syntéza. Academia, Praha.
- Eckardt NA. 2010. Evolution of domesticated bread wheat. *Plant Cell* 22: 993.
- Ehrenbergerová J. 2014. Odrůdy, osivo a sadba. Vyd. 1. Mendelova univerzita, Brno.
- Evans JR. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C3 plants. *Oecologia* 78: 9-12.
- Fajnor V. 1995. Termická analýza. Bratislava.
- Flaksberger CA, Rozhevits RJ, Wulf EV, Vavilov NI. 1935. Flora of cultivated plants: Cereals, wheat. State agricultural publishing company, Moscow & Leningrad.
- Foulkes MJ, Slafer GA, Davies WJ, Berry PM, Sylvester-Bradley R, Martre P, Calderini DF, Griffiths S, Reynolds MP. 2011. Raising yield potential of wheat. III. Optimizing partitioning to grain while maintaining lodging resistance. *Journal of Experimental Botany* 62: 469–486.
- Gabrovská D, Hálová I, Chrpová D, Ouhrabková J, Sluková M, Vavreinová S, Faměra O, Kohout P, Pánek J, Skřivan P. 2015. Obiloviny v lidské výživě: Stručné shrnutí poznatků se zvýšeným zaměřením na problematiku lepku. Publikace České technologické platformy pro potraviny. Praha.
- Gallagher PK, Brown ME, Kemp RB. 1999. Handbook of thermal analysis and calorimetry: From Macromolecules to Man. Elsevier, Oxford.
- Gibson L, Benson G. 2002. Origin, History, and Uses of Oat (*Avena sativa*) and Wheat (*Triticum aestivum*). Iowa State University: Department of Agronomy, Ames.
- Golley FB. 1961. Energy values of ecological materials. *Ecology* 42: 581-584.
- Goncharov NP, Kondratenko EJ. 2008. Wheat origin, domestication and evolution. *Vestník VOGiS* 1/2: 159-179.
- Haberle J, Středa T, Svoboda P, Henzlová B, Kurešová G. 2018. Crop root system for 21st century – effective uptake of water and nutrients. MENDELU, VÚMOP, v.v.i., Lednice.
- Hájková L. 2012. Atlas fenologických poměrů Česka: Atlas of the phenological conditions in Czechia. 1. vyd. Český hydrometeorologický ústav, Praha.
- Hanušová A, Knytl V, Haniš M, Horčíčka P, Klíčová J. 1997. Breeding for resistance to mildew and rusts in wheat. Pages 119-124 in Protection of cereals crops against harmful organisms. Kroměříž.
- Hanzalová A. 2020. Rzi na pšenici a jejich šíření v České republice i v Evropě. Page 11 in Šlechtitelský seminář: Pšenice 2020. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.

Hejnák V. 2003. Využití izotopové metody(¹⁵N), spalné kalorimetrie a gazometrie v produkční fyziologii ječmene jarního a špenátu setého. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Hnilička F, Hejnák V, Zámečnicková B, Zámečník J. 2005. Základy fytotechnika (část botanika a fyziologie rostlin). Česká zemědělská univerzita, Praha.

Hnilička F, Hniličková H, Hejnák V. 2015. Use of combustion methods for calorimetry in the applied physiology of plants. *Journal of Thermal Analysis and Calorimetry* **120**: 411-417.

Hnilička F, Hniličková H, Kukla J, Kejzlar T, Kuklová M. 2018. Analysing energy balances of cultivation of five sugar beet varieties. *Listy cukrovarnické a řepařské* **134(12)**: 404-408.

Hnilička F, Hniličková H, Martinková J. 2010. Využití metod spalné kalorimetrie v biologických vědních disciplínách. Pages 235-255 in Bláha L, Hnilička F, Martinková J, editors. *Současné možnosti fyziologie a zemědělského výzkumu přispět k produkci rostlin (vybrané kapitoly)*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.

Hnilička F, Martinek P, Hniličková H. 2020. Zvyšování výnosu pšenice a hodnocení bilance energie s využitím spalné kalorimetrie. *Obilnářské listy* **2**:38-42.

Hnilička F. 1999. Translokace energie do jednotlivých orgánů pšenice během ontogeneze. Pages 29-32 in Taraba B, editor. *Kalorimetrický seminář 1999 (Sborník příspěvků)*. Ostravská univerzita, Ostrava.

Horčička P, Veškrna O, Bláha T. 2016. Výnos a tvorba výnosů pšenice. Pages 4-8 in *Šlechtitelský seminář: Pšenice 2016*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.

Horčička P. 2008. Možnosti šlechtění pšenice. Pages 46-50 in Hosnedl V, Doležel J, Chloupek O, Hořička P, editors. *Pšenice – od genomu po rohlík: aktuální poznatky doktorandů získané ve výzkumných laboratořích a na pokusných pozemcích*. Kurent, České Budějovice.

Janásek P. 2005. Alternativní paliva z biomasy. Pages 28-36 in *Sborník příspěvků ze semináře: „Možnosti energetického využití biomasy“*. VŠB-Technická univerzita, Ostrava.

Jirsa F. 1930. *Kalorimetrie*. Matice hornicko-hutnická, Praha.

Kalus J. 1948. *Pěstování obilovin*. Mílotický Hospodář, Mílotice nad Bečvou.

Kent NL. 1994. *Kent's Technology of Cereals: An introduction for students of food science and agriculture*. Elsevier.

Khlestkina EK, Pestsova EG, Roder MS, Borner A. 2002. Molecular mapping, phenotypic expression and geographical distribution of genes determining anthocyanin

pigmentation of coleoptiles in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor. Appl. Genet.* **104**: 632-637.

Khlestkina EK. 2013. The adaptive role of flavonoids: emphasis on cereals. *Cereal Research Communications*, List of Issues 41: 1-14.

Kincl L, Kincl M, Jakrlová J. 2008. *Biologie rostlin: pro 1. ročník gymnázií*. Nakladatelství FORTUNA, Praha.

Kincl M, Krpeš V. 2006. *Základy fyziologie rostlin*. Tiskárna Baloušek, Ostrava.

Kislev ME. 1984. Emergence of wheat agriculture. *Paléorient* **10(2)**: 61-70.

Kováčová M, Kontriš J, Kontrišová. 1998. Využitie kalorimetrickej metody pri výskume rastlinnej biomasy. Pages 43-44 in Taraba B, editor. *Mezinárodní slovenský a český kalorimetrický seminář*. Ostravská univerzita, Ostrava.

Kroupa M, Řehula M, Velich V, Musilová M. 1998. Využití kalorimetrických metod při studiu lékových forem. Pages 63-66 in Taraba B, editor. *Mezinárodní slovenský a český kalorimetrický seminář*. Ostravská univerzita, Ostrava.

Kumar J, Beoni E, Bartáková P, Jarošová J, Slavíková L, Červená Z. 2016. Virové choroby u pšenice. Pages 30-31 in *Šlechtitelský seminář: Pšenice 2016*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.

Kumar Y. 1994. Vplyv vonkajších faktorov na tvorbu sušiny a akumuláciu energie v rastlinách (jačmen jarný). *Disertační práce VŠZ*, Praha.

Kupcov AI. 1975. *Vvedenie v geografiju kul'turnyh rastenij*. Nauka, Moskva.

Larcher W. 1988. *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia, Praha.

Larcher W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer, New York.

Leišová-Svobodová L, Chrpová J, Hermuth J, Dotlačil L. 2020. Quo vadis československé šlechtění pšenice. Pages 3-4 in *Šlechtitelský seminář: Pšenice 2020*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.

Lekeš J. 1997. *Šlechtění obilovin na území Československa*. Brázda, Praha.

Li D, Wang P, Luo Y, Zhao M, Chen F. 2017. Health benefits of anthocyanins and molecular mechanisms: Update from recent decade. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition* **57 (8)**: 1729–1741.

Lieth H. 1977. Energy flow and efficiency differences in plants and plant communities. Pages 325-326 in *Application of calorimetry in life sciences*. Walte de Gruyter, Berlin & New York.

Liu EK, Mei XR, Yan CR, Gong DZ, Zhang YQ. 2016. Effects of water stress on photosynthetic characteristics, dry matter translocation and WUE in two winter wheat genotypes. *Agricultural Water Management*, **167**: 75-85.

Lustinec J. 2003. Uvod do fyziologie vyssich rostlin. Karolinum, Praha.

Malyshev RV. 2019. Biologicheskaja kalorimetrija v fiziologii rastenij. Page 277 in Desjatyi sjezd obshestva fiziologov rastenij Rossii «Fiziologija rastenij – osnova sozdanija rastenij budushego». Kazanskij universitet, Kazan'.

Martinek P, Eliášová M, Paznocht L, Orsák M, Mrkvicová E, Trávníčková M, Bezdíčková A. 2019. Barevné látky a další antioxidanty v znu pšenice. *Úroda* **10**: 30-35.

Martinek P, Polišenská I. 2018. Barevné látky mohou ovlivňovat adaptaci pšenice ke stresu. *Obilnářské listy* **3-4**: 56-58.

Martinek P. 2018. Genové zdroje pšenice. Pages 8-12 in Šlechtitelský seminář: Pšenice 2018. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i., Praha.

Moazzami AL, Lampi AM, Karnal-Eldin A. 2011. Bioactive lipids in cereals and cereal products. Pages 229-249 in Tokusoglu O, Hall C, editors. *Fruit and cereal bioactives: Sources, chemistry, and applications*. CRC Press, Boca Raton.

Murtinger K, Beranovský J. 2011. Energie z biomasy. Computer Press, Brno.

Mwadingeni L, Shimelis H, Dube E, Laing MD, Tsilo T J. 2016. Breeding wheat for drought tolerance: Progress and technologies. *Journal of Integrative Agriculture* **15** (5): 935-943.

Nátr L. 1965. Studium tvorby výnosu obilnin II (Účinnost využití slunečního záření listovou čepeli ozimé pšenice).

Nátr L. 2000. Koncentrace CO₂ a rostliny (CO₂ concentration and plants). ISV publishing house, Praha.

Ozawa T. 2000. Thermal analysis – review and prospect. *Thermochim Acta* **355**: 35-42.

Paine RT. 1971. The Measurement and Application of the Calorie to Ecological Problems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**: 145-164.

Pavlová L. 2006. Fyziologie rostlin. Karolinum, Praha.

Paznocht L, Kotíková Z, Orsák M, Lachman J, Martinek P. 2019. Carotenoid changes of colored grain wheat flours during bun making. *Food chemistry* **277**: 725-734.

Petr J. 2000. Tvorba výnosu u obilnin. *Úroda* **48(4)**: 9-11.

Petr J. 2001. Pěstování pšenice podle užitkových směrů. Ústav zemědělských a potravinářských informací, Praha.

Pozniak C. J., Knox R. E., Clarke F. R., Clarke J. M. 2007. Identification of QTL and association of a phytoene synthase gene with endosperm colour in durum wheat. *Theor. Appl. Genet.* **114**(3): 525-37.

Příhoda J, Skřivan P, Hrušková M. 2004. Cereální chemie a technologie I: cereální chemie, mlýnská technologie, technologie výroby těstovin. Vysoká škola chemicko-technologická v Praze, Praha.

Procházka S, Macháčková I, Krekule J, Šebánek J. 1998. Fyziologie rostlin. Academia, Praha.

Reynolds M, Foulkes J, Firbank R, Griffith's S, King J, Murchie E, Parry M, Slater G. 2012. Achieving yield gains in wheat. *Plant Cell Environ* 35: 1799-1823.

Šarapatka B. 2010. Agroekologie: východiska pro udržitelné zemědělské hospodaření. Bioinstitut, Olomouc.

Sarto MVM, Sarto JRW, Rampim L, Rosset JS, Bassegio D, da Costa PF, Inagaki A M. 2017. Wheat phenology and yield under drought: a review. *Australian Journal of Crop Science* **11** (8): 941.

Šašková D. 1993. Trávy a obilí. Artia a. s. & Granit s.r.o., Praha.

Serna-Saldívar SO. 2010. Cereal grains: properties, processing, and nutritional attributes. CRC Press, Boca Raton.

Shoeva OY, Gordeeva EI, Arbuzova VS, Khlestkina EK. 2017. Anthocyanins participate in protection of wheat seedlings from osmotic stress. *Cereal Research Communications* 45(1): 1-10.

Shpaar D. 2008. Cereals (Cultivation, harvesting, refinement and use). DLV AGRODELO, Moscow.

Šivel M, Klejdus B, Kráčmar S, Kubáň V. 2013. Lutein – významný karotenoid ve výživě člověka. *Chemické listy* **107**: 456-463.

Slafer GA, Andrade FH. 1991. Changes in physiological attributes of the dry matter economy of bread wheat (*Triticum aestivum*) through genetic improvement of grain yield potential at different regions of the world. *Euphytica* 58: 37-49.

Slafer GA. 2003. Genetic basis of yield as viewed from a crop physiologist's perspective. *Annals of Applied Biology* **142**: 117-128.

Špaldon E. 1963. Rostlinná výroba 1. 1.vyd. SZN, Praha.

Sreenivasulu N, Schnurbusch T. 2011. A genetic playground for enhancing grain number in cereals. *Trends in Plant Science* 17: 91-101

Stražil Z. 1995. Pěstování a využití energetických a průmyslových plodin v soustavě hospodaření na půdě pro energetické a průmyslové účely. Závěrečná zpráva MZe ČR NAZV, VÚRV, Praha – Ruzyně.

Stražil Z. 1998. Využití kalorimetrického měření pro potřeby rostlinné výroby. Pages 39-40 in Taraba B, editor. Mezinárodní slovenský a český kalorimetrický seminář. Ostravská univerzita, Ostrava.

Svoboda P, Kurešová G, Neumannová A, Haberle J. 2017. Riziko vyplavení nitrátů u zelenin a polních plodin s různou hloubkou kořenů. *Úroda* **65 (12)**: 493-496.

Svoboda P, Kurešová G, Raimanová I, Haberle J. 2018. Root depth of field crops and vegetables in the czech republic. In: ESA 2018 XV European Soc. for Agron. Congress, srpen 2018 Ženeva, Švýcarsko.

Taiz L, Zeiger E. 2002. *Plant Physiology*, 3rd. Sinauer Associates, Sunderland

Thomé OW. 1886. *Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz in Wort und Bild für Schule und Haus*. Verlag von Fr. Eugen Köhler, Gera-Untermhaus.

Tian YL, Zheng CY, Chen J, Chen CQ, Deng AX, Song ZW, Zhang BM, Zhang WJ. 2015. Climatic warming increases winter wheat yield but reduces grain nitrogen concentration in East China. *PLoS ONE* **9 (4)**: e95108.

Urban J, Vašák J, Adamčík J, Bečka D, Capouchová I, Dvořák P, Faměra O, Kuchtová P, Pazderů K, Pulkrábek J, Štranc P, Tomášek J. 2014. *Zemědělské systémy II (Rostlinná produkce)*. Česká zemědělská univerzita, Praha.

Vaněk V, Balík J, Pavlíková D, Tlustoš P. 2007. *Výživa polních a zahradních plodin*. Profi Press, Praha.

Vinter V. 2009. *Rostliny pod mikroskopem: základy anatomie cévnatých rostlin*. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.

Weise MV. 1987. *Compendium of wheat disease*. 2nd editions. APS, Minesota.

Zeven AC. 1991. Wheats with purple and blue grains: a review. *Euphytica* **56**: 243–258.

Zhang H, Turner NC, Poole ML. 2010. Source–sink balance and manipulating sink–source relations of wheat indicate that the yield potential of wheat is sink-limited in high-rainfall zones. *Crop and Pasture Science* **61 (10)**:852-861.

Zhang RQ, Wang XE, Chen PD. 2013. Inheritance and mapping of gene controlling four-rowed spike tetraploid wheat (*Triticum turgidum* L.) *Acta Argon* 39: 29-33.

Zimolka J. 2005. *Pšenice: pěstování, hodnocení a užití zrna*. Profi Press, Praha.

8.2 Internetové zdroje

Celjak I. 2008. Biomasa je nezbytná součást lidského života. Biom.cz. Available from <https://biom.cz/czp/odborne-clanky/biomasa-je-nezbytna-soucast-lidskeho-zivota> (accessed April 2021).

ČSÚ. 2020. Vývoj ploch, hektarových výnosů a sklizní zemědělských plodin. Available from https://vdb.czso.cz/vdbvo2/faces/cs/index.jsf?page=vystup-objekt&pvo=ZEM02G&z=T&f=TABULKA&skupId=386&katalog=30840&pvo=ZEM02G&evo=v1442 ! ZEM02G-celek_1 (accessed March 2021).

Prášil IT. 2018. Sucho a reakce pšenice. Agromanual, Available from <https://www.agromanual.cz/cz/clanky/technologie/sucho-a-reakce-psenice#:~:text=%20Sucho%20a%20reakce%20p%C5%A1enice%20%201%20Sucho,St%C5%99edn%C3%ADho%20v%C3%BDchodu%2C%20kde%20je%20velmi%20dob%C5%99e..%20More%20> (accessed March 2021).

Chorny I, Maksimenko V, Hacevich N. 1973. Novyi sort pshenici – na sibirskie polja. Available from <http://www.bionet.nsc.ru/museum/index.php?id=162> (accessed March 2021).

FAOSTAT. 2019. Crop statistics. Available from <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC/visualize> (accessed March 2021).