

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

**Vliv změny morfortypu rostlin pšenice seté na rychlost výměny plynů
a fluorescenci chlorofylů**

Diplomová práce

Autor práce: Bc. František Podroužek, DiS.

Studijní program: Pěstování rostlin

Vedoucí práce: doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci " Vliv změny morfotypu rostlin pšenice seté na rychlost výměny plynů a fluorescenci chlorofylů " jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 10.4. 2023

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval doc. Ing. Františku Hnilčkoví, Ph.D. za trpělivé vedení této diplomové práce. Dále patří mé poděkování společnosti Agrotest fyto, s. r. o. Kroměříž za poskytnutí pokusného materiálu a všem, kteří mi při realizování této práce pomáhali.

Vliv změny morfortypu rostlin pšenice seté na rychlost výměny plynů a fluorescenci chlorofylů

Souhrn

Pšenice setá (*Triticum aestivum* L.) je jedna z nejstarších obilovin. Patří do skupiny nejpěstovanějších plodin na světě. Tato plodina svou produkcí a rozsahem zaujímá co do množství osevních ploch třetí místo na světě. Pšenice bude patřit stále mezi nejpěstovanější plodiny pro potravinářské, krmné i průmyslové využití. Z těchto důvodů je důležité zabývat se jejím co nejefektivnějším šlechtěním a stále vytvářet odrůdy s vyšším výnosovým potenciálem. Toho lze dosáhnout zlepšením genetického výnosového potenciálu odrůd. Jako perspektivní se jeví odrůdy se změněným morfortypem klasu, kterým se věnuje tato diplomová práce.

Diplomová práce se zaměřuje na vliv změny morfortypu rostlin pšenice seté na rychlost výměny plynů a fluorescenci chlorofylů. Jedná se o genotypy se změněným zbarvením zrna a povrchu rostlin a o rostliny s využitím dlouhých plev. Pro řešení práce byla využita metoda skleníkového pokusu v částečně řízených podmínkách skleníku na Fakultě agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů na České zemědělské univerzitě v Praze. Skleníkový pokus znázorňoval šest odrůd. Kontrolní varianta představovala komerční odrůdu Bohemia, která svými parametry představovala standardní vlastnosti odrůd. Testované odrůdy představovali různé linie šlechtitelských materiálů ze společnosti Agrotestu fyto, s. r. o. Kroměříž. První odrůda měla označení V2-29-17 a vyznačovala se mnohořadým klasem. Druhá odrůda s označením

V3-94-18 měla opět jako charakteristický znak mnohořadý klas. Třetí odrůda s označením V1-254-17 byla charakteristická dlouhými plevami. Čtvrtou odrůdou byla pšenice s označením V2-253-17, která má tři pestíky a purpurové zbarvení zrna. Poslední pátou sledovanou odrůdou byla osinatá pšenice s mnohořadým klasem, která měla označení V2-37-18. Fyziologické charakteristiky byly sledovány po dobu 28 dnů a bylo provedeno celkem 7 měření v období od počátku odnožování až do fáze objevení se pátého kolénka. Následně byla sledována rychlost výměny plynů, stomatální vodivost a hodnota obsahu CO_2 v mezofylových buňkách pomocí infračerveného analyzátoru plynů (LCpro+ SD). Pomocí fluorescenčních metod byl stanovován poměr F_v/F_m .

Z výsledků vyplývá, že při pozorování změn morfortypu rostlin nových genotypů pšenice byla prokázána změna v rychlosti fotosyntézy. Nejnižších hodnot dosahovala kontrolní odrůda Bohemia ($7,516 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Nevyšší rychlosti fotosyntézy dosahovala odrůda V2-37-18 s mnohořadými osinatými klasy. Odrůda V3-94-18 dosahovala neprůkazně nejlepších výsledků základní průměrné fluorescence chlorofylu (F_v/F_m) a při stanovení obsahu karotenoidů v listech. Genotyp s dlouhými plevami V1-284-17 vykazoval neprůkazně nejvyšších změn rychlosti transpirace a poměru fluorescence variabilní a minimální (F_v/F_0). Novošlechtění odrůdy V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna mělo neprůkazně nejvyšší hodnoty efektivity využití vody (WUE) a dosahovalo nejvyšších hodnot stomatální vodivosti. Odrůda V2-37-18 s mnohořadými osinatými klasy měla průkazně

nejvyšší hodnoty změn rychlosti fotosyntézy společně s neprůkaznými maximálními hodnotami celkového chlorofylu v listech.

Fyziologické rozdíly v primárním metabolismu rostlin a transportu elektronů ve fotosystému II vlivem změny morfotypu byly potvrzeny sledováním změny rychlosti fotosyntézy napříč odrůdami.

Vliv sledovaných znaků adaptační přizpůsobivosti rostlin k prostředí průkazně ovlivňují pouze znaky rychlosti fotosyntézy. U ostatních sledovaných znaků byly rozdíly patrné, ale dle statistické analýzy neprůkazné.

Klíčová slova: pšenice setá, morfotyp, výměna plynů, fluorescenc

Influence of changes in the morphology of wheat plants on the rate of gas exchange and chlorophyll fluorescence

Summary

Wheat (*Triticum aestivum* L.) is one of the oldest cereals. It is one of the most widely cultivated crops in the world. It is the third largest crop in the world in terms of production and area under cultivation. Wheat will continue to be one of the most widely grown crops for food, feed and industrial use. For these reasons, it is important to breed it as efficiently as possible and to continue to develop varieties with higher yield potential. This can be achieved by improving the genetic yield potential of varieties. Varieties of wheat with an altered ear morphotype, which are the subject of this diploma thesis, appear to be prospective.

The diploma thesis focuses on the effect of changing the morphotype of wheat plants on gas exchange rate and chlorophyll fluorescence. These are genotypes with altered grain coloration and plant surface and plants using long glumes. The method of greenhouse experiment in partially controlled conditions of the greenhouse at the Faculty of Agrobiolgy, Food and Natural Resources at the Czech University of Life Sciences Prague was used for the diploma thesis. The greenhouse experiment included six varieties of wheat. The control variant represented the commercial variety Bohemia, whose parameters represented standard characteristics of the varieties of wheat. The tested varieties represented different lines of breeding materials from the company Agrotest fyto, s. r. o. Kroměříž. The first variety had designation V2-29-17 and was characterized by a multi-rowed ear. The second variety, designated V3-94-18, again had a multi-rowed ear as a characteristic feature. The third variety, designated V1-254-17, was characterised by long glumes. The fourth variety was wheat with the designation V2-253-17, which has three carpels and a purple colouring of the grain. The fifth and last studied variety was a awned wheat variety with a multi-rowed ear, designated V2-37-18. Physiological characteristics were monitored for 28 days and a total of 7 measurements were made from the beginning of tillering stage until the fifth ear emergence stage. Subsequently, the gas exchange rate, stomatal conductance and CO₂ content of mesophyll cells were monitored using an infrared gas analyzer (LCpro+ SD). The Fv/Fm ratio was determined using fluorescence methods.

The results showed that a change in photosynthetic rate was proven when plant morphotype changes of new wheat genotypes were observed. The lowest values were reached by the control variety Bohemia (7.516 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). The highest rate of photosynthesis was achieved by the variety V2-37-18 with many-rowed awned ears. Variety V3-94-18 showed inconclusively best results for basal mean chlorophyll fluorescence (Fv/Fm) and for carotenoid content in leaves. The long glume genotype V1-284-17 showed inconclusively the highest changes in transpiration rate and variable fluorescence to minimum fluorescence ratio (Fv/F₀). The newly bred cultivar V2-253-17 with three carpels and purple grain coloration had inconclusively the highest water use efficiency (WUE) values and achieved the highest stomatal conductance values. Variety V2-37-18 with multi-rowed awned ears had conclusively

the highest values of photosynthetic rate changes along with inconclusive maximum values of total leaf chlorophyll.

Physiological differences in plant primary metabolism and electron transport in photosystem II due to morphotype change were confirmed by monitoring the change in photosynthetic rate across varieties.

Only the photosynthetic rate traits were found to be conclusively influenced by the observed plant environmental adaptation traits. For the other traits monitored, differences were evident but not significant according to statistical analysis.

Keywords: wheat, morphotype, gas exchange, fluorescence

Obsah

1	Úvod	1
2	Vědecká hypotéza a cíle práce	2
3	Literární rešerše.....	3
3.1	Historie a význam pšenice seté	3
3.2	Botanická a biologická charakteristika pšenice seté	3
3.2.1	Požadavky pšenice seté na půdně-klimatické podmínky	5
3.2.2	Šlechtění pšenic k suchovzdornosti	6
3.3	Obecný stres rostlin obecná koncepce	7
3.3.1.1	Abiotický stres	8
3.4	Vodní deficit	9
3.4.1	Sucho	9
3.4.2	Podmínky prostředí definující typ sucha.....	12
3.5	Vliv vodního deficitu na fyziologické parametry rostlin.....	12
3.5.1	Buňka.....	12
3.5.2	Pletiva.....	13
3.5.3	Kořeny	13
3.5.4	Metabolismus ovlivněný suchem	14
3.6	Fluorescence chlorofylů.....	17
4	Metodika.....	19
4.1	Charakteristika rostlinného materiálu	19
4.1.1	Charakteristika znaků morfotypu	20
4.2	Založení pokusu	21
4.3	Metody měření fyziologických charakteristik.....	22
4.3.1	Měření primárního metabolismu	22
4.3.2	Fluorescence chlorofylů	22
4.3.3	Efektivita využití vody (WUE)	22
4.3.4	Stanovení obsahu pigmentů.....	23
4.4	Použité metody zpracování výsledků	24
5	Výsledky	25
5.2	Intenzita transpirace	26
5.3	Stomatální vodivost	28
5.4	Fluorescence chlorofylů.....	30
5.5	Efektivita využití vody (WUE)	34
5.6	Stanovení obsahu pigmentů.....	35
6	Diskuze.....	39
6.1	Intenzita fotosyntézy.....	39
6.2	Intenzita transpirace	40

6.3	Stomatální vodivost.....	40
6.4	Fluorescence chlorofylů.....	41
6.5	Efektivita využití vody (WUE).....	42
6.6	Stanovení obsahu pigmentů	43
7	Závěr	45
8	Literatura.....	47

1 Úvod

Obiloviny jsou strategickou a historicky nejvýznamnější skupinou plodin. Mají v ekosystému na orné půdě rozhodující postavení. Osévají se na více než 50 % orné půdy. Podle údajů Food and Agriculture Organisation (“FAO“) dodávají obiloviny lidstvu téměř polovinu energetické hodnoty ve stravě a polovinu konzumovaných bílkovin.

Samotná pšenice setá (*Triticum aestivum* L.) patří mezi nejvýznamnější plodiny v Evropě a na celém světě. Její význam je založen především na obsahu sacharidů, bílkovin a minerálních látek, které jsou důležité pro lidskou výživu a pro potřeby potravinářského průmyslu. V posledních letech se intenzivně pracuje na zvyšování výnosů pšenice, aby byla zajištěna dostatečná produkce pro rychle rostoucí světovou populaci a aby byla minimalizována ztráta úrody v důsledku nepříznivých podmínek prostředí.

Jedním z efektivních způsobů navyšování výnosů je zvyšování genetického výnosového potenciálu odrůd. Z tohoto důvodu se v poslední době začaly vyvíjet nové odrůdy pšenice, které mají různé morfotypy. Morfotypy jsou charakterizovány odlišným tvarem, velikostí, strukturou a barevností různých částí rostliny. Rozdílné morfotypy mohou mít vliv na fyziologické procesy rostlin, jako je fotosyntéza a výměna plynů, což může ovlivnit celkovou produktivitu rostliny.

Tato práce se zaměřuje právě na vliv změny morfotypu rostlin pšenice seté na rychlost výměny plynů a fluorescenci chlorofylů. Konkrétně se jedná o genotypy s modifikovaným zabarvením zrna a povrchu rostlin a o rostliny s využitím dlouhých plev. Cílem této práce je kvantifikovat změny sledovaných fyziologických parametrů v závislosti na změně morfotypu a zabarvení obilí a rostlin. Tento výzkum bude přispívat k lepšímu pochopení fyziologických procesů, které jsou důležité pro zvyšování výnosů pšenice a zlepšování kvality plodin.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Diplomová práce sleduje možnosti zvyšování genetického výnosového potenciálu odrůd ozimé formy pšenice seté.

Na základě toho byly stanoveny cíle práce:

- Kvantifikovat změny sledovaných fyziologických parametrů v závislosti na změně morfortypu a zabarvení obilek a rostlin.

Z navrženého cíle práce vychází hypotézy:

- Existují fyziologické rozdíly v primárním metabolismu rostlin a transportu elektronů ve fotosystému II vlivem změny morfortypu.
- Vybrané znaky ovlivňují adaptační přizpůsobivost rostlin k prostředí.

Byly vybrány genotypy (novošlechtění) pšenice seté se změněným morfortypem klasu. Jedná se o genotypy se změněným zabarvením zrna a povrchu rostlin a o rostliny s využitím dlouhých plev.

3 Literární rešerše

3.1 Historie a význam pšenice seté

Nejstarší archeologické doklady o tom, že lidé sbírali *Triticum monococcum* subsp. *aegiloides* se nacházejí v pozůstatcích v Tell Abu Hureyra, které jsou staré asi 10 000 let. První kultivovaný einkorn je přítomen k roku 8000 před naším letopočtem na několika lokalitách na blízkém východě, včetně Ali Kosh v Íránu, Jarmo v Iráku a Cayönü a Can Hasan v Turecku (Zeist 1976).

Kulturní druh pšenice emmer byl ve Středomoří až do řecko-římské doby a v současnosti se pěstuje na území Evropy. *Triticum durum* (pšenice tvrdá) se hojně pěstuje v Itálii, Španělsku a USA. Její obilky se snadno oddělují od klasů a mají vysoký obsah lepku, který je za mokra lepkavý (Hancock 2004).

Hexaploidní pšenice *Triticum aestivum* se pěstuje po celém světě, ale je důležitá zejména v kontinentálním podnebí Ukrajiny, střední části USA, Kanady a Austrálie a v chladném mírném podnebí severní Evropy, Číny a Nového Zélandu. Zeměpisný původ hexaploidních pšenic byl pravděpodobně mimo původní Úrodný půlměsíc, protože původní areál *Aegilops squarrosa* se nachází spíše v kontinentální střední Asii než ve Středozeří. Její původ je z jižního Kaspického moře a území Zakavkazska (Hancock 2004).

Výjimečnost postavení pšenice vyplývá především z jejího zastoupení ve struktuře obilnin i plodin pěstovaných na orné půdě, kde v obou případech je na prvním místě v celosvětovém měřítku. Současný stav jejího pěstování i situaci v užití zrna u nás však nelze považovat za tomu odpovídající. Vedle stagnace výnosů a jakosti zrna dochází ke značnému meziročnímu kolísání pěstitelských ploch a tím i celkového objemu produkce (Zimolka 2005).

Pšenice tedy poskytuje zrno, které se používá jako potravina, krmivo i jako surovina. Zpracovávají se také stébla (sláma) a otruby (semenné slupky a mouka). Výhodou pšenice, tak jako u jiných obilovin, je poměrně jednoduchá skladovatelnost a poměrně dlouhá trvanlivost. Pšenice je u nás nejrozšířenější polní plodinou a zaujímá více jak čtvrtinu orné půdy v ČR a polovinu ploch ze všech obilnin (Pulkrábek et al. 2003).

V ČR v osevu obilnin má pšenice zásadní podíl na nárůstu ploch ozimých obilovin, jejíž plocha 788 tis. ha je meziročně větší o 79 tis. ha (+11,1 %) (“Osevní plochy ozimých plodin pro sklizeň v roce 2022” 2022).

3.2 Botanická a biologická charakteristika pšenice seté

Pšenice setá (*Triticum aestivum* L.) je v rostlinné taxonomii zařazena mezi jednoděložné rostliny a do čeledi lipnicovité (*Poaceae* L.) (Kellogg 2001).

Domestikovány byly tři ploidní úrovně pšenice: diploidní, tetraploidní a hexaploidní. Diploidy jsou zastoupeny jediným kulturním druhem *Triticum monococcum* (pšenice jednozrnka) (Hancock 2004).

Tetraploidní skupina je zastoupena komplexem několika poddruhů, s nejdůležitějšími kulturními druhy *Triticum turgidum* subsp. *dicocoides* (emmer, pšenice naduřelá dvouzrná) a *Triticum turgidum* subsp. *durum* (pšenice naduřelá tvrdá) (Hancock 2004).

Mezi hexaploidy je zastoupena pšenice setá (*Triticum aestivum*), která se objevila jako poslední domestikovaná pšenice, ale v současnosti je nejrozšířenější. Jedná se o velmi variabilní skupinu, která se dělí na četné poddruhy (Hancock 2004).

Pšenice setá vznikla pravděpodobně ze špaldy a vyskytuje se ve čtyřech varietách:

- *lutescens*, s bezosinným či osinkatým klasem, bílé barvy,
- *milturum*, s bezosinným či osinkatým klasem, červené barvy,
- *erythrospermum*, s osinatým klasem, bílé barvy,
- *ferrugineum*, s osinatým klasem, červené barvy.

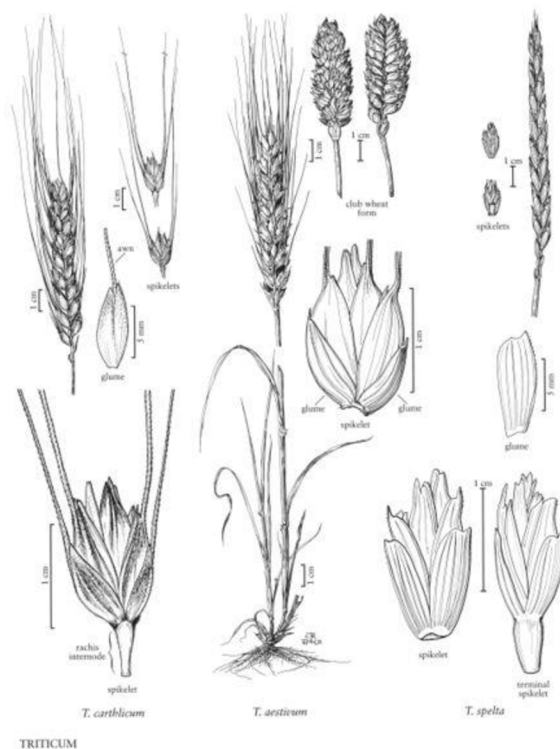
V ČR převažují odrůdy náležející do variety *lutescens* (Zimolka 2005).

Morfologie květenství (tzv. klásku) malozrnných obilovin má zásadní význam pro určení výnosu zrna. Složky klásku (např. klásky, které jsou základními jednotkami květenství a obsahují klásky, pluchy a plušky) se také vzájemně ovlivňují. Počet a uspořádání těchto složek klásku ovlivňuje délku klásku, hmotnost klásku, plevami klásku (tj. biomasu bez zrna v klásku), počet zrn v klásku, hmotnost zrna v klásku a počet klásků v klásku, což vše přispívá ke konečnému výnosu zrna z klásku (Guo et al. 2018).

Plodem pšenice je obilka, která může být různého tvaru, velikosti a barvy. Obilka pšenice je oválného, vejcovitého tvaru, její délka se pohybuje od 4 do 8 mm v závislosti na odrůdě a podmínkách růstu rostliny (Cauvain 2003). Na řezu oblé, s mírně vystouplým klíčkem, na protilehlé straně ochmýřené (Zimolka 2005).

Fyzikální vlastnosti zrna pšenice, včetně hmotnosti, rozměrů, tvaru, stejnoměrnosti, hustoty a textury, mohou ovlivnit skladování, přepravu, třídění, úpravu, mletí a tržní hodnotu pšenice chlebové (*Triticum aestivum* L.). Textura zrna (tvrdost nebo měkkost) je důležitá pro určení chování pšenice při mletí a její konečné využití. Tvrdé zrna odolává mechanickému drcení a hůře se mele na jemné částice než měkké zrna. Rozměry zrna (délka, šířka a tloušťka) a tvar (často popisované jako poměr stran a/nebo kulatost) ovlivňují množství mouky, které lze získat při mletí, přičemž velké, kulaté a baculaté zrna dávají více mouky než malé, tenké a scvrklé zrna. Rovnoměrnost velikosti zrna může být důležitá pro určení tržní hodnoty zrna, přičemž malá tenká zrna ("síta") musí být před mletím odstraněna. Hmotnost zrna je také důležitou složkou výnosu zrna a často negativně souvisí s počtem zrn (Maphosa et al. 2014).

Na obrázku 1 je znázorněn nelámavý klas, osinatý nebo bezosinný, různě hustý. Plevami i pluchy jsou vejčité nebo podlouhle vejčité, se zřetelným kýlem (Zimolka, 2005).



Obrázek 1: Pšenice setá (*Triticum aestivum*) (“*Triticum*” 2019)

Kořenový systém je silně závislý na kvalitě půdy. Primární kořinky mají obvykle 2-4 vlastní kořinky, druhotné jsou svazčité a zakládají se většinou v ornici. Sekundární kořinky se začínají vytvářet v období odnožování. Tvorba stébla signalizuje přechod z vegetačního do generativního období. Stéblo se od báze směrem ke klasu sužuje a je duté (Zimolka 2005).

List pšenice je přisedlý a svou pochvou objímá stéblo. Na přechodu mezi pochvou a čepelí je jazýček a po obou stranách listové pochvy jsou ouška. Podle čepele a pochvy prvního listu lze morfologicky určovat odrůdy již při rozvoji prvního listu na klíčící rostlině. Barva vzházejících rostlin je zelená (Rovenská 1968).

3.2.1 Požadavky pšenice seté na půdně-klimatické podmínky

Povětrnostní podmínky jednotlivých ročníků ovlivňují výkyvy výnosů v jednotlivých letech více než půdní typ a půdní druh s výjimkou vysloveně extrémních půd. Slaběji vyvinutý kořenový systém vyžaduje půdy strukturní, hlubší, hlinité a jílovitohlinité s neutrální až slabě kyselou půdní reakcí (pH 6,2–7,0), dobře zásobené živinami. V kukuřičné a řepařské výrobní oblasti jsou výnosy ovlivňovány spíše množstvím srážek během vegetace, kdežto v ostatních výrobních oblastech se jedná o výrazný vliv teplot v rozhodujících fázích růstu a vývoje a průběhem počasí při sklizni (s ohledem na možné ztráty). Z výsledků dlouhodobých polyfaktoriálních pokusů také vyplývá, že kolísání výnosů je ovlivňováno více průběhem počasí než vlivem stanoviště, výsevu a hnojení (Křen 1998). Oproti tomu Zimolka (2005) uvádí, že je významnější vliv stanoviště méně vliv ročníku. Podle uvedeného autora ročník a stanoviště ovlivňují výši hospodářského výnosu přibližně z 25 %.

Pšenice má velmi slabě rozvinutý kořenový systém a pomalý jarní vývoj. Díky tomu špatně konkuruje plevelům, je náročnější na výživu a další agrotechnická opatření (Konvalina & Moudrý 2008).

Při porovnání s ostatními obilními druhy, reaguje pšenice na příznivé podmínky prostředí vysokým výnosem. Pro tvorbu výnosových prvků je důležitý průběh počasí v době intenzivního růstu (sloupkování), při tvorbě klasu a zrna. Chladnější počasí s častými dešťovými přeháňkami v uvedených fázích podporuje vyšší úroveň tvorby prvků produktivity klasu (Konvalina & Moudrý 2008).

Z hlediska vhodnosti půdně-klimatických podmínek pro dosahování potravinářské kvality pšenice lze podle Zimolky (2005) rozdělit území ČR do čtyř oblastí:

- Oblasti velmi teplé, převážně suché až velmi suché, s průměrnou teplotou v jarním a letním období 14–17 °C, nízkým úhrnem srážek 250–350 mm. Úhrnný sluneční svit během jarního a letní ho vegetačního období zde dosahuje vysokých hodnot (1300–1500 hodin). Zahrnuje kukuřičnou výrobní oblast a oblast řepařskou.
- Oblasti poměrně až dostatečně teplé s průměrnou jarní a letní teplotou 13–15 °C, úhrn srážek na 350–400 mm, sluneční svit činí 1300–1400 hodin. Zahrnuje obilnářskou a řepařskou oblast.
- Oblasti mírně teplé až poměrně teplé. Průměrná jarní a letní teplota je 12–14 °C, úhrn srážek na 400–500 mm. Sluneční svit v jarním a letním vegetačním období se pohybuje od 1200 do 1300 hodin. Jde o oblast, ve které se dobrá pekařská jakost dosahuje pouze výjimečně, ve zvlášť příznivých letech.
- Oblasti chladné a vlhčí, s průměrnou jarní a letní teplotou 11–13 °C a srážkovým úhrnem nad 500 mm. Úhrnný sluneční svit za jarní a letní období je krátký (do 1200 hodin).

3.2.2 Šlechtění pšenic k suchovzdornosti

Budoucí genetický pokrok ve výnosu zrna pšenice bude záviset na zvyšování nadzemní biomasy a toho musí být dosaženo bez úměrného zvyšování vstupů dusíkatých hnojiv, aby se minimalizovaly dopady na životní prostředí (Gaju et al. 2016).

Odolnost nebo také rezistenci vůči suchu je možné vnímat ze dvou odlišných pohledů. Z pohledu pěstitel je to především očekávání, že odolná odrůda bude poskytovat i za sucha vysoké výnosy (nebo jen mírně snížené ve srovnání s průměrem), a to za jakéhokoliv typu sucha, tedy bez ohledu na termín, kdy sucho nastane, půdní podmínky, hladinu podzemní vody či to, zda je sucho způsobeno vysokými ztrátami výparem při vysokých teplotách nebo nedostatkem zimní vláhy. Naproti tomu pohled šlechtitele vidí v odolnosti vůči suchu soubor velmi složitých znaků, které jsou založeny na změně metabolismu, fyziologie i morfologie rostliny a jsou do značné míry podmíněny kvantitativně, tedy více geny (Žalud et al. 2019).

Sucho je obecně definováno jako nedostatek vody. Tento termín se používá často a jeho výklad není jednoznačný (Rožnovský 2014).

Ani sama definice deskriptoru odolnost k suchu není jednoznačně definována ani obecně ani pro konkrétní prostředí (stejný genotyp se totiž hypoteticky může chovat jinak v suchých

teplých oblastech anebo ve studených vlhčích při stejném výnosu) (Genetické zdroje rostlin a změna klimatu 2015).

Při šlechtění je třeba znát vždy cílové prostředí, pro které chceme šlechtit (ve které vývojové fázi jsou rostliny vystaveny suchu a jaká je intenzita sucha a jeho načasování). Znalost prostředí vede k modelování ideotypu obilniny a vytipování klíčových znaků, které podmiňují zvýšenou suchovzdornost za daných podmínek prostředí a použitých pěstebních technologií (Kosová et al. 2017). Pro pěstitelé to pak znamená vybírat odrůdu tak, aby co nejlépe odpovídala kombinaci klimatických podmínek, půdy a hladiny podzemní vody na daném stanovišti, které pak definují typ sucha (Žalud et al. 2019).

Šlechtitelský proces začíná výběrem vhodných genotypů. Protože tolerance k environmentálním stresorům je složitě (polygenně) založený znak, musí být výběr genotypů velmi komplexní. Ne všechny ročníky umožní šlechtitelům selekci odolných rostlin a linií v polních podmínkách např. ke střídajícím se formám sucha, intenzitě a době působení sucha, půdnímu profilu; proto někteří šlechtitelé např. ve Francii záměrně vybírají materiály v silných selekčních podmínkách (např. pravidelně prosýchavé substráty) (Genetické zdroje rostlin a změna klimatu 2015).

Z těchto zkušeností vyplývá, že šlechtění odrůd musí nejprve předcházet jednoznačné stanovení podmínek a typu sucha, pro které je odrůda určena, a následně je nutno šlechtit na jeden nebo několik málo znaků odolnosti vůči suchu, které odpovídají cílovým podmínkám a typu sucha, a konečně také velmi pečlivě zvažovat přínosy a negativa daných znaků zejména pak z pohledu výnosu a kvality produkce (Žalud et al. 2019).

V současné době systém registrace nových odrůd upřednostňuje spíše fenotypovou (morfologickou) homogenitu porostů než fenotypovou plasticitu odrůd, přestože zemědělci dnes vyžadují právě plastické odrůdy (i když jich na trhu moc není). Široce adaptabilní plastické genotypy by měly být schopny rychle (reverzibilně), dostatečně a s minimálními výnosovými depresiemi reagovat na sucho a být výnosné i mezi-ročníkově (Genetické zdroje rostlin a změna klimatu 2015).

Typickým znakem odolnosti vůči suchu, na které se šlechtění zaměřilo v minulých desetiletích, bylo zvýšení efektivity využití vody, které je spojeno s rychlejším uzavíráním průduchů a sníženým výdejem vody transpirací. Byly také vyvinuty moderní metody pro vyhodnocení efektivity využití vody pomocí stanovení izotopové diskriminace uhlíku. Poměrně brzy se ovšem zjistilo, že zvýšení efektivity využití vody je velmi pevně spojeno s poklesem výnosu, a že zvýšená efektivita využití vody je schopna chránit rostlinu pouze při krátkodobém nedostatku vody (Žalud et al. 2019).

3.3 Obecný stres rostlin obecná koncepce

S postupujícím globálním oteplováním bude mít na zemědělství pravděpodobně obrovský dopad rostoucí tepelný stres. Budoucí plodiny, proto potřebují termoregulaci, aby si zachovaly globální potravinovou bezpečnost. V tomto ohledu hledají vědci zabývající se rostlinami, jak se vypořádat s dopady tepelného stresu na plodiny, které jsou reagují snižujícími výnosy (Zulfiqar et al. 2022).

Průběh a výsledek stresové reakce závisí na délce a intenzitě působení stresového faktoru, ale i na samotné rostlině, zejména na jejím genotypu, na stádiu vývoje, vitalitě a adaptačních schopnostech, jak uvádí Larcher (1988):

Poplachová fáze – narušení buněčných struktur a funkcí bezprostředně po začátku působení stresového faktoru.

Restituční fáze – mobilizace kompenzačních mechanismů (od této fáze přechází stresová reakce v případě, že intenzita stresu nepřekračuje letální úroveň).

Fáze rezistence – zvýšení odolnosti rostliny vůči působícím faktorům; většinou je spojeno se zvýšenou spotřebou energie na úkor jiných životních funkcí (např. růst či produkce potomstva).

Fáze vyčerpání – může nastoupit při dlouhodobém a intenzivním působení stresového faktoru (Larcher 2003).

3.3.1.1 Abiotický stres

Abiotické stresy, jako je sucho, zasolení, extrémní teploty, chemická toxicita a oxidační stres, představují vážnou hrozbu pro zemědělství a vedou ke zhoršení životního prostředí. Abiotický stres je hlavní příčinou ztrát na úrodě na celém světě, neboť snižuje průměrné výnosy většiny hlavních plodin o více než 50 %. Objasnění různých mechanismů reakce rostlin na stres a jejich role v získané toleranci vůči stresu má proto velký praktický a základní význam (Wang et al. 2004).

Abiotický stres je stres vyvolaný neživými faktory působením nadbytku či nedostatku fyzikálních nebo chemických elementů. Nejčastěji podle Wang et al. (2004) se jedná o tyto faktory:

- Fyzikální faktory

- nadměrné světelné záření,
- UV-záření,
- mechanické účinky větru,
- vysoká teplota, nízká teplota.

- Chemické faktory

- nedostatek H₂O,
- nedostatek O₂,
- nedostatek živin v půdě,
- výskyt toxických plynů ve vzduchu,
- snížená koncentrace iontů solí v půdě,
- přítomnost toxických kovů a organických látek v půdě.

Abiotický stres stejně jako biotický reguluje expresi rostlinných genů. Během abiotického stresu dochází u rostlin k poruchám funkce bílkovin, tedy snížení průměrného výnosu. Abiotický stres vyvolává vícenásobnou odezvu, která vyžaduje sérii fyziologických, molekulárních a biochemických událostí (Wang et al. 2004).

Na fyziologické úrovni tepelný stres negativně ovlivňuje fotosyntézu tím, že nepříznivě ovlivňuje komplex vyvíjející kyslík, fotosystém II, RuBisCo a procesy produkující energii (ATP). Narušení elektronového transportního řetězce vyvolané tepelným stresem navíc vede k nadměrné produkci reaktivních forem kyslíku v různých buněčných organelách, jako jsou mitochondrie a chloroplasty, což způsobuje vážné poškození DNA a buněčných membrán vyvoláním peroxidace lipidů a v konečném důsledku vede k buněčné smrti (Zulfiqar et al. 2022).

3.4 Vodní deficit

Obilniny, včetně pšenice, se v případě sucha ve vegetativním stádiu snaží uplatňovat strategii vyvarování se stresu, tj. zachování optimální hydratace rostlinných pletiv, k čemuž využívají různé mechanismy adaptací jak na úrovni vodního režimu jednotlivých rostlin, tak i celých porostů (Kosová et al. 2017).

Pohyb vody v kontinuu půda – rostlina – vzduch je řízen vodním potenciálem. V rostlinných buňkách je nejvýznamnější složkou vodního potenciálu osmotický potenciál. Akumulace osmoticky aktivních látek (nízkomolekulární osmolyty anebo hydrofilní proteiny) vede k tzv. osmotickému přizpůsobení, tj. ke snížení osmotického a vodního potenciálu rostlinné cytoplazmy, aby byl zachován příjem vody z okolní půdy. Akumulace osmolytů je druhově specifická, tj. různé rostlinné druhy preferují akumulaci určitého druhu osmolytu. Osmotické přizpůsobení je možné v odezvě jen na relativně malé snížení obsahu vody v půdě v sousedství kořenů, neboť při snížení obsahu vody v půdě vodní potenciál půdy exponenciálně klesá. Při větším poklesu obsahu vody v půdě je tedy pro rostliny nutný růst kořenů do větší hloubky, kde je vyšší obsah vody v půdě (Lawlor 2012).

3.4.1 Sucho

Sucho – nedostatek vody, nebo-li vodní stres, je nejvíce limitující stresor pro rostliny, snižuje aktivitu všech enzymů v rostlině a zpomaluje růst rostliny. Příčinou nedostatku vody dostupné pro rostliny jsou nejčastěji klimatické poměry a průběh počasí (Bláha et al. 2003).

Jako sucho označujeme období, které je chudé na srážky a obsah vody v půdě se sníží natolik, že to negativně ovlivňuje rostliny. Proto může být jednou z hlavních charakteristik stanoviště, které mají rozhodující vliv na rozšíření rostlinných druhů (Larcher, 1988). Vlastní příjem vody rostlinou je závislý také na obsahu živin a solí v půdě, ale i na půdní reakci. Vodní stres je často ovlivněn i zasolením (Bláha et al. 2003).

Při působení vodního stresu se snižuje především růst a fotosyntéza. Důležitou úlohou vody je udržování turgidity. Turgor u rostlin má hlavní úlohu při růstu a prodlužování buněk. A jeho další důležitá role je při otevírání průduchů a pohybu listů a květních obalů. Je známo, že při snižování turgoru dochází nejdříve k redukci prodlužování listů a teprve později k redukci fotosyntézy (Bláha et al. 2003).

Podle charakteru adaptace a strategie, jak rostliny zachovávají obsah vody ve svých tělech, můžeme rostliny rozdělit na dvě skupiny: na rostliny poikilohydrické a homoiohydrické (Larcher, 1988).

Poikilohydrické rostliny zvládají nedostatek vody velmi dobře a rostou proto převážně tam, kde se střídá období sucha a vlhka. Obsah vody uvnitř jejich buněk je přizpůsobený vzdušné vlhkosti. Tyto rostliny mají malé buňky bez vakuoly, kde by si uchovávaly vodu. Pokud nastane období sucha, buňky těchto rostlin rovnoměrně seschnou, aniž by se poškodila konzistence buněčné stěny nebo protoplazmy. S klesajícím obsahem vody dojde také k útlumu fotosyntézy a dýchání. Díky mechanismu sesychání zůstávají rostliny stále životaschopné. Když je vody opět dostatek, rostliny zcela obnoví svůj metabolismus a začnou růst. Mezi poikilohydrické organismy se řadí převážně bakterie, houby a plísňe, ale zařazují se sem i suchomilné mechy a některé cévnaté, a dokonce i krytosemenné rostliny. Také se sem řadí pylová zrna a embrya v semenech rostlin (Larcher, 1988).

U homoiohydrických rostlin má významné postavení velká vakuola. Ve vakuole si buňka shromažďuje vodu, aby v případě sucha mohla kompenzovat nedostatek vody. Buňka je tedy schopna překonat období sucha díky tomu, že do protoplazmy je dodávána voda z vakuoly. Ovšem pokud se voda z vakuoly vyčerpá, rostlina není schopna tak dobře snášet ztrátu vody a po čase dochází k jejímu poškození. Právě proto se předchůdci homoiohydrických rostlin vyskytovali převážně na zamokřených půdách. Až po vývoji kutikuly, která brání vysokému výparu, a průduchů, které regulují transpiraci, se tento typ rostlin mohl kosmopolitně rozšířit (Larcher, 1988).

V Meteorologickém slovníku (1993) lze nalézt definice různých typů sucha:

- **Meteorologické sucho**

Meteorologické sucho je signalizováno indikátory založenými na meteorologických veličinách a jeho identifikace tak předchází nástupu specifických dopadů, tj. dalších druhů sucha. Je snadno indikovatelné na základě přístrojových měření, epizody sucha v období před začátkem těchto měření jsou obvykle založeny na výskytu významných dopadů sucha, identifikovatelných v dokumentárních pramenech (například nízké výnosy plodin, nízké průtoky v řekách či vysychající vodní toky, socioekonomické problémy) nebo v proxy datech (například úzké šířky letokruhů stromů indikujících suchá období) (Brázdil & Trnka 2015).

- **Zemědělské sucho**

Zemědělské sucho, neboli agronomické sucho, se projevuje nedostatkem vody pro růst rostlin a má trvání v měřítku týdnů až 6–9 měsíců. Suchými epizodami v tomto časovém rozsahu jsou ovlivňovány i lesní porosty. Přestože se pojem zemědělské sucho objevuje v odborné literatuře poměrně často, jeho přesná definice a následná kvantifikace je poměrně problematická vzhledem k rozmanitosti přírodních podmínek v jednotlivých zemědělských oblastech (půdně-klimatické podmínky, dostupnost vodních zdrojů, terén), rozdílným reakcím či požadavkům pěstovaných plodin, způsobu hospodaření a neustálému vývoji celého sektoru. Během několika minulých generací se zásadně změnila velikost pozemků, skladba plodin, typy odrůd, technologie i půdní vlastnosti. Komplikovaná je i kvantifikace dopadů sucha, a to jak v případě samotného výskytu tohoto jevu, tak i v souběhu s dalšími nepříznivými podmínkami (Brázdil & Trnka 2015).

- **Fyziologické sucho**

Fyziologické sucho je stav porostu (rostliny), kdy je produkce biomasy snížena v důsledku dehydratace rostliny, je nižší než maximální možná za daných meteorologických, výživových a klimatických podmínek. a dalších podmínek na stanovišti (Rožnovský 2014).

Podle tohoto autora je fyziologické sucho třeba definovat jako stav hydratace rostliny (porostu), kdy je produkce biomasy nižší než maximální možná za daných meteorologických podmínek (za předpokladu konstantních výživových a agrotechnických podmínek). Vzhledem k tomu, že porost přijímá vodu z půdy, odpovídá tento stav hydratace porostu (fyziologické sucho) průměrnému obsahu vlhkosti v kořenové zóně půdy, který je nižší než tzv. kritický obsah vlhkosti v půdě, kdy se dostupnost vody z půdy pro porost začala snižovat. Toto tvrzení vychází z četných empirických informací o lineárním vztahu mezi rychlostí transpirace porostu a rychlostí fotosyntézy (produkce biomasy). Pokud je rychlost transpirace snížena pod potenciální úroveň v důsledku nedostatečného přítoku vody do porostu, snižuje se produkce biomasy.

Stomatální omezení fotosyntézy je považována za časnou reakci na sucho, zatímco fotochemické omezení se objevuje až při vyšších úrovních stresu. Dlouhodobý nebo intenzivní deficit vody nakonec snižuje stabilitu buněčných membrán, což vede k jejich nevratnému poškození (Bodner et al. 2015).

- **Hydrologické sucho**

Hydrologické sucho je charakterizováno nedostatkem vody ve vodních tocích, nádržích nebo zvodnělých vrstvách, přičemž jeho dopady, stejně jako dopady sucha podzemní vody nebo socioekonomického sucha, jsou patrné až po delším čase (Brázdil & Trnka 2015).

Hydrologické sucho bývá analyzováno také v návaznosti na příčinné meteorologické sucho. Jako účelné se jeví také rozlišovat hydrologické sucho z hlediska podmínek jeho vzniku na letní, podmíněné nedostatkem srážek, a na zimní, kde významnou roli hrají nízké teploty vzduchu a s nimi spojené zadržování vody ve formě sněhu a ledu (Brázdil & Trnka 2015).

Hydrologické sucho má typický roční chod, kdy největší sucho připadá zpravidla na měsíc září (období s nedostatkem srážek a stále ještě vysokým výparem a malou zásobou podzemních vod). V jarních měsících se naopak hydrologické sucho nevyskytuje, což je dáno zvýšeným průtokem v důsledku tání sněhu a možností navýšení průtoku pomocí zásob podzemních vod (Brázdil & Trnka 2015).

Yevjevich (1967) definuje hydrologické sucho jako období, kdy je obsah vody v tocích, nádržích, jezerech, v půdě či podzemních zvodních pod průměrem. Takové období je obvykle spíše důsledkem poklesu doplňování povrchové a podzemní vody vlivem déletrvajícího nedostatku srážek (včetně pevných) než jejich přímého deficitu. Také uvádí, že hydrologické sucho je důsledkem dlouhotrvajícího meteorologického sucha a projevuje se poklesem hladiny vody v nádržích, jezerech a vodních tocích, stejně jako hladiny podzemní vody.

3.4.2 Podmínky prostředí definující typ sucha

Prostředí, ve kterém rostlina žije, je z pohledu dostupnosti vody určováno především klimatickými podmínkami, zejména pak množstvím a rozložením srážek v průběhu roku a teplotami, které určují ztráty vody evapotranspirací (výpar z půdy a rostlin), dále půdními podmínkami, zejména pak půdním druhem a obsahem organické hmoty a konečně pak také hladinou podzemní vody. Pokud dokážeme co nejlépe popsat prostředí pro rostliny z pohledu dostupnosti vody definované těmito třemi klíčovými faktory, je možné vybrat také nejvhodnější typ odolnosti, který je schopen překonávat specifický typ sucha a minimalizovat tak vliv na výnos a kvalitativní parametry. Sucho velmi zjednodušeně vzniká, pokud výdej vody systémem v podobě evapotranspirace přesáhne množství vody, které je do systému dodáváno ve formě srážek nebo je uchováno v systému v půdě či zásobách podzemní vody (Žalud et al. 2019).

3.5 Vliv vodního deficitu na fyziologické parametry rostlin

Fyziologické účinky nedostatku vody jsou většinou krátkodobé, zatímco morfologické změny představují adaptaci v delším, ontologickém časovém měřítku (Maseda & Fernandez 2006). Vodní deficit ovlivňuje růst a fyziologii pšenice všemi svými aspekty, jako jsou fotosyntéza, transpirace, vodní vztahy, akumulace sacharidů a tvorba a distribuce asimilátů. Pokles relativní vlhkosti vzduchu může vést k nižší fotosyntetické aktivitě a snížení transpirace, což má za následek snížení růstu rostlin a snižující se výnos. Dále bylo zjištěno, že vodní deficit může ovlivnit růst kořenů a vést k menší schopnosti rostliny přijímat vodu a živiny z půdy (Farooq et al. 2009).

3.5.1 Buňka

Jak již bylo řečeno nejcitlivěji reaguje na nedostatek vody prodlužovací růst buněk. Růst začíná zvětšováním objemu buňky absorpcí vody do vakuol a zvětšováním plochy povrchu buněčné stěny (Bláha et al. 2003). Rostlinné buňky ztrácejí vodu výparem z buněčné stěny, do stěny je voda dodávána z protoplazmy buňky a z xylému rostliny, kde je její úbytek nahrazován z vakuoly. Buňky začínají pomalu ztrácet objem, buněčná stěna se na některých místech může přehýbat. S poklesem turgoru klesá i vodní potenciál, což způsobuje narušení rovnováhy mezi příjmem a výdejem vody ve prospěch příjmu vody buňkou (Larcher 1988).

Nedostatkem vody je také dlouhivý růst inhibován ve fázi, kdy na primární buněčné stěně probíhá proces ukládání nových stavebních látek mezi staré, tzv. plošný růst buněčných stěn. K měřitelnému zpomalení růstu dochází již při velmi malých ztrátách vody, kdy turgor klesne jen o 0,1 až 0,2 MPa. Úplné zastavení růstu nastává při poklesu turgoru na -0,3 až -0,4 MPa. K zastavení růstu tedy dojde dříve než ke zjevnému vadnutí listu či k ovlivnění hlavních metabolických procesů, včetně fotosyntézy. Proto se v rostlinách hromadí nevyužité asimiláty (Bláha et al. 2003).

Při poklesu vodního potenciálu buněk zhruba na hodnotu -0,2 až -0,8 MPa dochází k rychlým změnám aktivity enzymů, snižuje se aktivita enzymů nitrátreduktázy, naopak stoupá činnost alfaamylázy, ribonukleázy, hydrolázy. Snižuje se syntéza proteinů a cytokininů a zpomaluje se buněčné dělení (Bláha et al. 2003).

Následně při větším poklesu vodního potenciálu k hodnotám okolo 1,0 MPa dochází u mnoha druhů k tvorbě aminokyseliny prolinu, cukrů, alkoholů a dalších sloučenin. Při pokračujícím nedostatku vody se začínají projevat další metabolické změny, a to především u fotosyntézy a transportních pochodů v buňce (Bláha et al. 2003).

Nedostatek vody u vyšších rostlin ovlivňuje v první řadě průduchy. Snížením turgorového tlaku dochází k úměrnému snížení expanzivního růstu buněk v závislosti na současných změnách roztažnosti buněčných stěn. Nástup a rozsah uzavírání průduchů a omezení rychlosti asimilace CO₂ průduchů při stresu závisí na stupni bezpečnosti jednotlivých druhů (Bodner et al. 2015).

Jakmile jsou sesycháním poškozeny biomembrány uvnitř buňky, dojde mimo jiné ke zhroucení osmotického systému, buňka již není schopna vodu získat a umírá (Larcher 1988). Pro přežití buňky ve stresu je zvláště důležité udržování proteinů ve funkční kondici a prevence shlukování nativních proteinů.

3.5.2 Pletiva

Vodní deficit může mít značný vliv na pletiva rostlin, zejména u rostlin pšenice, které jsou velmi citlivé na nedostatek vody. Podle studie Pereira et al. (2018) může nedostatek vody ovlivnit celkovou strukturu a složení buněčných stěn, metabolismus a transport vody a živin, fotosyntézu a produkci biomasy. Konkrétně bylo zjištěno, že vodní deficit může způsobit snížení obsahu chlorofylu, zvýšení koncentrace proteolýzy a akumulaci solí v rostlinách pšenice. Tyto změny mohou ovlivnit vývoj rostlin a vést ke snížení výnosů a kvality sklizně.

3.5.3 Kořeny

Průtok transpirací je určen poklesem vodního potenciálu mezi prokořeněnou půdou a vzduchem a také řadou biologických ventilů s proměnlivou vodivostí/odporem. Tyto odpory vedou k hlavním vlastnostem rostliny podílejícím se na její adaptaci na nedostatek vody (Bodner et al. 2015). Vodní deficit může vést k redukci růstu kořenů pšenice a k jejich zkrácení. V extrémních případech může dojít k úplnému zastavení růstu kořenů (Comas et al. 2013).

Vysychání půdy vyvolává zvýšenou alokaci asimilátů do kořenů a modifikované zabudovávání uhlíku uvnitř kořenového systému, aby se zvětšila absorpční plocha (poměr kořen/výhonek, specifická délka kořenů, hustota kořenového pletiva), a způsobuje přímý růst směrem k vlhkým vrstvám (hydrotropismus), přičemž udržuje prodlužování kořenů osmotickou regulací. Kořenové vlášení a mykorhiza přispívají k dalšímu zvětšení absorpční plochy a také pronikají jemnými póry nepřístupnými pro kořenové osy. Kromě toho akumulace organických sloučenin, tj. slizu, kolem kořenů mění vláhové vlastnosti rhizosféry, čímž se zvyšuje dostupnost vody. Vodní odpor mezi povrchem kořenů a rhizosférickou půdou je velmi dynamický a zahrnuje proměnlivé hydrologické chování suchého a mokrého slizu, jakož i smršťování kořenů a tvorbu vzduchových mezer, které funkčně souvisejí se zamezením ztrát vody z kořenů, které na rozdíl od listů nemají ochrannou kutikulu do suché půdy (Bodner et al. 2015).

3.5.4 Metabolismus ovlivněný suchem

Voda hraje klíčovou úlohu v různých aspektech života. Deficit vody, tedy sucho, představuje významný problém v různých oblastech, čemuž odpovídají i různé definice pojmu sucho (Kosová et al. 2017).

Výdej vody rostlinou zahrnuje jednak transpiraci kutikulární, jednak transpiraci regulovanou otevřeností průduchů. Rostliny s C3 typem fotosyntézy jsou při fotosyntetické asimilaci závislé na otevřenosti průduchů a v době sucha tak musejí řešit dilema (trade-off) mezi otevřeností průduchů a příjmem CO₂ pro fotosyntézu. S tím souvisí i parametr účinnosti využití vody (water use efficiency, WUE), jehož nepřímým ukazatelem je u C3 rostlin parametr $\Delta^{13}C$, který vykazuje negativní korelaci s WUE (Farquhar & Richards 1984).

Glycin betain a prolin jsou dva hlavní organické osmolity, které se hromadí v různých druzích rostlin v reakci na environmentální stresy, jako je sucho, zasolení, extrémní teploty, UV záření a těžké kovy. Ačkoli jejich skutečná role v osmotoleranci rostlin zůstává sporná, předpokládá se, že obě sloučeniny mají pozitivní účinky na integritu enzymů a membrán spolu s adaptivní rolí při zprostředkování osmotické úpravy u rostlin pěstovaných ve stresových podmínkách (Ashraf & Foolad 2007).

V případě terminálního sucha je možnou strategií ranost (escape) nebo naopak tzv. stay-green fenotyp (avoidance) umožňující aktivní fotosyntetickou asimilaci důležitou pro nalévání zrna a tvorbu konečného výnosu i během sucha (Kosová et al. 2017).

- Dehydriny

Dehydriny jsou imunologicky odlišnou skupinou proteinů, známou také jako rodina Lea DII, které se typicky hromadí v rostlinách během pozdních stadií embryogeneze nebo v reakci na nízkou teplotu, aplikaci ABA nebo jakýkoli vliv prostředí, který má dehydratační složku, jako je sucho, zasolení nebo mimobuněčné zmrznutí (Close 1997).

Dehydrinové proteiny (DHN) se často spojují s tolerancí k dehydrataci a s tolerancí k nízkým teplotám. Několik studií je považuje za významné pro membránové interakce a pro stabilitu proteinů. Dehydrinové geny vytvářejí shluky (klastry) na chromozómech (Holková et al. 2010).

Výsledky imunolokalizace a buněčných frakcionačních studií prokázaly, že dehydriny lze nalézt v cytoplazmě a jádře různých typů buněk, ačkoli jejich přítomnost v jádře není univerzální. Lokalizace v jádře zahrnují euchromatin, heterochromatin, nukleoly a nukleoplazmu a cytoplasto-skelet (Close 1997).

Několik transgenních studií odhalilo, že exprese dehydrinových genů má pozitivní vliv na toleranci rostlin vůči stresu, včetně chladu, sucha a zasolení (Khan et al. 2019).

- Glycine betain

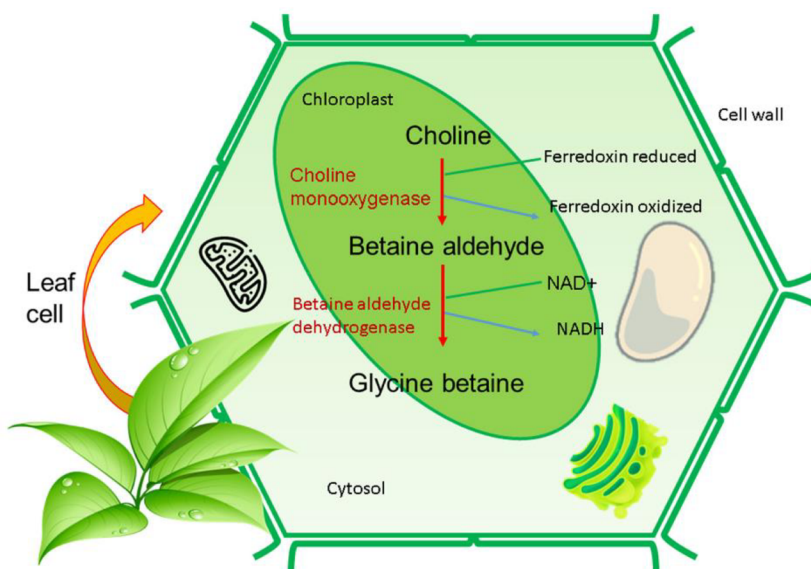
Glycin betain je metylovaný derivát glycinu a důležitý osmoprotektivum u bakterií, živočichů a rostlin. Akumulace glycin betainu byla zaznamenána u rostlin, které jsou vystaveny environmentálním stresům, jako je sůl, sucho a extrémní teploty. Lze jej syntetizovat v transgenních rostlinách pomocí genů z rostlin, které kódují některý z enzymů:

cholin monoxygenázu, betinaldehyddehydrogenázu nebo alternativně betinaldehyddehydrogenázu nebo cholinoxidázu z bakterií (Khan et al. 2019).

Sorwong a Sakhonwasee (2015) uvedli, že aplikace exogenního glycine betainu zmírnila tepelným stresem vyvolané snížení vlastností listové výměny plynů.

Cílené akumulace glycine betainu v chloroplastech bylo dosaženo inženýrstvím genu cholinmonoxygenázy exprimovaného v plastidech, což vedlo k vyšší aktivitě fotosystému II (PSII). Tak lze ochranu PSII vést ke zlepšení odolnosti plodin vůči suchu a soli (Khan et al. 2019).

Biosyntéza glycine betainu zejména u vyšších rostlin viz. obrázek 2, je dvoustupňová cesta začínající cholinem, která je katalyzována ferredoxin-dependentním proteinem Rieskeho typu, konkrétně cholinmonoxygenázou (CMO), a rozpustným NAD⁺-dependentním enzymem. Betain aldehyd je oxidován NAD⁺-dependentní betinaldehyddehydrogenázou (BADH) za vzniku glycine betainu. BADH i CMO se obecně vyskytují ve stromatu chloroplastů (Zulfiqar et al. 2022).



Obrázek 2: Biosyntéza glycine betainu (Zulfiqar et al. 2022)

- Polyoly (cukry)

Nejjednodušším polyolem je glycerol se třemi uhlíky v řetězci. Cukerné alkoholy se vyskytují v mnoha organismech, v prokaryotech i eukaryotech. V cévnatých rostlinách se vyskytuje 17 cukerných alkoholů, z toho v krytosemenných jich bylo nalezeno 13. U krytosemenných rostlin se nejčastěji vyskytují šestiuhlíkaté alditoly – sorbitol, manitol a galaktitol (Noiraud et al. 2001).

Celkový metabolismus uhlíku a hladiny specifických cukrů jsou silně ovlivněny suchem a dalšími abiotickými stresy. Polyoly, jako jsou glycerol, mannitol, D-ononitol, sorbitol a trehalóza, jsou osmoprotektivy u řas a některých halofytních rostlin. Nadměrná exprese mannitol-1-fosfát dehydrogenázy (mt1D), genu pro biosyntézu mannitolu v transgenním tabáku

Arabidopsis sp., vedla k produkci mannitolu a toleranci vůči zasolení (Khan et al. 2019). Bylo zjištěno, že u pšenice ektopická exprese genu *mtlD* zlepšuje toleranci k vodnímu stresu a zasolení (Abebe et al. 2003).

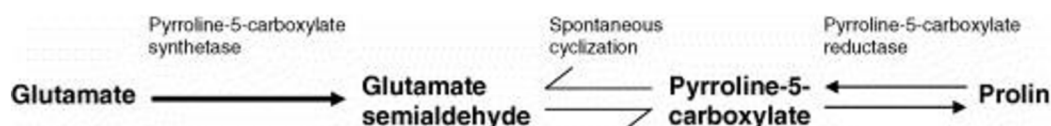
- Stres a heat shock proteiny (HSP)

Rostliny se přirozeně přizpůsobily různým obranným mechanismům, aby čelily náročným podmínkám prostředí, jako je tepelný stres. Tyto obranné mechanismy zahrnují antioxidační mechanismus, akumulaci osmotitů, udržování integrity membrán a zvýšenou biosyntézu proteinů tepelného šoku (HSP) prostřednictvím regulace exprese s nimi spojených genů. Tyto obranné mechanismy se podílejí na buněčné obraně proti tepelnému stresu. Akumulace osmolytů hraje významnou roli při zprostředkování tolerance vůči stresu u rostlin (Zulfiqar et al. 2022).

Heat-shock proteiny syntetizovány během stresových podmínek jsou hlavními proteiny, které jsou zapojeny do procesů, které udržují buňku v její přirozené funkci a pomáhají jí přežít stresové podmínky, kterým je celá rostlina vystavena. Jsou také zodpovědné za skládání, sestavování, translokaci a degradaci proteinů v mnoha normálních buněčných procesech, stabilizují proteiny a membrány a mohou pomáhat při opětovném skládání proteinů za stresových podmínek. Mohou hrát klíčovou roli při ochraně rostlin před stresem tím, že obnovují normální konformaci proteinů, a tím i buněčnou homeostázu (Wang et al. 2004).

- Prolin

U rostlin se předpokládá, že akumulace prolinu přispívá k toleranci vůči stresu tím, že působí jako osmoprotektant, molekulární chaperon a antioxidant (Khan et al. 2019). Svým širokým výskytem ve vyšších rostlinách se obvykle hromadí ve velkém množství v reakci na strese prostředí. Kromě své role osmolytu pro osmotickou úpravu přispívá prolin ke stabilizaci subcelulárních struktur (např. membrán a proteinů), vychytávání volných radikálů a pufrování buněčného redoxního potenciálu za stresových podmínek. Může také fungovat jako hydrotropní látka kompatibilní s bílkoviny, zmírňovat cytoplazmatickou acidózu a udržovat odpovídající poměr $\text{NADP}^+/\text{NADPH}$ kompatibilní s metabolismem. Rovněž rychlé odbourání prolinu po uvolnění stresu může poskytnout dostatečné množství redukčních činidel, která podporují mitochondriální oxidativní fosforylaci a tvorbu ATP pro zotavení ze stresu a opravu poškození způsobených stresem (Ashraf & Foolad 2007).



Obrázek 3: Biosyntéza prolinu (Ashraf & Foolad 2007)

U rostlin je prekurzorem biosyntézy prolinu kyselina l-glutamová viz Obrázek 3. Hlavní roli v biosyntetické dráze prolinu hrají dva enzymy, pyrralin-5-karboxylát syntetáza (P5CS) a pyrralin-5-karboxylát reductáza (P5CR) (Delauney & Verma 1993).

Zvýšení prolinu při tepelném stresu však není všudypřítomné, protože zvýšení při tepelném stresu se liší v závislosti na různých podmínkách. Tato rozdílná akumulace prolinu je způsobena změnou exprese genů syntetizujících prolin. Manipulace s prolinem je tedy jedním z možných mechanismů tolerance k teplu (Khan et al. 2019).

Prolin pomáhá při osmotické úpravě, zvyšuje koncentraci buněčné protoplazmy pro udržení normální funkce membrán při tepelném stresu a zvyšuje adaptabilitu rostlin. Jeho schopnost působit jako osmoprotektant pomáhá stabilizovat antioxidantní systém, a tím i škodlivý účinek reaktivní formy kyslíku (Khan et al. 2019).

- **Osmotin**

Protein osmotin patří do rodiny PR-5 proteinů souvisejících s patogenezí (PR), které jsou produkovány v reakci na choroby způsobené různými biotickými a abiotickými stresy. Osmotin využívá signální transdukční dráhu k inhibici aktivity obranných bariér buněčné stěny a zvyšuje vlastní cytotoxickou účinnost. V reakci na cytotoxické účinky však tato dráha stimuluje mitogenem aktivovanou proteinkinázovou kaskádu (MAPK), která spouští změny v buněčné stěně a umožňuje vstup osmotinu do plazmatické membrány. Tento mechanismus zahrnuje vazbu na buněčnou stěnu a narušení membrány, ačkoli úplný mechanismus aktivity osmotinu nebyl dosud zcela objasněn. Osmotin má kyselinovou část, která je zodpovědná za komunikaci s jeho receptorem v plazmatické membráně hub. Osmotin se také podílí na iniciaci apoptózy a programované buněčné smrti, zatímco jeho nadměrná exprese způsobuje hromadění prolinu v transgenních rostlinách (Hakim et al. 2018).

Osmotin je hojný multifunkční kationtový protein, který se přizpůsobil prostředí s nízkým osmotickým potenciálem (Abdín et al. 2011). Osmotin je protein bohatý na cystein, který hraje hlavní roli v ochraně rostlinných plazmatických membrán při nízkém vodním potenciálu rostlin (Viktorova et al. 2012).

3.6 Fluorescence chlorofylů

Fluorescenční analýza chlorofylu se stala jednou z nejvýkonnějších a nejpoužívanějších technik, které mají rostlinní fyziologové a ekofyziologové k dispozici. Zdá se, že žádné zkoumání fotosyntetické výkonnosti rostlin v polních podmínkách není kompletní bez některých fluorescenčních údajů. Tento trend byl do značné míry podpořen zavedením řady uživatelsky velmi přívětivých (a přenosných) fluorometrů chlorofylu. Navzdory jednoduchosti měření však základní teorie a interpretace údajů zůstává složitá a místy kontroverzní (Maxwell & Johnson 2000).

Princip, na kterém je založena analýza fluorescence chlorofylu, je poměrně jednoduchý. Světelná energie absorbovaná molekulami chlorofylu může pohánět fotosyntézu (fotochemie); být znovu vyzářena jako teplo; nebo být znovu vyzářena jako světlo (fluorescence) (Murchie & Lawson 2013). Tyto tři procesy spolu soutěží, takže zvýšení účinnosti jednoho z nich vede ke snížení výtěžnosti ostatních dvou (Maxwell & Johnson 2000).

Při přenosu fotosyntetického materiálu ze tmy na světlo dochází ke zvýšení výtěžku chlorofylové fluorescence v časovém úseku přibližně 1 s. Tento nárůst byl následně vysvětlen

jako důsledek redukce akceptorů elektronů ve fotosyntetické dráze za PSII, zejména plastochinonu a zejména primárního chinonového akceptoru fotosystému II. Jakmile PSII absorbuje světlo a primární akceptor fotosystému II přijme elektron, není schopen přijmout další, dokud nepředá první elektron následnému přenašeči elektronů (Maxwell & Johnson 2000).

Vzhledem k tomu, že fluorescence chlorofylu je měřítkem opětovného vyzařování světla (v červeném vlnovém pásmu) z PSII, znamená to přirozeně, že jakékoli okolní světlo může měření fluorescence rušit, a proto se mnoho prvních systémů muselo používat ve tmě a/nebo v prostředí s vysoce kontrolovaným osvětlením (Murchie & Lawson 2013). Byla vyvinuta metoda "zdvojení světla", která umožňuje přechodně snížit příspěvek fotochemického zhášení na nulu. Při této metodě se použije krátký záblesk světla o vysoké intenzitě. Výsledkem je přechodné uzavření všech reakčních center PSII. Pokud je záblesk dostatečně krátký, nedochází k žádnému (nebo jen zanedbatelnému) zvýšení nefotochemického zhášení a není vyvolána žádná dlouhodobá změna účinnosti fotosyntézy. Během záblesku dosáhne výtěžek fluorescence hodnoty, která odpovídá hodnotě, jíž by bylo dosaženo při absenci fotochemického zhášení, maximální fluorescence, F_m . Srovnání této hodnoty s výtěžkem fluorescence v nepřítomnosti aktinického (fotosyntetického) světla (F_o) poskytuje informace o účinnosti fotochemického zhášení a tím i o výkonnosti PSII (Maxwell & Johnson 2000).

4 Metodika

Vliv změny morfotypu a zabarvení obilek a rostlin na primární metabolismus rostlin pšenice bude zkoumán v téměř izogenních liniích pšenice seté, které budou pěstovány ve skleníkových podmínkách. Pro účely experimentu budou použity odrůdy pšenice ozimé získané od společnosti Agrotest fyto, s. r. o. Kroměříž.

4.1 Charakteristika rostlinného materiálu

Jako experimentální rostlinný materiál bylo použito 5 genotypů ozimé formy pšenice seté z různých fází novošlechtění. Rodičovské genotypy nejsou známy. Testovaný soubor byl pro srovnání doplněn i o odrůdu ozimé pšenice Bohemia (Viz tabulka 1). Všechny zmíněné vzorky poskytla společnost Agrotest fyto, s. r. o., Kroměříž.

Tabulka 1: Analyzované vzorky ozimé pšenice seté

	Název:	Charakteristický znak:	Původ:
1.	Bohemia	kontrolní odrůda	(540i/U6192)/(540i/Kontrast)
2.	V2-29-17	mnohořadý klas	neznámý
3.	V3-94-18	mnohořadý klas	neznámý
4.	V1-284-17	dlouhá pleva	neznámý
5.	V2-253-17	tři pestíky, purpurový	neznámý
6.	V2-37-18	osinaté, mnohořadý klas	neznámý

- Charakteristika odrůdy Bohemia

Dle Selgenu a.s. (2022) se jedná se o poloranou odrůdu pšenice ozimé, která byla vyšlechtěna v Ústavu rostlinné výroby v Praze v roce 1983. Byla vyšlechtěna křížením odrůd Avalon, Hanka a Capo. Bohemia je charakterizována jako středně pozdní odrůda s vysokým výnosem, vynikající odolností vůči mrazu a náchylností ke klasové fuzarióze. Její stéblo je středně vysoké a dobře odolává poléhání. Bohemia má také vysokou odnožovací schopnost, to znamená, že tvoří dostatečný počet odnoží, což se projevuje vysokým počtem klasů na jednotku plochy. Její obilky jsou velké až středně velké, s velmi dobrými vlastnostmi kvality, zvláště pokud jde o obsah bílkovin. Bohemia má také dobré agronomické vlastnosti, jako je ranost, vysoká odolnost proti mrazu a tolerantnost k pozdnímu výsevu. Odolnost vůči chorobám je dobrá až vysoká, což zahrnuje odolnost vůči padlí travnímu listu a klasu, braničnatce a rzi pšeničné.

V současné době je Bohemia stále velmi populární a široce pěstována v České republice, zejména díky své vysoké úrodnosti, kvalitě zrna a dobrým agronomickým vlastnostem. Jejím udržovatelem a současným distributorem na českém trhu je šlechtitelská firma Selgen a.s.

4.1.1 Charakteristika znaků morfortypu

- Znak „mnohořadý klas“

Tvorba nadpočetných klásků se u pšenice seté (*Triticum aestivum* L.) vyskytuje vzácně. Častější je u tetraploidních druhů. Větvnatost pšenice seté je uváděna jako spontánní mutace nalezená u kříženců mezi tetraploidní a hexaploidní pšenicí s normálním klasem.

Jedná se o linie pšenice seté, u kterých z jednotlivých nodů klasového větene vyrůstá větší počet klásků přisedle v horizontální a současně i vertikální pozici, přičemž klásky vyrůstají buď přímo z klasového větene, případně na krátkých druhotných větenech klasu. Jedná se tedy o morfortypy, které spadají do skupiny Supernumerary Spikelets – SS (nadpočetné klásky), které ale vzhledem k potlačenému projevu větvení byly nazvány mnohořadý klas (Martinek et al. 2022).



Obrázek 4: Rozdíly v morfortypech klasu u pšenice seté (Martinek et al. 2022)

- Znak „dlouhá pleva“

Dlouhá pleva zřejmě představuje evoluční výhodu spočívající v dosažení větších obilek snadněji šířitelných větrem do prostoru. V roce 2018 dosáhla jedna linie V2-63-18 s dlouhou plevou 108 % ve srovnání s nejvýnosnější kontrolou Rebell. Problémem linií s dlouhou plevou je zatím jejich snížená odolnost ke rzi plevové. Ve starších pokusech tyto linie dosahovaly srovnatelné nebo lepší výnosové úrovně oproti běžným odrůdám v intenzivních podmínkách pěstování. To vede 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 (Martinek 2018).

- Znak „osinatost“

Osinatost klasu přímo souvisí s plochou asimilačního aparátu. Tento znak může také sloužit ke zlepšení suchovzdornosti pšenic (Konvalina et al. 2012). Osina hraje také dominantní

roli jako důležitý transpirační orgán klasu. Disponuje velkou plochou, někdy se může rovnat povrchu listové čepele praporcového listu. Může dobře fungovat v době metání, zatímco některé listy jsou již zesláblé nebo silně zastíněné. Cesta pro pohyb asimilace z osin k zrnům je minimální, což z osin činí ideální místo pro zachycení světla a příjem CO₂ (Li et al. 2014).

Rychlost fotosyntézy klesá mnohem dříve v praporcových listech než v osinách, obzvláště jsou patrné vysoké hodnoty v pozdních fázích zrání zrna (Li et al. 2014).

- Znak „tři pestíky“

Ozimé pšenice s výskytem tří pestíků v kvítku (u některých rostlin se vyskytují purpurově zabarvené trojice obilek v kvítcích) jsou používány pro výzkumné účely. U tří pestíkové pšenice tlačí vyvíjející se tři pestíky v kvítku na obaly kvítku a tím otevírají kvítky, v nichž dochází k obnažení pohlavních orgánů (pestíky, tyčinky). Samičí pohlavní orgány pak mohou být opyleny pylem okolních rostlin. Znamená to, že přítomnost dominantní mutace pro tři pestíky v kvítku (gen *Pis1*) vyvolá částečnou cizosprašnost. Tohoto efektu je použito pro předkládanou metodu hybridizace (Martínek 2018).



Obrázek 5: Ozimé pšenice s výskytem tří pestíků v kvítku (Martínek 2018)

4.2 Založení pokusu

V rámci nádobového pokusu byly pěstovány rostliny ozimé pšenice v nádobách o velikosti 11 x 11 cm. Pro substrát byla použita směs zahradního substrátu s vysokým obsahem organických látek a křemičitého písku v poměru 2:1. Zahradní substrát byl jemný (s maximálně 10 % částic nad 10 mm), udržoval prostředí vzdušné, nezasolený, s pH vodného roztoku v rozmezí 5,5 - 6,5 a neobsahoval žádné plevele či škůdce. Dále obsahoval 55 % spalitelných látek ve vysušeném vzorku a maximálně 5 % částic nad 25 mm (“Agro cs: Zahradnické substráty” 2022).

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

provedeno celkem 7 měření, ve vývojových fázích: 22 DC; 23 DC; 25 DC; 26 DC; 29 DC; 32 DC a 35 DC.

4.3 Metody měření fyziologických charakteristik

4.3.1 Měření primárního metabolismu

Měření rychlosti výměny plynů (fotosyntéza, transpirace) a dalších fyziologických charakteristik, s tímto souvisejících (stomatální vodivost, obsah CO₂ v mezofylových buňkách) se uskutečňovala na základě gazometrických metod, otevřeného systému, k měření sloužil infračervený analyzátor plynů LCpro+ SD (ADC Bio Scientific Ltd., UK). Uvedená měření se uskutečňovala na intaktních listech rostlin.

Lcpro SD je mobilní gazometrický přístroj, který slouží pro měření různých fyziologických parametrů rostlin. Tento přístroj je schopen měřit rychlost fotosyntézy, rychlost transpirace, substomatální CO₂ vodivost a stomatální vodivost.

Měřicí hlavice přístroje je schopna regulovat teplotu kolem 14 °C od teploty okolí. Lcpro SD využívá nerozptýlené infračervené záření pro měření oxidu uhličitého, který absorbuje infračervené oblasti poměrně ke koncentraci plynu. Uvedené fyziologické charakteristiky byly měřeny při teplotě vzduchu 25 °C s hustotou ozáření 650 mol.m⁻².s⁻¹.

4.3.2 Fluorescence chlorofylů

Fluorescence chlorofylu je další metodou studia fotosyntézy, která byly v laboratoři využívána. Fluorescence chlorofylů byla měřena pomocí přístroje OS1-FL FL (Opti-Sciences Inc., Hudson, USA). Měření přístrojem se odehrávalo v zatemnělé místnosti.

Hned po nažhavení byl změřen parametr minimální (F₀) a maximální fluorescence (F_m) a obslužným softwarem dopočítán parametr F_v/F_m, kde

$$F_v = F_m - F_0$$

Tento parametr je označován jako maximální kvantový výtěžek fotochemie fotosystému II pletiva adaptovaného na tmu (Maxwell & Johnson 2000).

Během tohoto experimentu byl sledován poměr F_v/F_m, což byl výnos fluorescence. Poměr F_v/F_m poskytuje informace o schopnosti fotosystému II absorbujícího světlo a přeměňujícího ho na energii pro fotosyntézu. Podmínkou byla přibližně pokojová teplota, díky které můžeme předpokládat, že většina fluorescence pochází z PSII (v nízkých teplotách má na fluorescenci totiž větší podíl PSII).

4.3.3 Efektivita využití vody (WUE)

Efektivita využití vody (WUE) hovoří o tvorbě jednotky sušiny z jednoho kilogramu vody rostlinou. Hodnota WUE značně závisí na klimatu, vláhových podmínkách prostředí ve vztahu k transpiračním nárokům a na intenzitě fotosyntézy jednotlivých rostlin a porostů plodin. Proto je potřebné rovněž specifikovat vláhové podmínky stanoviště (Brant 2020).

Při fotosyntéze se vstup oxidu uhličitého (CO₂) do rostlinného listu děje prostřednictvím průduchů, stejně jako výdej vodní páry z těla rostliny. Avšak množství vody, které opouští tělo rostliny přes průduchy, je mnohem větší než množství CO₂, které je přijímáno. Rostlina musí proto udržovat optimální poměr mezi výdejem vody a příjmem CO₂, aby minimalizovala ztrátu vody a zároveň maximalizovala fotosyntetickou produkci. Toho lze dosáhnout například regulací velikosti otvorů průduchů nebo přesměrováním fotosyntetické aktivity do období s větší dostupností CO₂. (Shao et al. 2008).

Efektivita využití vody se skutečně vypočítává jako poměr mezi množstvím vody využitým rostlinou při fotosyntéze a množstvím vody, kterou rostlina ztrácí transpirací. Jedná se tedy o poměr mezi rychlostí fotosyntézy a transpirace.

Okamžitou výměnu plynů na fotosyntetickém základě lze definovat jako okamžitou WUE, která je definována jako mol absorbovaného CO₂ na mol H₂O ztracený transpirací (Wang et al. 2013).

Larcher (2003) popisuje efektivitu využití vody jako poměr mezi spotřebou CO₂ a výdejem vody v ekosystému. Hodnotu WUE vypočteme dle matematického vzorce:

$$WUE = \frac{A}{E} (10^{-3}) \text{ kde}$$

A je intenzita fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

E je intenzita transpirace ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

4.3.4 Stanovení obsahu pigmentů

Ke stanovení obsahu pigmentů v listech byla použita metoda podle Porra a kol. (1989). Z každé rostliny a z variant se odebralo cca 5 listů, ze kterých byl pomocí korkovrtu vyseknut terčík o ploše 1 cm². Terčíky byly vloženy do 1 ml dimethylformamidu (DMF). Během 24 hodin se pigmenty extrahovaly v chladu, temnu za promíchávání. Druhý den byl roztok pigmentů spektrofotometricky vyhodnocen pomocí přístroje UV-Vis Evolution 2000 (ThermoScientific). Jako slepý vzorek se použil čistý dimethylformamid. Měření absorbancí probíhalo při vlnových délkách 480; 648,8; 663,8 a 710 nm. Pro výpočet obsahu pigmentů byly použity následující rovnice:

$$\text{Chl}_a = 12,0 \cdot (A_{663,8} - A_{710}) - 3,11 \cdot (A_{646,8} - A_{710})$$

$$\text{Chl}_b = 20,78 \cdot (A_{646,8} - A_{710}) - 4,88 \cdot (A_{663,8} - A_{710})$$

Rovnice pro výpočet celkového chlorofylu:

$$\text{Chl}_{a+b} = 7,12 \cdot (A_{663,8} - A_{710}) + 17,67 \cdot (A_{646,8} - A_{710})$$

Rovnice pro výpočet karotenoidů:

$$\text{Car}_{x+c} = (1000 A_{480} - 1,12 \text{Chl}_a - 34,07 \text{Chl}_b) / 245.$$

4.4 Použité metody zpracování výsledků

Naměřené hodnoty byly zaneseny do tabulek a grafů a byly rozděleny podle variant, konkrétních dat měření a měřených charakteristik. Následně byly charakteristiky zpracovány pomocí programu MS Excel.

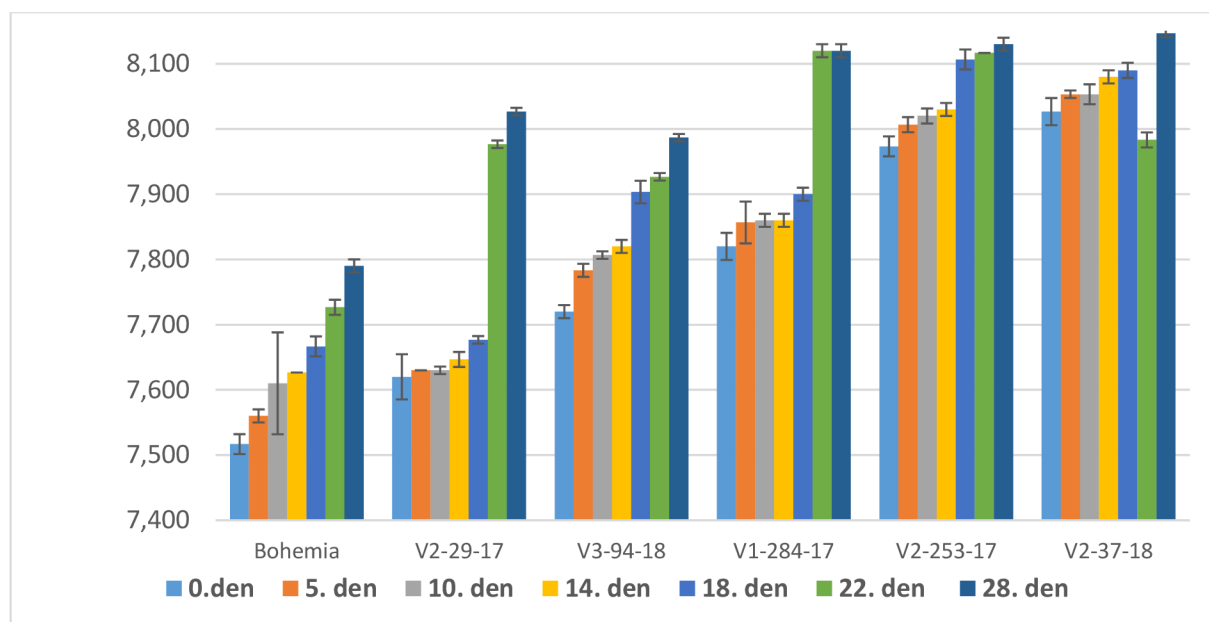
Pro vyhodnocení statistických ukazatelů byl využit program STATISTICA 12 (analýza rozptylu dvojného třídění – ANOVA s interakcemi). Hladina významnosti byla stanovena na 0,05. Z naměřených dat byly vypočteny u každé varianty a fyziologického parametru následující hodnoty: aritmetický průměr a směrodatná odchylka.

5 Výsledky

Pokusným materiálem bylo šest odrůd pšenice seté. Kontrolní odrůdou byla určena komerčně nabízená odrůda ozimé pšenice Bohemia. Ostatní pokusný materiál byl získán z různých fází novošlechtění. U jednotlivých odrůd byly sledovány vybrané fyziologické ukazatele: intenzita fotosyntézy, intenzita transpirace, stomatální vodivost, efektivita využití vody fluorescence chlorofylů a obsahu pigmentů.

5.1 Intenzita fotosyntézy

V grafu 1 je znázorněna nejvyšší a nejnižší dosažená rychlosti fotosyntézy. Nejvyšší rychlosti fotosyntézy byla dosažena u novošlechtění V2-37-18 28.den pokusu ($8,146 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Naopak nejnižší hodnota fotosyntézy byla zjištěna na počátku pokusu u kontrolní odrůdy Bohemia - $7,516 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší naměřenou hodnotou v rámci všech variant byl $0,63 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.



Graf 1: Změny intenzity fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) v průběhu ontogenetického vývoje sledovaných genotypů pšenice seté

Nejvyšších hodnot dosahovalo novošlechtění s osinatým, mnohořadým klasem V2-37-18, kdy interval naměřených hodnot fotosyntézy je v rozpětí od $8,26 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (22.den) do $8,147 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (28. den). Ve 22. dnu měření byl zaznamenán průkazný pokles hodnot rychlosti transpirace u odrůdy Bohemia ($7,98 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) v porovnání s ostatními genotypy. Na straně druhé statisticky průkazně nejvyšší rychlost fotosyntézy dosahovalo v tomto období novošlechtění V1-284-17 ($8,120 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Podobně vysokých hodnot intenzity fotosyntézy nabývala odrůda s třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna v klasu V2-253-17. Toto novošlechtění mělo rychlost fotosyntézy v rozpětí hodnot od $7,973 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (0.den) do $8,130 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (28. den). V případě tohoto novošlechtění je možné konstatovat, že jeho rychlost fotosyntézy

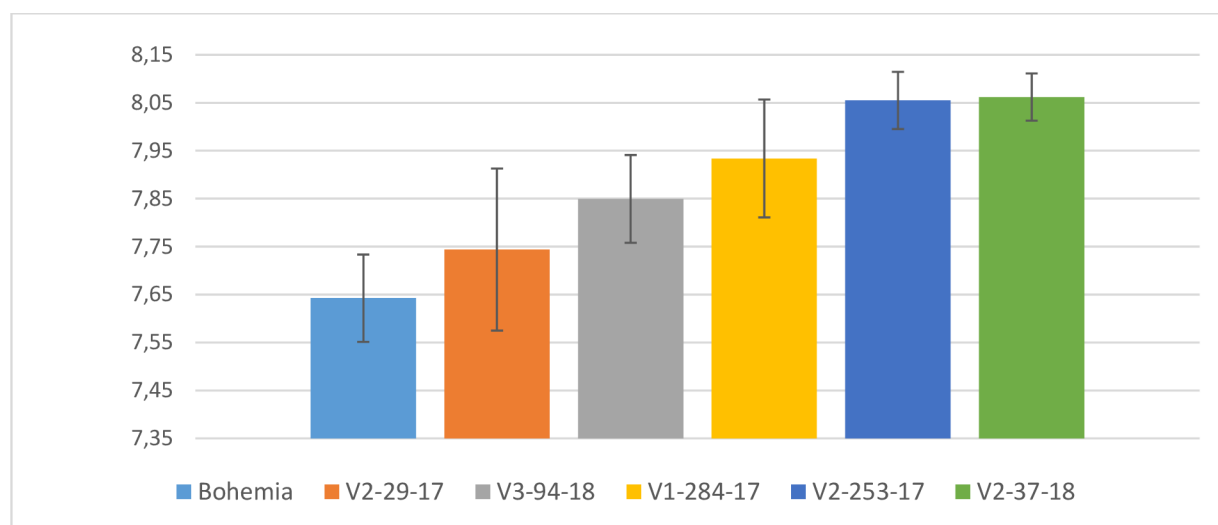
je obdobná jako u novošlechtění s mnohořadým klasem V3-94-18 a kontrolní odrůdou Bohemia.

U novošlechtění s dlouhými plevami V1-284-17 docházelo také ke zvyšování rychlosti fotosyntézy v závislosti na ontogenetickém vývoji, kdy nejvyšší rychlost fotosyntézy byla stanovena 22. den ($8,12 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Zvyšování rychlosti fotosyntézy bylo zaznamenáno již od 18. dne.

Také v případě novošlechtění V3-94-18 s mnohořadým klasem bylo zaznamenáno postupné zvyšování fotosyntézy v čase. Rychlost fotosyntézy byla u tohoto genotypu od $7,72 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (0. dne) do $7,987 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (28. dne).

Druhé novošlechtění V2-29-17 s mnohořadým klasem mělo nejnižší rychlost fotosyntézy na počátku sledovaného období, kdy jeho hodnota činila $7,620 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Maximální hodnota fotosyntézy tohoto genotypu byla naměřena 28. den ($8,026 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). K průkaznému zvýšení fotosyntézy na maximální hodnotu došlo ve 22. dni odběru, kdy rychlost fotosyntézy byla $7,976 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

V případě kontrolní odrůdy Bohemia byl zaznamenán pozvolný nárůst rychlosti fotosyntézy v rámci sledovaného časového úseku, neboť nejnižší rychlost fotosyntézy byla zaznamenána na počátku sledovaného období ($7,516 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a naopak nejvyšší na jeho konci ($7,79 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).



Graf 2: Porovnání průměrné intenzity fotosyntézy ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) v rámci sledovaných genotypů pšenice.

Je patrné, že dle grafu 2, byly zjištěny statisticky průkazné rozdíly sledovaných genotypů v rychlosti fotosyntézy. Je možné konstatovat, že nejnižší průměrnou rychlost fotosyntézy vykazuje odrůda Bohemia ($7,64 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), která se významně lišila od genotypů V2-253-17, V2-37-18, V1-284-17 a V3-94-18.

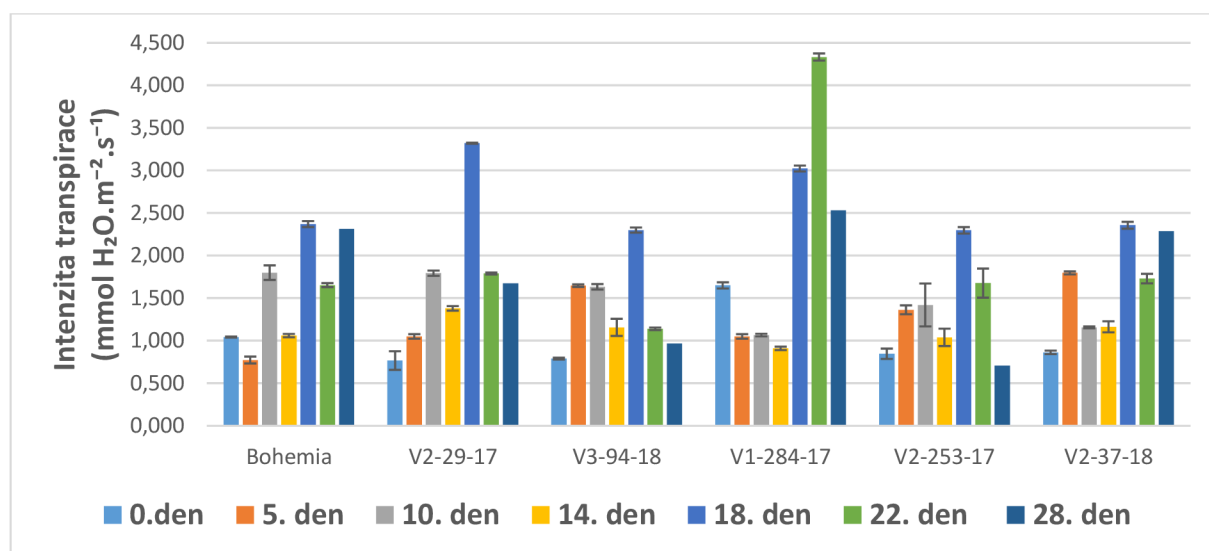
5.2 Intenzita transpirace

Graf 3 znázorňuje nejvyšší a nejnižší rychlosti transpirace vody v rámci sledovaných genotypů. Nejvyšší rychlosti transpirace byla zaznamenána u odrůdy V1-284-17 22. den pokusu ($4,333 \mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Naopak nejnižší zjištěná hodnota rychlosti transpirace byla

0,707 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, která byla dosažena poslední den hodnocení pokusu genotypu V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna. Rozdíl mezi maximální a minimální naměřenou hodnotou v rámci všech variant byl 3,627 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Genotyp V1-284-17 s dlouhou plevou vykazoval nejvyšší stupeň transpirace. Interval naměřených hodnot transpirace byl od 0,910 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (14. den) do 4,333 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (22. den). Trend intenzity transpirace byl z počátku pozvolna klesající a od 14. dne byl zaznamenán prudký nárůst až do extrémních hodnot. Poslední den měření (28. den) byla rychlost transpirace opět klesající (2,530 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

Podobně vysokých hodnot intenzity transpirace nabýval genotyp s mnohořadým klasem V2-29-17. Toto novošlechtění dosahovalo rozmezí hodnot již od 0,767 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (0. den) do 3,320 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (18. den). V případě tohoto novošlechtění lze konstatovat, že rychlost transpirace měla od začátku měření zvyšující tendenci až k nejvyšší hodnotě 3,320 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (18. den). Poté se trend otočil a byl klesající. Naměřená hodnota poslední den byla 1,673 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.



Graf 3: Změny intenzity transpirace ($\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) v průběhu ontogenetického vývoje sledovaných genotypů pšenice seté

Novošlechtění s osinatým mnohořadým klasem V2-37-18 dosahovalo obdobně zvyšování hodnot rychlosti transpirace v závislosti na ontogenetickém vývoji. Nejvyšší rychlost transpirace byla stanovena 18. den měření (2,357 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Naopak minimum rychlosti transpirace vody bylo zjištěno při 0. dni (0,863 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Trend byl od počátku měření stoupající, 5. den dosáhl svého vrcholu (1,797 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), poté byl zaznamenán klesající vývoj až na hodnotu 1,157 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Měřením 18. den dosáhl sledovaný genotyp hodnoty 2,357 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, poté byl trend opět klesající (1,73 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Na konci sledovaného období došlo opět k nárůstu trendu (2,287 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).

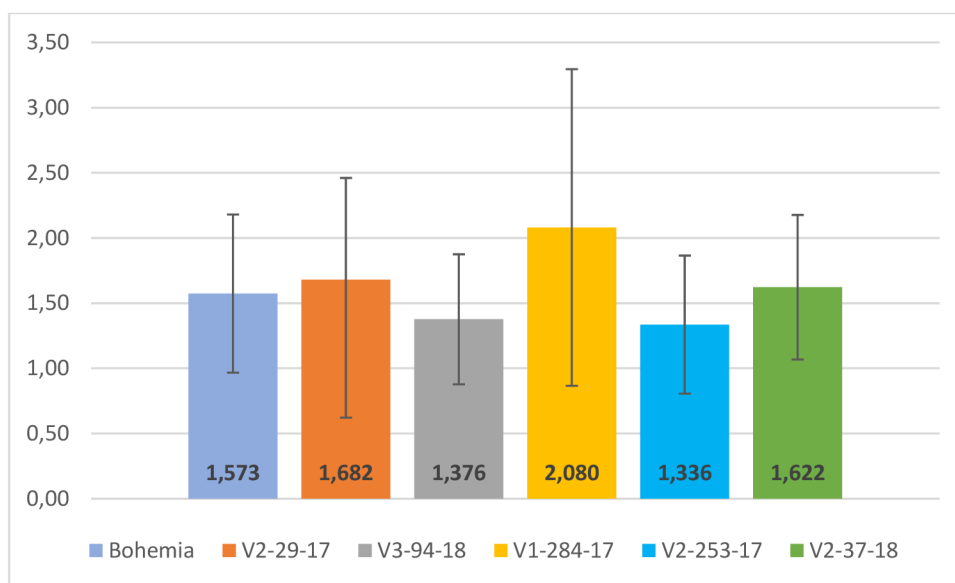
V případě kontrolní odrůdy Bohemia byl zaznamenány také vysoké hodnoty rychlosti transpirace. Nabývaly hodnot od 0,773 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (5. den) do 2,370 $\mu\text{mol H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (18. den).

Třetí novošlechtění V3-94-18 s mnohořadým klasem dosahovalo rozpětí hodnot od 0,790 $\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (0. den) do 2,300 $\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (18. den).

Genotyp V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna, s nejnižší hodnotou transpirace nabyt nejvyšší hodnoty 18. den pokusu (2,297 $\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Naopak nejnižší rychlost transpirace byla poslední den měření (0,707 $\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

Z těchto výsledků lze stanovit, že průkazně nejvyšší hodnoty transpirace byly převážně naměřeny u sledovaných genotypů v 18. dni měření. Pouze genotyp s dlouhou plevou, dosahoval maximální hodnoty 22. den (4,333 $\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Trend vývoje intenzity transpirace odpovídá trendu kontrolní odrůdy Bohemia.

U všech sledovaných genotypů, dle grafu 4, nebyl zjištěn statisticky průkazný rozdíl v průměrné intenzitě transpirace odrůd novošlechtění. Přesto je možné konstatovat, že nejvyšší rychlost transpirace vykazuje genotyp V1-284-17 s dlouhými plevami (2,080 $\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Na straně druhé nejnižší transpirujícím genotypem je V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna (1,336 $\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

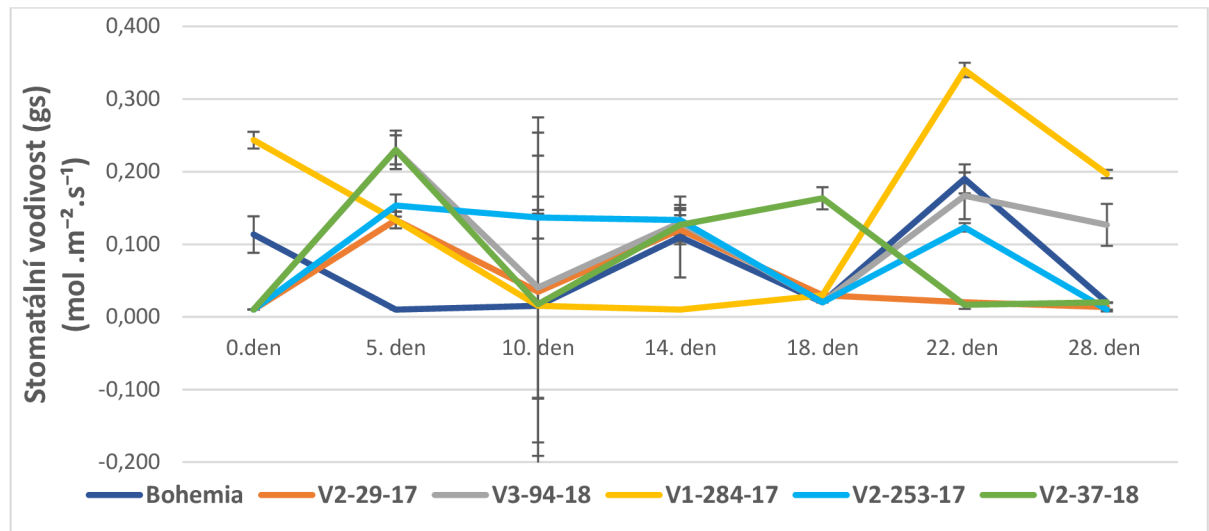


Graf 4 Porovnání průměrné rychlosti transpirace ($\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u jednotlivých odrůd pokusu.

5.3 Stomatální vodivost

V grafu 5 je znázorněna nejvyšší a nejnižší hodnota stomatální vodivosti v průběhu posuzování sledovaných genotypů. Nejvyšší stomatální vodivost byla dosažena u novošlechtění V1-284-17 s dlouhými plevami 22. den pokusu (0,340 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Naopak nejnižších hodnot stomatální vodivosti (0,010 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) bylo dosaženo převážně 0. den pokusu. Výjimkou byla kontrolní odrůda Bohemia, která dosahovala minimální hodnoty 5. den. U genotypu V1-284-17 s dlouhou plevou, byla naměřena minimální hodnota 14. den (0,010 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Novošlechtění V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zrnem vykazovala druhou minimální

hodnotu $0,010 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ v posledním dni. Rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší naměřenou hodnotou v rámci všech variant byl $0,330 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.



Graf 5: Změny stomatální vodivosti ($\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) v průběhu ontogenetického vývoje sledovaných genotypů pšenice seté

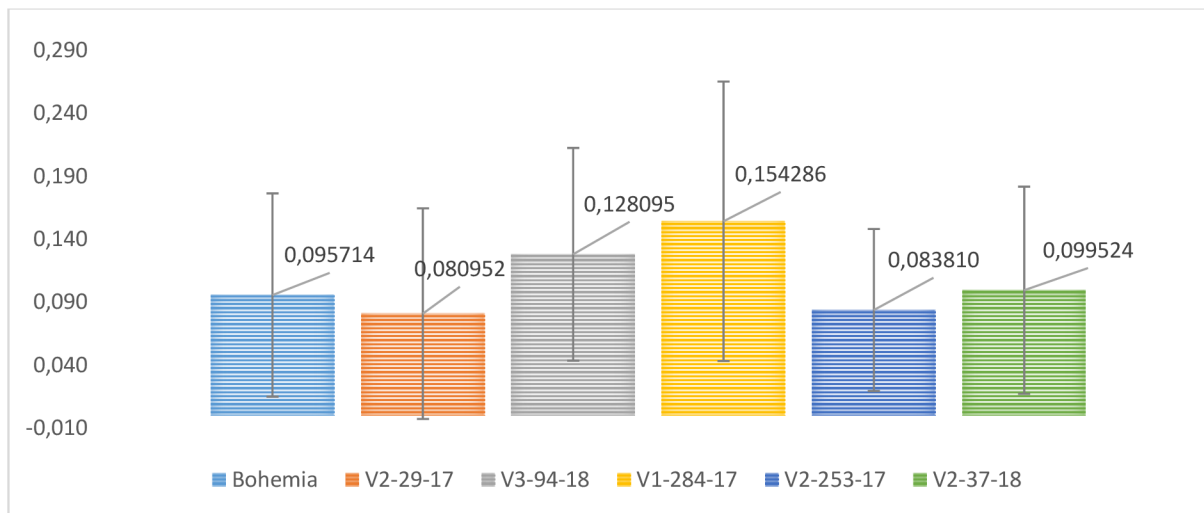
Nejvyšších hodnot stomatální vodivosti dosahovalo novošlechtění s dlouhými plevami V1-284-17, kdy interval měřených hodnot stomatální vodivosti byl v rozmezí od $0,010 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (14. den) do $0,340 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (22. den). Byl zaznamenán klesající trend od počátku měření pokusu. Z hodnoty $0,243 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (0. den) do 14. dne. Následně bylo patrné zvýšení stomatální vodivosti na průkazně nejvyšší hodnotu $0,340 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (22. den). Podobných hodnot dosahovalo novošlechtění znaku mnohořadého klasu V3-94-18. Tento genotyp měl hodnoty stomatální vodivosti v rozmezí od $0,010 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (0.den) do $0,230 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (5. den). Trend tohoto novošlechtění je střídavě stoupající s průměrnou stomatální vodivostí $0,128 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ viz graf 6.

U novošlechtění s mnohořadým osinatým klasem V2-37-18 docházelo k střídavě klesajícímu trendu v závislosti na ontogenetickém vývoji, kdy nejvyšší hodnota stomatální vodivosti byla stanovena 5. den ($0,230 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

V případě kontrolní odrůdy Bohemia byl zaznamenán pozvolný střídavý nárůst stomatální vodivosti v rámci sledovaného časového úseku. Kontrolní odrůda v prvním dni měření vykazovala vyšší stomatální vodivost ($0,113 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Nicméně minimální hodnoty ($0,01 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) dosáhla již 5.den. Trend vývoje stomatální vodivosti byl střídavě stoupající až do 22.dne měření ($0,190 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

Genotyp V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna vykazoval nevyšší nárůst stomatální vodivosti 5. den ($0,153 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Trend během ontogenetického vývoje byl pozvolně klesající až na hodnotu $0,010 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 28. den pokusu.

Druhé novošlechtění mnohořadé odrůdy V2-29-17 mělo maximální hodnotu stomatální vodivosti již 5. den ($0,133$). Minima genotyp dosáhl 28. den ($0,013 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). Trend byl zpočátku ontogenetického vývoje střídavě klesající až do 28. dne.



Graf 6: Porovnání průměrné hodnoty stomatální vodivosti ($\text{mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) u jednotlivých odrůd pokusu

Při srovnání všech sledovaných genotypů podle grafu 5, je zřejmé, že trend je střídavý. Od trendu se lišila kontrolní varianta odrůdy Bohemia, která při 5. dni měření dosahovala svých nejnižších hodnot ($0,010 \text{ mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) na rozdíl od ostatních genotypů, které byly se svými hodnotami průkazně rozdílné. Další výrazná odchylka byla 10. den u novošlechtění se třemi pestíky a purpurovým zrnem V2-253-17. Dosahovala hodnot stomatální vodivosti $0,137 \text{ mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Obdobné významné zvýšení stomatální vodivosti bylo pozorováno u novošlechtění s mnohořadým osinatým klasem V2-37-18, která se odchylovala od průměru všech hodnot o $0,139 \text{ mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Při pozorování genotypů 22. den se projevil genotyp V1-284-17 s dlouhou plevou svou průkazně maximální hodnotou ($0,34 \text{ mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Kontrolní odrůda Bohemia společně s genotypem V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zrnem a genotypem V3-94-18 s mnohořadým klasem byly bez statisticky významného rozdílu. Naopak genotypy s mnohořadým klasem (V2-29-17) a mnohořadým osinatým klasem (V2-37-18) dosahovaly minimálních hodnot.

Je patrné, že dle grafu 6 nebyly zjištěny statisticky průkazné rozdíly sledovaných genotypů ve stomatální vodivosti. Je možné konstatovat, že nejnižší průměrnou stomatální vodivost dosahovalo novošlechtění V2-29-17 s mnohořadými klasy ($0,081 \text{ mol. m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Na straně druhé, nejvyšší průměr stomatální vodivosti dosahoval genotyp V1-284-17 s dlouhými plevami.

5.4 Fluorescence chlorofylů

V grafu 7 je zaznamenána nejvyšší a nejnižší základní průměrná fluorescence chlorofylů (Fv/Fm). Hodnoty fluorescence se pohybovali v rozmezí hodnot od 0,805 (0. den) do 0,815 (28. den). Maximální hodnoty (0,815) dosáhlo novošlechtění s mnohořadým klasem V3-94-18. Naopak nejnižší hodnoty základní fluorescence chlorofylů 0,805 dosáhl genotyp V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna. Rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší naměřenou hodnotou v rámci všech variant byl 0,010.

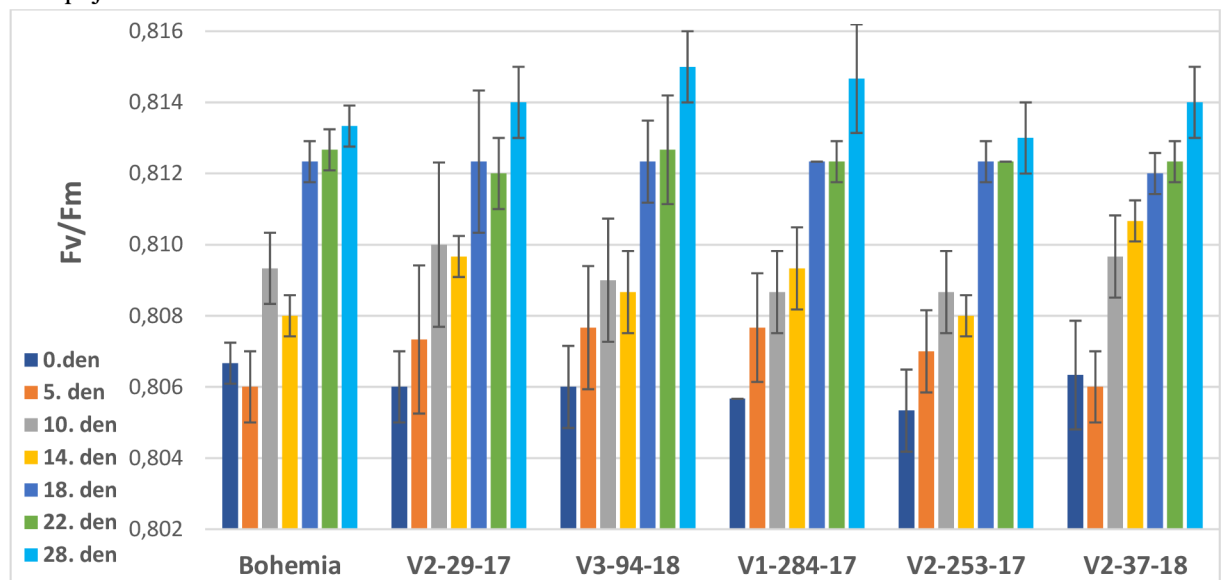
Novošlechtění V3-94-18 s mnohořadým klasem dosahovalo obecně nejvyšších hodnot fluorescence chlorofylu v každém z měřených dnů. Intervalem naměřených hodnot

fluorescence je rozmezí od 0,806 (0. den) do 0,815 (28. den). Trend vývoje fluorescence chlorofylů je pozvolna zvyšující. V průběhu pokusu došlo mírnému propadu nárůstu hodnot fluorescence chlorofylů mezi 10. a 14. dnem, kdy rozdíl byl 0,0003.

Další nejlépe vyhodnoceným genotypem s vysokými naměřenými hodnotami fluorescence byl genotyp V2-29-17 s mnohořadým klasem. Toto novošlechtění mělo rozpětí hodnot základní fluorescence od 0,806 (0. den) do 0,814 (28. den). Je patrné, že genotyp V3-94-18 měl stejnou hodnotu průměru fluorescence chlorofylů ze sledovaného období (0,8102), viz graf 8.

Dvojice genotypů V1-284-17 a V2-37-18 měla stejnou hodnotou průměru fluorescence ve výši 0,8101. Novošlechtění s dlouhými plevami V1-284-17 dosahuje nejvyšších a nejnižších rozmezí hodnot od 0,805 (0. den) do 0,815 (28. dne). Trend vývoje fluorescence chlorofylů je rostoucí. Bylo patrné, že 18. a 22. den měření byly hodnoty fluorescence chlorofylů stejné.

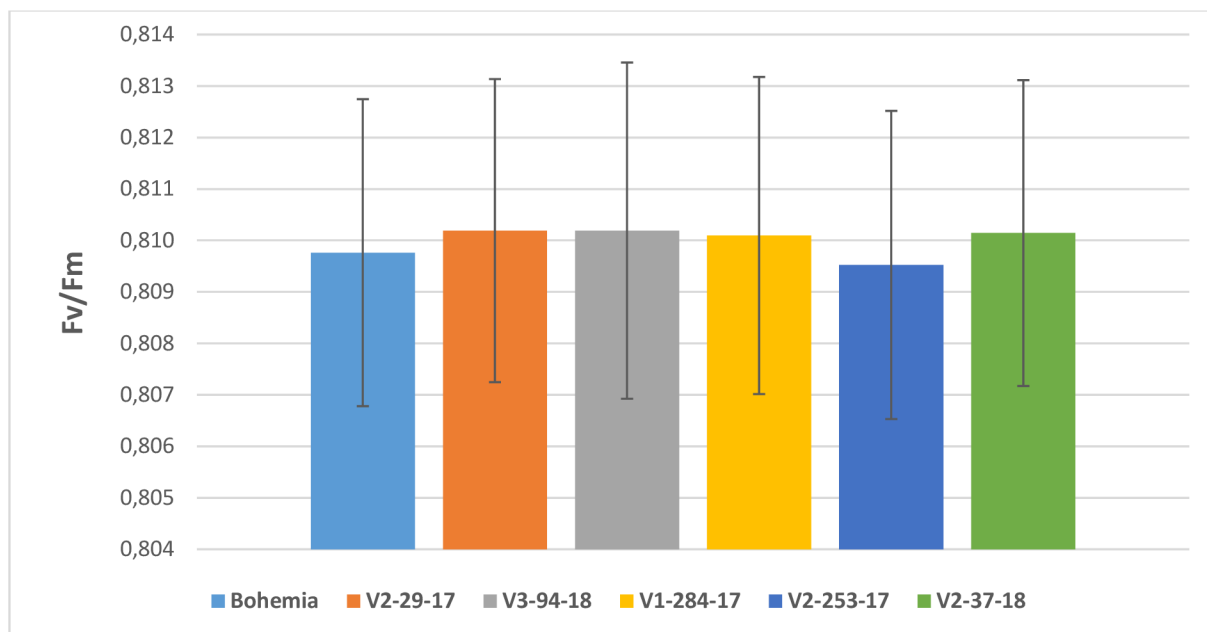
Genotyp V2-37-18 s mnohořadým, osinatým klasem nabýval obdobných hodnot fluorescence chlorofylů. Rozmezí hodnot se pohybovalo od 0,806 (5. den) do 0,814 (28. den). Vývoj trendu fluorescence chlorofylů byl zpočátku měření klesající, ale od 5. dne měření byl stoupající.



Graf 7: Změny základní průměrné fluorescence chlorofylu (F_v/F_m) u jednotlivých sledovaných genotypů

Kontrolní odrůda Bohemia měla průkazně stabilní a rostoucí výsledky fluorescence chlorofylu v průběhu sledovaného období. Její maximum 28. den měření činí 0,813 a minimum 5. den měření 0,806. Ukázalo se, že během 5. a 14. dne došlo k statisticky neprůkazným propadům hodnot, 18. den měření byl opět trend rostoucí.

Genotyp s nejnižší hodnotou fluorescence chlorofylů byl V2-253-17 se třemi pestíky a purpurově zbarveným zrnem. Jeho hodnoty minima a maxima se pohybují v rozmezí 0,805 (0.den) a 0,813 (28.den). Trend základní fluorescence chlorofylů byl od počátku rostoucí, přičemž 14. den měření došlo k neprůkaznému propadu na 0,808. Další dny 18. a 22. den měření byly již rostoucí (0,812).



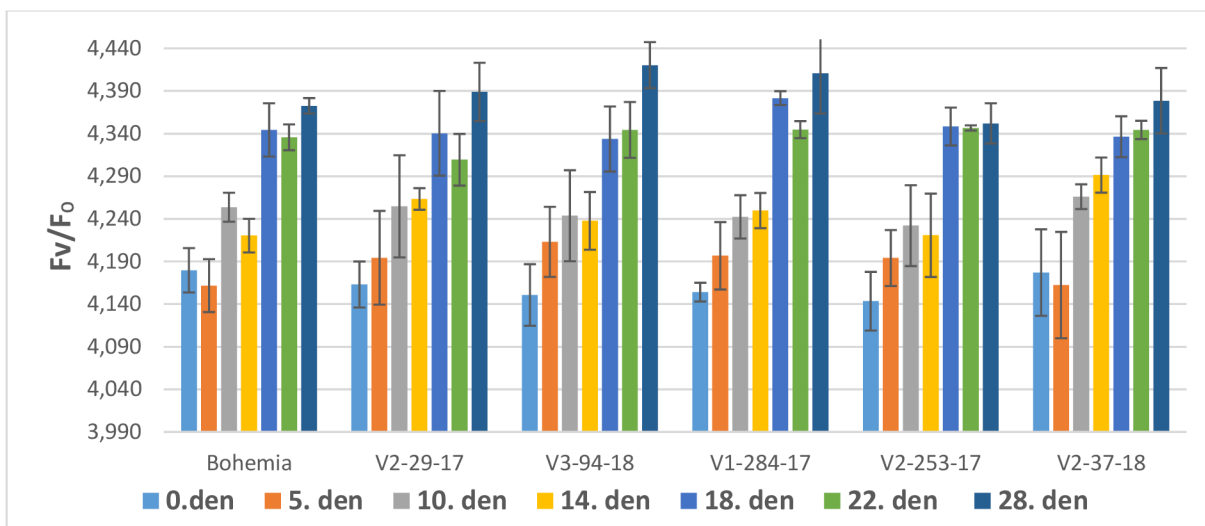
Graf 8: Porovnání průměrných hodnot fluorescence chlorofylu (F_v/F_m) v rámci sledovaných genotypů

Z grafu 7 je patrné, že trend všech genotypů byl rostoucí. Po statistickém vyhodnocení dle grafu 8 nebyly zjištěny statisticky významné rozdíly základní fluorescence chlorofylů mezi genotypy. Novošlechtění V2-29-17 a V3-94-18 s mnohořadým klasem a V2-37-18 s mnohořadým osinatým klasem vykazují prokazatelně nejvyšší hodnoty průměru fluorescence chlorofylu (0,810). Zatímco genotyp V2-253-17 se třemi pestíky a purpurově zbarveným zrnem společně s kontrolní odrůdou Bohemia má nejnižší hodnoty.

Dále je možné zhodnotit vybrané genotypy poměrem variabilní fluorescence (F_v) a fluorescence minimální (F_0), které ukazuje graf 9. Maximální hodnoty 4,420 bylo dosaženo u novošlechtění V3-94-18 s mnohořadým klasem při 28. dni. Naopak minimální hodnoty poměru fluorescence 4,143 bylo dosaženo u novošlechtění V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna. Rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší naměřenou hodnotou v rámci všech variant byl 0,277.

Kontrolní odrůda nevykazovala při porovnávání výsledů výrazné změny. Neprůkazně byl pozorován rozdíl 18. dne měření (4,344), který byl vyšší než v následném 22. dni (4,336).

Genotyp s mnohořadým klasem (V2-29-17) znázorňoval pouze neprůkazný rozdíl. Hodnota fluorescence chlorofylů 14. den (4,263) přesahovala hodnotu naměřenou 10. den měření (4,255). Trend poměru fluorescence variabilní a maximální v tomto období byl klesající.

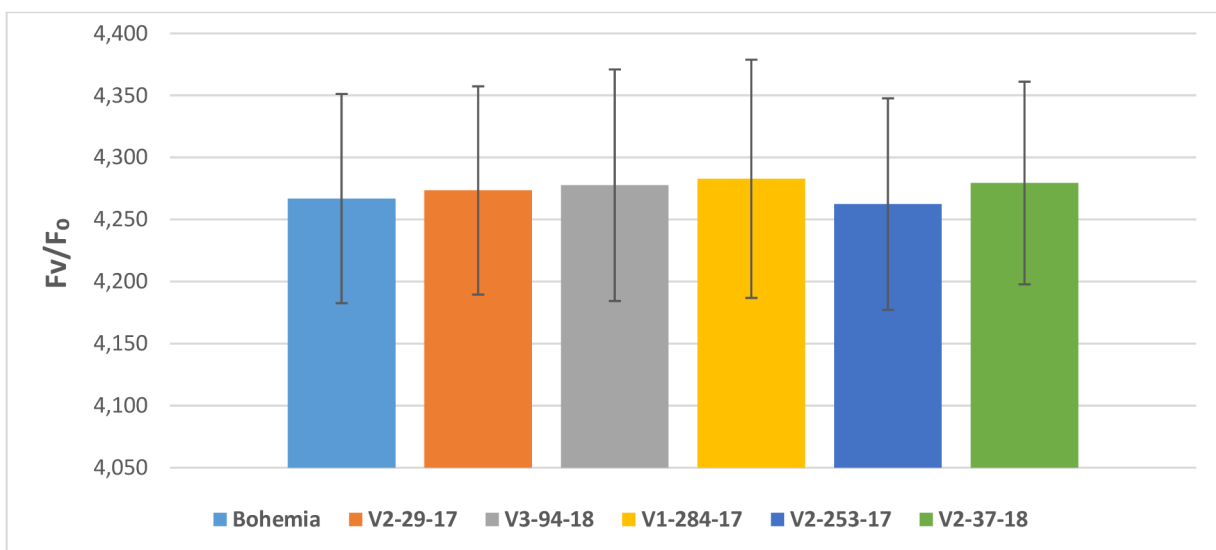


Graf 9: Změny průměrné variabilní fluorescence chlorofylu a fluorescence základní (F_v/F_0) u jednotlivých sledovaných genotypů

Dalším genotypem byla V3-94-18 s mnohořadým klasem, která nevykazovala mezi jednotlivými grafy rozdíly hodnot fluorescence chlorofylů od 4,150 (0.den) do 4,120 (28.den). Tento trend můžeme pozorovat také u mnohořadého osinatého genotypu V2-37-18.

Významná změna při porovnání hodnot v grafech 7 a 9 byla pozorována u novošlechtění s dlouhými plevami (V1-284-17) v 18. den. Vyznačovala se průkazným nárůstem průměrných hodnot fluorescence chlorofylů (4,382). Poslední novošlechtění se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna (V2-253-17) vykazovalo jen minimální rozdíly v naměřených hodnotách. Lze upozornit na neprůkaznou změnu 28. den (4,352), kdy hodnota výrazně nepřevyšovala hodnoty v 18. dni (4,348) a 22. dni (4,347).

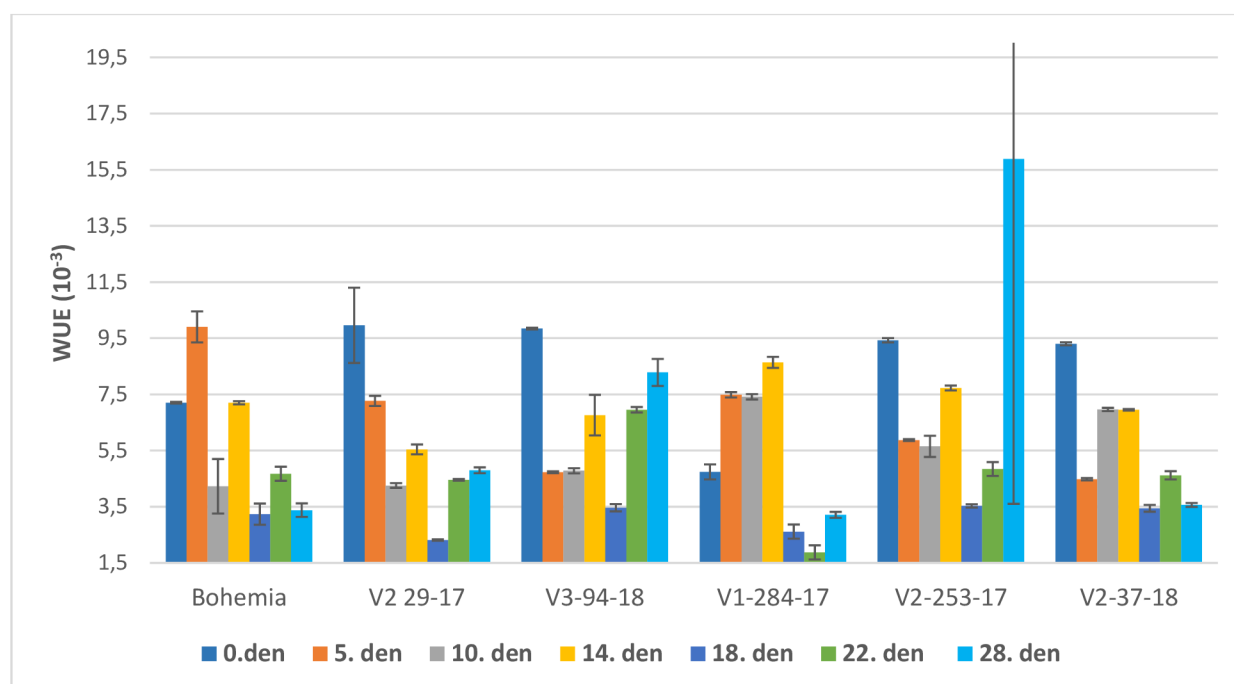
U všech sledovaných genotypů v grafu 10 nebyla dle průměrné hodnoty statistického vyhodnocení zjištěna významná změna v poměru hodnot fluorescence variabilní a fluorescence základní.



Graf 10: Porovnání průměrných hodnot variabilní fluorescence chlorofylu a fluorescence základní (F_v/F_0) u sledovaných genotypů

5.5 Efektivita využití vody (WUE)

V grafu 11 je uvedena efektivita využití vody (WUE) novošlechtění pšenice seté, ozimé varianty. Je hodnocen vliv obsahu CO_2 v mezofylových buňkách v rámci primárního metabolismu rostlin. Z grafu 11 je patrné, že nejvyšší efektivitu využití vody dosahoval neprůkazně genotyp se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna (V2-253-17). Nabývala hodnoty $15,888 (10^{-3})$ 28. den. Naopak nejnižší hodnotu $1,874 (10^{-3})$ 22. den dosahoval genotyp V1-284-17 s dlouhými plevami. Rozdílem mezi nejvyšší a nejnižší naměřenou hodnotou v rámci všech odrůd byl $14,014 (10^{-3})$.



Graf 11: Změny efektivity využití vody (WUE) u jednotlivých sledovaných genotypů

Nejvyšších hodnot vykazovalo novošlechtění V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna, kdy interval naměřených hodnot efektivity využití vody je v rozpětí od $2,313(10^{-3})$ (18. den) do $15,888(10^{-3})$ (28. den).

Podobně vysokých hodnot efektivity využití vody dosahovala také odrůda s mnohořadým klasem (V3-94-18). Toto novošlechtění dosahovalo rozpětí efektivity využití vody od $3,464 (10^{-3})$ 18. dne pokusu do $9,842(10^{-3})$ prvního dne měření.

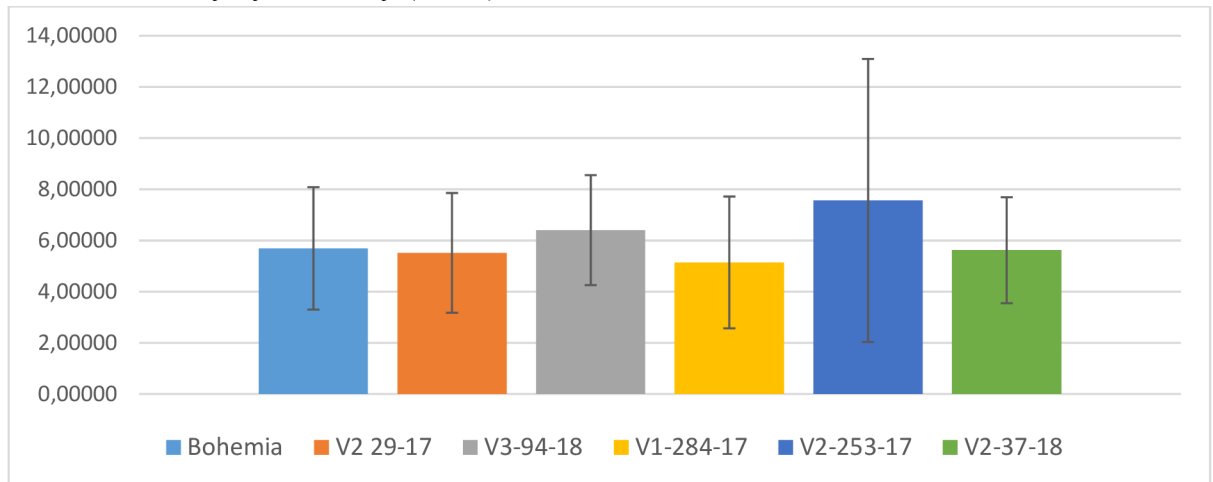
Kontrolní odrůda Bohemia dosahovala průkazné maximální hodnoty $9,903(10^{-3})$ již 5. den měření. Hodnota minimální byla naměřena 18. den pokusu a dosahovala hodnoty $3,236(10^{-3})$.

Genotyp V2-37-18 s mnohořadým osinatým klasem měl rozmezí hodnot od $3,445(10^{-3})$ 18. dne do $9,302 (10^{-3})$ prvního dne měření.

Novošlechtění V2 29-17 s mnohořadým klasem vykazuje druhou nejnižší efektivitu využití vody. Tento genotyp svoje průkazné maximum ($9,959 (10^{-3})$) dosáhl již 0. den měření a průkazného minima 18. den pokusu ($2,313 (10^{-3})$).

U varianty novošlechtění s dlouhými plevami (V1-284-17) byla pozorována nejnižší hodnota ($1,874 (10^{-3})$) ve 22. dni. Naopak maximální hodnoty ($8,640 (10^{-3})$) pozorujeme v předchozím 14. dni měření.

Dle grafu 12 nelze statisticky prokázat rozdíly sledovaných genotypů dle průměrných hodnot efektivity využití vody (WUE).

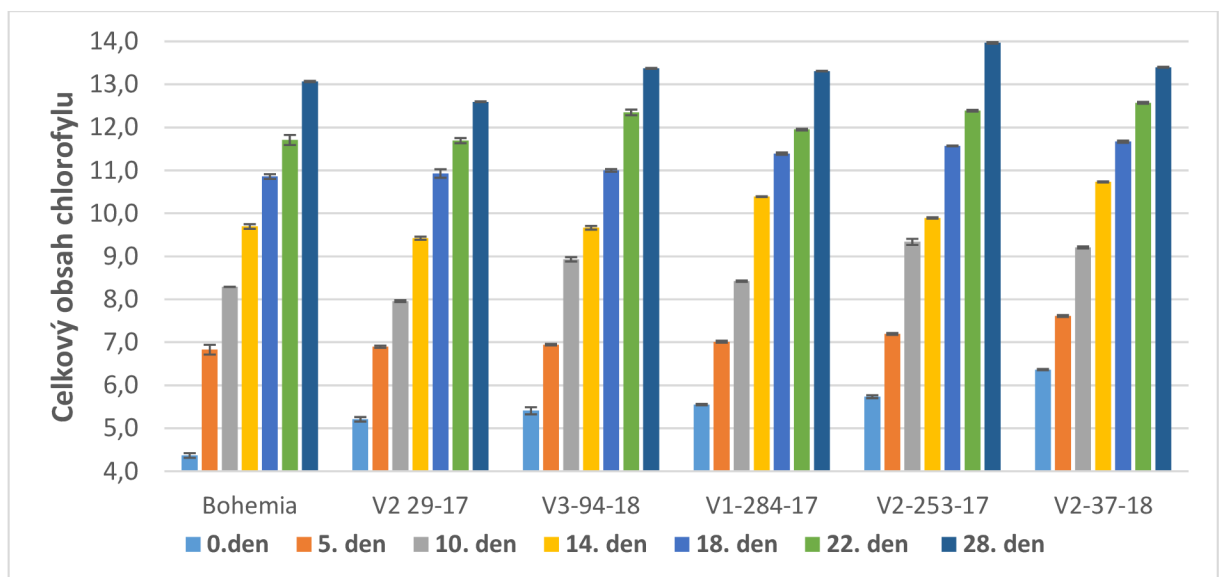


Graf 12: Průměrné hodnoty efektivity využití vody (WUE) u sledovaných genotypů

5.6 Stanovení obsahu pigmentů

- Celkový chlorofyl

V grafu 13 jsou uvedeny hodnoty obsahu celkových chlorofylů v listech genotypů pšenice seté. Nejvyšší obsah chlorofylů byl dosažen 28. den pokusu u odrůdy V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna ($13,972 \text{ mg.cm}^{-2}$). Naopak s nejnižší naměřenou hodnotou celkového chlorofylu byl 0. den u kontrolní odrůdy Bohemia ($4,366 \text{ mg.cm}^{-2}$). Rozdíl maxima a minima hodnot naměřeného v průběhu pokusu byl $9,606 \text{ mg.cm}^{-2}$.



Graf 13: Vliv celkového obsahu chlorofylu v listech u jednotlivých sledovaných genotypů

Dle výsledků statistické analýzy rozptylu dvojného třídění bylo zjištěno že nejvyšším obsahem celkového chlorofylu bylo u novošlechtění s mnohořadým osinatým klasem V2-37-18. Nejvyšší, hodnota $13,399 \text{ mg.cm}^{-2}$ byla naměřena při posledním 28.dni. Minimální hodnota celkového obsahu chlorofylů v listech byla $6,365 \text{ mg.cm}^{-2}$ první den měření. Průměrné zvyšování hodnot mezi odběry dosahovalo $13,36 \% (1,172 \text{ mg.cm}^{-2})$.

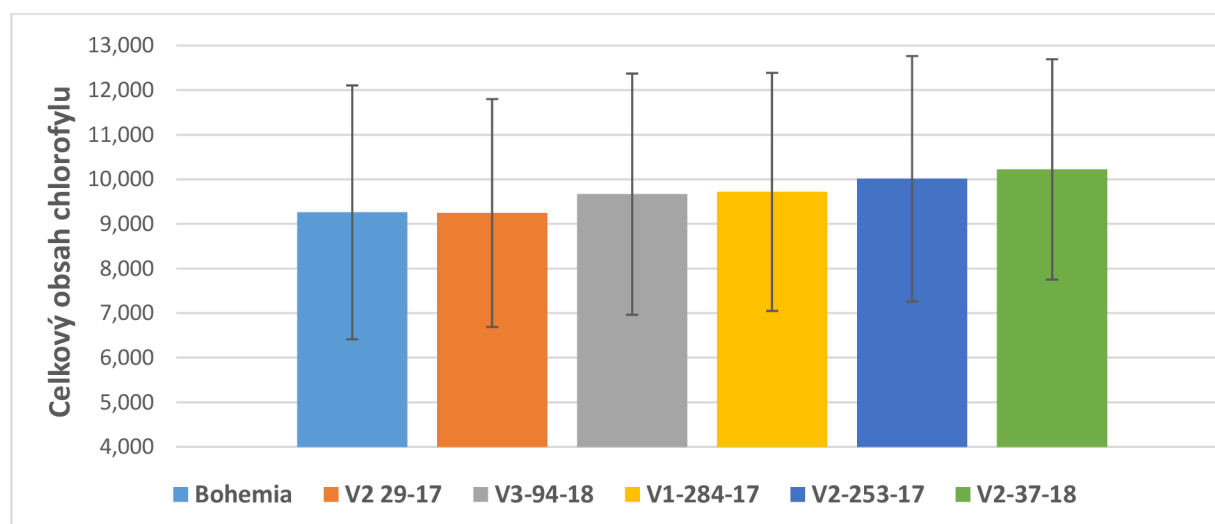
Genotyp V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna dosahoval podobných hodnot celkového obsahu chlorofylu v listech, kdy naměřené hodnoty se pohybují v rozpětí od $5,733 \text{ mg.cm}^{-2}$ (0. dni) do $13,972 \text{ mg.cm}^{-2}$ (28. dni). V průběhu sledovaného období docházelo k průměrnému nárůstu celkových hodnot chlorofylů v listech o $16,34\%$ ($1,373 \text{ mg.cm}^{-2}$) mezi jednotlivými odběry.

Další novošlechtění s dlouhými plevami (V1-284-17) bylo variantou s poměrně vysokými hodnotami celkového chlorofylu v listech. Maxima dosahovala při posledním sledovaném dni hodnoty $13,309 \text{ mg.cm}^{-2}$. Minimální hodnota byla naměřena ve výši $5,549 \text{ mg.cm}^{-2}$ 0. den. Průměrný nárůst hodnot celkového chlorofylu v listech se zvyšoval každé měření průměrně o $15,96\%$ ($1,293 \text{ mg.cm}^{-2}$).

Ve sloupcovém grafu 13 je patrné, že genotyp V3-94-18 s mnohořadým klasem vykazoval rozpětí hodnot celkového chlorofylu v listech od $5,407 \text{ mg.cm}^{-2}$ (0.den) do $13,373 \text{ mg.cm}^{-2}$ (28.den). Za sledované období dosahoval průměrných přírůstků celkového chlorofylu v listech $16,60\%$ ($1,328 \text{ mg.cm}^{-2}$).

Také v případě novošlechtění V2-29-17 s mnohořadým klasem bylo zaznamenáno postupné zvyšování obsahu chlorofylu v listech v čase. Hodnota obsahu chlorofylu byla u tohoto genotypu od $5,208 \text{ mg.cm}^{-2}$ (0. den) do $12,595 \text{ mg.cm}^{-2}$ (28. den). Průměrné zvyšování obsahu chlorofylů v listech přirůstalo o $16,15\%$ ($1,231 \text{ mg.cm}^{-2}$).

U kontrolní varianty Bohemia byl nejnižší obsah pigmentů zaznamenán 0. den pokusu ($4,366 \text{ mg.cm}^{-2}$) a maximální hodnota 28. den pokusu ($13,068 \text{ mg.cm}^{-2}$). Přírůstek celkového chlorofylu v listech za sledované období byl rekordních $21,03\%$ ($1,450 \text{ mg.cm}^{-2}$).



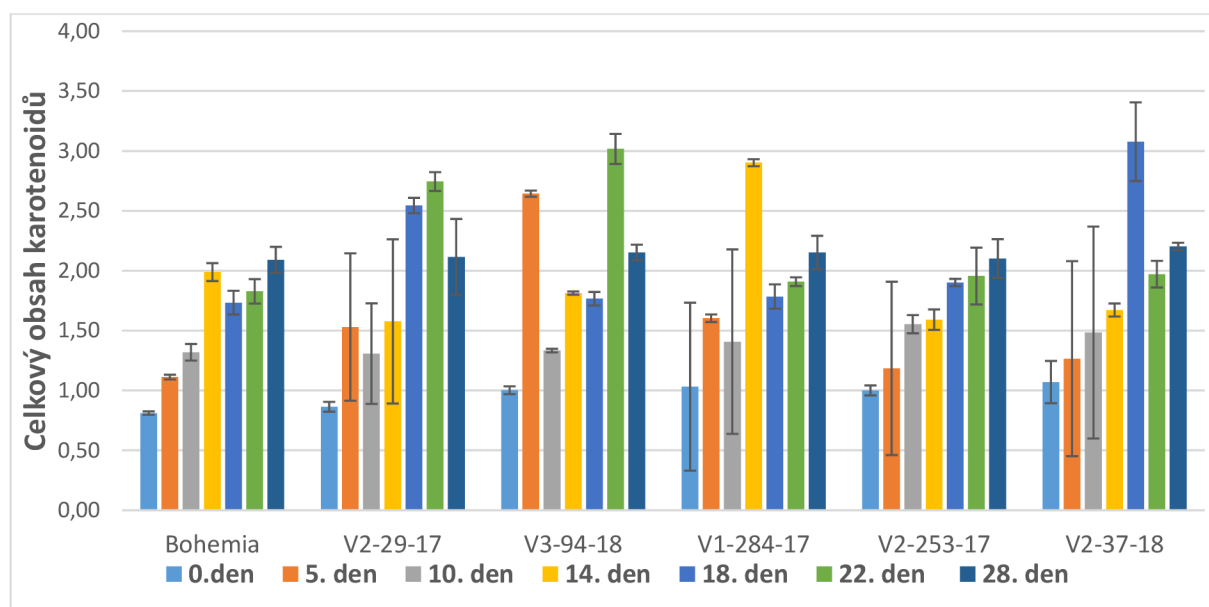
Graf 14: Průměrné hodnoty celkového obsahu chlorofylu v listech u sledovaných genotypů

Při pohledu na hodnoty grafu 13 je zřejmé, že vývojový trend celkového chlorofylu je rostoucí u všech sledovaných hodnot. U všech sledovaných genotypů, dle grafu 14, nebyl zjištěn statisticky průkazný rozdíl v celkovém obsahu chlorofylu v listech, přesto je možné konstatovat, že nejnižší obsah chlorofylu vykazuje genotyp V2-29-17 s mnohořadým klasem (9,242 mg.cm⁻²). Avšak na straně druhé nejvyššími hodnotami vynikalo novošlechtění V2-37-18 s mnohořadým, osinatým klasem (10,222 mg.cm⁻²).

- Karotenoidy

Při stanovení obsahu pigmentů byl zjišťován i obsah karotenoidů v listech pšenice seté. Tyto hodnoty byly vyobrazeny v grafu 15. Nejvyšší obsah karotenoidů v listech byl pozorován 18. den pokusu u genotypu V2-37-18 s mnohořadým osinatým klasem (3,078 mg.cm⁻²). Naopak nejnižší naměřenou hodnotou obsahu karotenoidů v listech byla 0. den u kontrolní odrůdy Bohemia (0,812 mg.cm⁻²). Rozdíl maxima a minima hodnot naměřeného v průběhu pokusu byl 2,266 mg.cm⁻².

U novošlechtění s mnohořadým klasem (V3-94-18) můžeme pozorovat interval hodnot obsahu karotenoidů v listech. Maximální hodnotou odrůdy s mnohořadým klasem bylo měření 22. den pokusu. Její výše dosahovala 3,017 mg.cm⁻². Minimální naměřený obsah karotenoidů v listech byl naměřen 0. den pokusu (1,002 mg.cm⁻²).



Graf 15: Vliv celkového obsahu karotenoidů v listech u jednotlivých sledovaných genotypů

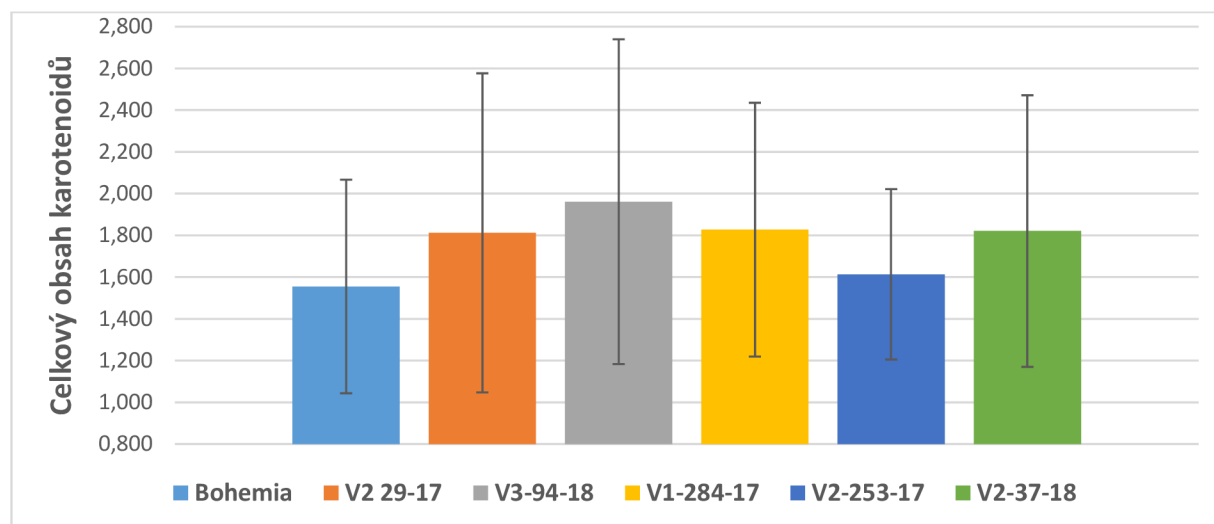
Další genotyp V1-284-17 s vysokou plevou, který má vysoký obsah karotenoidů v listech nabýval tohoto rozmezí hodnot od 1,032 mg.cm⁻² (0. den) do 2,902 mg.cm⁻² (14. den). Při pozorování odchylky 5. a 14. dne měření je patrné, že trend nárůstu karotenoidů je střídavě zvyšující.

Genotyp V2-29-17 s mnohořadým klasem, dosahoval hodnot obsahu karotenoidů v rozmezí od 0,864 mg.cm⁻² (0. den) do 2,745 mg.cm⁻² (22. den). Trend grafu byl zpočátku střídavě stoupající a na závěr klesající.

Ne zcela optimální trend vývoje obsahu karotenoidů v listu mělo novošlechtění mnohořadého osinatého klasu (V2-37-18). Při měření 18. den pokusu byla naměřena průkazně maximální hodnota 3,078 mg.cm⁻², která se navýšila oproti předchozímu měření o 84,03% (1,405 mg.cm⁻²). Minimální hodnota byla v prvním dni měření s průměrnou hodnotou 1,070 mg.cm⁻². Trend obsahu karotenoidů v listech byl postupně zvyšující, výjimkou byl v 18. dni měření extrémní nárůst hodnoty. Poté křivka dále pokračovala rostoucím trendem.

Genotyp V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna byla svým obsahem karotenoidů zařazena mezi odrůdy s nižším obsahy. Nabýval maximální hodnoty 2,102 mg.cm⁻² obsahu karotenoidů 28. den pokusu. Minimální hodnota odpovídala 0. dni měření 1,001 mg.cm⁻². Vývojový trend byl stoupající bez výrazných výkyvů, průměrné zvýšení obsahu karotenoidů bylo 13,63%.

Kontrolní odrůda Bohemia vyjadřovala nejnižší nárůst obsahu karotenoidů v listech. Maximální průměrná hodnota naměřených hodnot (2,091 mg.cm⁻²) byla pozorována 28. den pokusu. Naopak minimální hodnota obsahu karotenoidů (0,812 mg.cm⁻²) byla 0. den měření výsledků pokusu. Trend vývoje kontrolní odrůdy byl stoupající. Pouze 14. den se trend odchyloval od průměrného nárůstu o průkazných 31,84 %.



Graf 16: Porovnání průměrné hodnoty celkového obsahu karotenoidů v listech u sledovaných genotypů

Dle grafu 16 můžeme pozorovat statistické srovnání jednotlivých genotypů a změny celkového obsahu karotenoidů. Z těchto výsledků je patrné, že mezi jednotlivými genotypy nebyly zjištěny žádné významné rozdíly. Nicméně dle zjištěných průměrů lze konstatovat, že nejvyšších hodnot dosahovalo novošlechtění V3-94-18 s mnohořadým klasem o celkovém obsahu karotenoidů v listech (1,961 mg.cm⁻²).

6 Diskuze

V zemědělském sektoru se začíná stále více uplatňovat používání šlechtění nových odrůd založených na zlepšení výnosových parametrů. Bylo sledováno sedm genotypů pšenice seté v průběhu ontologického vývoje. A byly hodnoceny změny morfotypu a zabarvení obilek a rostlin na primární metabolismus rostlin izogenních liniích.

6.1 Intenzita fotosyntézy

Z výsledků diplomové práce je patrné, že rychlost fotosyntézy sledovaných odrůd novošlechtění byla v porovnání s kontrolou prokazatelně vyšší. Nejnižší průměrná rychlost fotosyntézy z byla u kontrolní odrůdy Bohemia.

Gaju a kol. (2016) uvádí, že šlechtění pšenic mohlo vést k nižší rychlosti fotosyntézy. Také Fisher a kol. (1998) ve své práci potvrzují, že existují také historické důkazy o zvýšení výnosového potenciálu pšenice spojené se zvýšenou fotosyntézou. Parry a kol. (2007) potvrdil, že teoreticky je možné, při zvýšení rychlosti fotosyntézy dosáhnout podstatných zlepšení výnosu. Výše uvedené závěry potvrzují výsledky intenzity fotosyntézy v této práci. Existují proto dané důkazy o interakci mezi genotypy pšenic a rychlosti fotosyntézy v průběhu ontologického vývoje rostlin. Tento závěr nepotvrzuje Driever et al. (2014), kteří však uvedli ve své práci, že u 64 odrůd pěstovaných ve Velké Británii fotosyntéza praporcových listů ve fázi před počátkem metání nekorelovala s nadzemní biomasou nebo výnosem zrna.

Maximální intenzity fotosyntézy dosahovalo novošlechtění s charakteristickými znaky osinatého, mnohořadého klasu.

Tyto výsledky potvrzuje Blum (1985), který tvrdí, že osiny hrají klíčovou roli ve fotosyntéze, protože mohou zvětšit plochu klásků až o 50 % u pšenice chlebové a o 60 % u pšenice s dlouhým kláskem, protože jsou umístěny blíže k zrnům, transportní vzdálenost fotoasimilátů je minimalizována. Chaudhary a kol. (2021) tvrdí, že dřívější zprávy naznačují, že za zavlažovaných podmínek ve fázi plnění zrna zdvojnásobují klasy čistou fotosyntézu, zatímco za sucha se klas podílí na fotosyntéze 34 až 43 %. Z těchto výsledků je patrné že vliv na zvyšující trend fotosyntézy mohou způsobovat i morfologické znaky jednotlivých genotypů pšenice seté.

Nicméně stále nejdůležitějším sledovaným parametrem byla rychlost fotosyntézy z listů. To potvrzují Guoa a kol. (2018), že pro vývoj listů a pro stanovení výnosu zrna je rozhodující, protože listy jsou hlavní fotosyntetickou částí. Také zachování zelených listů během plnění zrna pravděpodobně vede ke zvýšení výnosu zrna.

Austin et al. (1982) uvedli, že rychlost čisté fotosyntézy je obecně nejvyšší u diploidních druhů pšenice, střední u tetraploidních druhů a nejnižší u hexaploidní *Triticum aestivum* L.

Obecně se má za to, že genotypy, které jsou schopny lépe udržet fotosyntézu v praporcovém listu po delší dobu, poskytují vyšší výnosy, a bylo zjištěno, že fotosyntetická aktivita v praporcových listech pšenice ozimé se zvyšuje ve fázi vzcházení a ve fázi odnožování do prodlužování stonku, což přináší vyšší výnosy zrna (Liu et al. 2016) Z toho to tvrzení je patrné že výsledky diplomové práce odpovídali jiným výzkumům.

6.2 Intenzita transpirace

Rychlost transpirace se sleduje jako produkce biomasy na jednotku vody transpirované rostlinou (Condon et al., 2004). Kombinace schopnosti menšího průměru xylému a zvýšená hustota průduchů, pomáhá pšenici získávat a využívat vodu k udržení normální fotosyntézy v podmínkách vyčerpání půdní vlhkosti (Kulkarni et al. 2017).

Rozdíly v rychlosti transpirace nebyly tak výrazné jako u rychlosti fotosyntézy. Dle výsledků statistického vyhodnocení nebyly rozdíly v rychlosti transpirace mezi sledovanými genotypy statistické významné. To potvrzovala studie podle Clarke a kol. (1991), kde byly sledovány genotypy hexaploidních a tetraploidních pšeníc. Naopak Boogaard a kol. (1997) studoval na 10 genotypch pšenice vliv genotypu na rychlost transpirace vody a z těchto výsledků udává, že transpirace mezi jednotlivými genotypy vykazovala výrazné rozdíly.

Gloser a kol. (2011) uvádí, že rychlý pokles rychlosti transpirace při snížení dostupnosti vody v půdě umožňuje dlouhodobě rostlinám přežít absenci vody dostupné pro rostlinu, avšak na druhou stranu může výrazně limitovat fotosyntetickou produkci rostliny, pokud dostupnost vody kolísá často. Naopak rostliny, které výrazně nezpomalují výměnu plynů za mírného nedostatku vody mohou udržovat vysokou produktivitu i při krátkodobém kolísání obsahu vody v půdě, avšak s rizikem významného poškození v případě déle trvajícího sucha. To potvrzují výsledky této práce, při porovnání hodnot rychlosti transpirace a fotosyntézy. Genotypy V2-253-17 se třemi pestíky, purpurovým zrnem a V2-37-18 s mnohořadými osinatými klasy nižších hodnot transpirace vykazovali při maximální rychlosti fotosyntézy sníženou rychlost transpirace. Dalo by se předpokládat že tyto novošlechtění budou podle Gloser a kol. (2011) lépe snášet výkyvy nedostatků vody v průběhu vegetace.

Vadez a kol. (2014) uvádí, že rychlost transpirace vykazuje inverzní vztah se stomatální vodivostí. Výsledky této práce potvrzují, že při porovnání hodnot stomatální vodivosti a rychlosti transpirace sledovaných genotypů, vykazovali v rámci sledovaného období stejné rozdíly ve vývoji hodnot. Tyto výsledky potvrzují ve svých studiích Zhang a kol. (1998) , Liu a kol. (2016).

6.3 Stomatální vodivost

Při působení nízkých teplot rostlina zrychluje dýchání, jako důsledek působení stresoru. Dýcháním se rostlina snaží kompenzovat poškození a přizpůsobit se novým podmínkám, dochází však k porušení rovnováhy mezi jednotlivými metabolickými pochody a v důsledku toho k odumírání buněk (Bláha et al. 2003).

Průduchy u rostlin s C3 typem fotosyntézy představují kritický prvek jak z hlediska ztráty vody transpirací, tak z hlediska příjmu CO₂ nutného pro fotosyntetickou asimilaci (Kosová et al., 2019)

Z výsledků vyplývá že trend vývoje otevřenosti průduchů byl střídavý. Tento vývoj znázorňuje stav jednotlivých rostlin k příjmu vody jednotlivých genotypů. Při stanovení průměrné stomatální vodivosti kontrolní odrůda Bohemia vykazovala podprůměrných hodnot.

Nejvyšší naměřené hodnoty vypovídají o tom, že při srovnávání odrůd za stabilních podmínek proces dýchání probíhal v optimálních hodnotách u genotypů s dlouhými plevami (V1-284-17) a u odrůdy se třemi pestíky a purpurově zbarveným zrnem (V2-253-17).

Zhang a kol. (1998) uvedli, že zvýšené množství stomatální vodivosti může mít za následek zvýšení transpirace listové plochy o více než 100 %. Naopak nižší průduchová vodivost by jen okrajově snížila asimilaci CO₂, ale výrazně by snížila transpiraci, protože transpirace roste lineárně se stomatální vodivostí v důsledku konstantního rozdílu v koncentraci vodní páry mezi listem a vzduchem (Liu et al. 2016; Huawei et al. 2022). Sikder a kol. (2015) dále uvádí, že stomatální vodivost k CO₂ je přímo převoditelná na vodivost k H₂O. Z této práce je patrné, že dle naměřených hodnot stomatální vodivosti mezi sledovanými genotypy můžeme určit vzájemnou souvislost s rychlostí transpirace jednotlivých genotypů.

Podle Farquhar & Sharkey (1982) je důležité pro zkoumání stomatální vodivosti pochopení toho, že rychlost asimilace CO₂ reaguje na změny karboxylázy, teploty listů a rychlosti transpirace.

Stomatální vodivost je důležitým biologickým faktorem určujícím akumulaci uhlíku a transpiraci rostlin, protože CO₂ proudí do fotosyntetických míst přes průduchy a je řízen stomatálními regulačními procesy. Uzavírání průduchů a snižování obsahu vody způsobuje stres suchem, to má za následek omezení přísunu CO₂ do mezofylových buněk a snižování rychlosti fotosyntézy (Sikder et al. 2015).

Stomatální vodivost také snižují nízké teploty. Průduchy se totiž za chladu otevírají pomalu a pouze částečně. Jestliže teplota poklesne do rozmezí teplot 0 až -5 °C, uzavřou se průduchy úplně u většiny druhů. Opětovné otevření průduchů je však pomalé a postupné. Návrat do původního stavu je závislý na délce expozice a na působící teplotě. Je možné konstatovat, že čím byla teplota nižší a doba expozice delší, tím obtížnější a zdlouhavější je návrat do původního stavu (Bláha et al. 2003).

6.4 Fluorescence chlorofylů

Ačkoli je fluorescence výkonnou technikou, je také omezená. Snadno se měří, ale pokud nejsou experimenty správně navrženy, může být také nemožné ji interpretovat. Nejvýkonnější a nejelegantnější aplikace fluorescence nepoužívají tuto techniku samostatně, ale kombinují ji s dalšími technikami, zejména s měřením výměny plynů, aby získali úplný obraz o reakci rostlin na jejich prostředí (Maxwell & Johnson 2000).

Z výsledků je patrné že na úrovni sledovaných odrůd nejsou prokazatelné rozdíly. Tyto výsledky potvrzuje Liu (2012) ve své studii tvrdí, že nebyly zjištěny žádné prokazatelné rozdíly ve fluorescenci chlorofylů mezi odrůdami kukuřice. Podobné výsledky zjistil také Souza a kol. (2004) vigny hlíznaté (*Vigna unguiculata*). Kanwal a kol. (2011) uvedli, že u čiroku se významně snížil kvantový výtěžek PSII (Fv/Fm). U rýže však pokles Fv/Fm nebyl pozorován.

Trendem všech odrůd byl rostoucí nárůst fluorescence chlorofylů. Nicméně genotypy s mnohořadým klasem V3-94-18 a s dlouhými plevami V1-284-17 vykazují nejvyšší hodnoty fluorescence chlorofylu v průběhu měření. Zatímco odrůda V2-253-17 se třemi pestíky a purpurově zbarveným zrnem společně s kontrolní odrůdou Bohemia má nejnižší hodnoty.

Podle Kosové a kol. (2021) nejčastěji hodnoceným fluorescenčním parametrem z hlediska stresové odezvy rostlin je maximální účinnost fotosystému II Fv/Fm, která se u různých nestresovaných rostlinných druhů pohybuje v intervalu 0,8-0,82. Při působení stresu pak klesá pod hodnotu 0,8. Autoři Rizza a kol. (2011) na souboru evropských ječmenů ukázali, že Fv/Fm lze použít i jako vhodný ukazatel odolnosti vůči nízkým teplotám.

To potvrzuje Maxwell & Johnson (2000) tvrzením, že fluorescenční analýza lze také použít k pochopení účinků nízkých a vysokých teplot. Důkazem byla kukuřice při vystavení nízkým teplotám. Na počátku vegetačního období byl poměr PSII/CO₂ vyšší než u nestresovaných, plně vyvinutých listů, což naznačuje, že elektrony byly využívány jinými cestami než fixací CO₂. Toto zvýšení bylo doprovázeno zvýšením kapacity antioxidačních systémů, což znamená, že listy v této době trpěly oxidačním stresem. Sánchez-Rodríguez a kol. (1999) zmiňují, že primárním účinkem stresu je uzavření stélky s následným snížením vnitřní koncentrace CO₂, což může omezit karboxylaci.

6.5 Efektivita využití vody (WUE)

Nedostatek vody je nejen vážným environmentálním problémem, ale i limitujícím faktorem ovlivňujícím normální růst a tvorbu výnosů plodin. Proto Liu a kol. (2016) tvrdí, že je důležité studovat, jak zlepšit efektivitu využití vody (WUE) pro výběr odolnosti vůči suchu a fyziologických vlastností šetřících vodu u různých genotypů pšenice, analyzovat mechanismy odolnosti vůči suchu a úspory vody pro zlepšení výnosů plodin a hospodaření s vodou.

Nicméně dřívější hodnocení efektivitu využití vody v zemědělství říká, že u plodin napájených deštěm je podíl srážek využitých pro transpiraci plodin poměrně nízký, od 15 do 30 % a někdy pouze 5 % (Rockstrom a Falkenmark 2000)

Při stanovení efektivitu využití vody nebyly mezi sledovanými odrůdy statisticky významné rozdíly. Wang a kol. (2013) také konstatují, že parametry WUE nevykazují konzistentní vztah s WUE na rostlině u dvou vytrvalých trav.

Porovnání mezi kontrolou a sledovanými genotypy není zcela jednoznačné, některé genotypy vykazují větší efektivitu využití vody z počátku svého vývoje a některé naopak na konci svého ontologického vývoje. Z výsledků transpirace a stomatální vodivosti je patrné, že genotypy V3-94-18 a V2-253-17 vykazovali při vysokém nárůstu efektivitu využití vody pokles hodnot rychlosti transpirace. Boogaard a kol. (1997) studoval na 10 genotypech pšenice vliv genotypu na efektivitu využití vody v rostlině a udává, že efektivita využití vody nesouvisela s rychlostí růstu rostlin, ale vykazovala spíše rozdíly ve stomatální vodivosti mezi jednotlivými genotypy.

Z uvedených výsledků je patrné, že nejvyšší efektivitu využití vody dosahoval genotyp se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna V2-253-17. Toto novošlechtění mělo neprůkaznou maximální hodnotu 15,888 (10⁻³). Naopak průkazně nejnižší hodnoty 1,874 (10⁻³) vykazovalo novošlechtění V1-284-17 s dlouhými plevami. Z těchto uvedených výsledků lze konstatovat, že čím vyšší je hodnota využití vody tím odrůda vykazovala vysoké hodnoty rychlosti fotosyntézy, a naopak nízké hodnoty transpirace.

Liu a kol. (2016) uvádí, že stresové prahy při kterých dochází k omezení stomatální a metabolické fotosyntézy, se u jednotlivých odrůd ozimé pšenice liší, což by mohlo být důležitým faktorem při určování schopnosti rostlin odolávat suchu.

Zámečnicková a kol. (2000) uvedli, že výsledná odolnost vůči nedostatku vody rostlin je dána především jejich schopností osmotického přizpůsobení a je pro jednotlivé genotypy různá.

Tomás et al. (2012) studoval WUE odrůd révy vinné a zjistili, že WUE na úrovni celé rostliny u různých odrůd révy vinné nelze popsat pomocí ukazatelů WUE na úrovni listů. Wang a kol. (2013) dodává, že je třeba ještě zvážit, zda by WUE na úrovni listů mohlo nahradit WUE na úrovni výnosu.

Liu a kol. (2016) upozorňují, že je důležité, aby se systematické studie zaměřily na to, jak sucho ovlivňuje fotosyntetické vlastnosti a translokaci sušiny u ozimé pšenice v různých růstových fázích. Výsledky těchto výzkumů nám pomohou dosáhnout vyšších výnosů zrna a zlepšit WUE při pěstování ozimé pšenice.

6.6 Stanovení obsahu pigmentů

Adom a kol. (2003) uvádí, že je málo známo o vrozených odrůdových rozdílech ve fytochemických profilech, celkovém obsahu fenolických látek a karotenoidů nebo celkové antioxidační aktivitě různých odrůd pšenice, které v konečném důsledku ovlivňují související nutriční a zdravotní přínosy pšenice a pšeničných výrobků.

Relativní změny fotosyntetických pigmentů lze použít k posouzení vlivu odrůd na vodní deficit rostlin (Moustakas, 1993). Podle Maoka (2020) jsou karotenoidy spolu s chlorofyly základními pigmenty ve fotosyntetických orgánech. To potvrdil i Chen a Roca (2018) a doplňují, že umožňují rostlinám absorbovat energii ze světla.

Statistické vyhodnocení obsahu pigmentů u novošlechtění nevykazovalo mezi jednotlivými odrůdami žádný statisticky významný rozdíl v hodnotách obsahu chlorofylu i obsahu karotenoidů. Nicméně byla zjištěna korelace mezi hodnocení rychlosti fotosyntézy a obsahu chlorofylu v listech jednotlivých genotypů. Naměřené hodnoty celkového chlorofylu u kontrolní odrůdy Bohemia byly patrně u všech sledovaných odrůd nižší nežli u odrůd novošlechtění. Genotyp V2-29-17 s mnohořadým klasem vykazoval taktéž nízký obsah chlorofylu ($9,242 \text{ mg.cm}^{-2}$).

Nyachiro a kol. (2001) zmiňuje ve své studii, že obsah chlorofylu by se dal použít jako nepřímý nástroj pro identifikaci odrůd pšenice, které mohou dobře prosperovat v podmínkách vodního deficitu. Kultivary s nízkým obsahem chlorofylu mohou být dobře přizpůsobeny podmínkám vodního deficitu než kultivary s vysokým obsahem chlorofylu.

Z tohoto tvrzení je patrné, že výsledky stanovení obsahu chlorofylu v listech pšenice by i přes statistické zamítnutí rozdílů v rámci odrůd, mohli poukazovat na zřetelné rozdíly mezi odrůdami.

To naopak vyvrací studie podle Niroula a kol. (2019), která studovala obsah pigmentů v závislosti na odrůdě. Obsah pigmentů se nelišil, ale závisel na počtu dnů růstu. Pigmenty u obilovin nedosahovali své maximální koncentrace během druhého týdne, ale rychlost akumulace těchto pigmentů byla pomalá.

Samanta a kol. (2017) uvádí, že se obsah chlorofylů a karotenoidů souvisí s fyziologickým stadiem a ovlivňuje fotosyntetickou aktivitu podle potřeby metabolicky aktivních buněk. Významné pozitivní korelace celkových obsahů chlorofylů a karotenoidů byly také zaznamenány s celkovými fenolickými látkami s antioxidačním potenciálem (Samanta et al. 2017; Benincasa et al. 2015). Studium pigmentů je tedy dobrým ukazatelem fotosyntetické a metabolické aktivity rostlinné části a obsahu bioaktivních látek, které mají ochranný účinek proti různým chorobám, jako jsou celkové fenolické látky a antioxidační potenciál rostlinné části.

Karotenoidy na druhé straně hrají roli ve fotoochraně chlorofylových pigmentů (Chen a Roca 2018), antioxidantů, barevných atraktantů a prekurzorů rostlinných hormonů v nefotosyntetických orgánech rostlin. (Maoka 2020).

Při studiu vlivu jednotlivých odrůd na obsah karotenoidů v listech byly patrné rozdíly napříč odrůdami. Však dle statistického vyhodnocení nedosahovali rozdíly statistické významnosti. Naopak při pozorování přírůstů obsahu karotenoidů u jednotlivých odrůd, vykazovali většinou průkazné hodnoty zvyšující se trendu. Nevyšších hodnot dosahovala odrůda V3-94-18 s mnohořadým klasem (3,017 mg.cm⁻²). Nejnižší hodnotu vykazovala opět kontrolní odrůda Bohemia.

Adom a kol. (2003) uvádí ve své studii obsah karotenoidů mezi 11 odrůdami pšenice. Dle zmiňovaných výsledků vykazoval 5násobné, 3násobné a 12násobné rozdíly. Dále dodává, že takto velké genotypové rozdíly v obsahu karotenoidů mohou otevřít nové možnosti pro šlechtění odrůd pšenice s vyšší nutriční hodnotou.

7 Závěr

V práci byl hodnocen vliv změny morfotypu rostlin pšenice seté na rychlost výměny plynů a fluorescenci chlorofylů. Také jejich efektivitu využití vody a stanovení obsahu pigmentů. Jedná se o genotypy (новоšlechtění) pšenice seté se změněným zbarvením zrna a povrchu rostlin a o rostliny s využitím dlouhých plev.

- Byla prokázána změna rychlosti fotosyntézy u sledovaných novošlechtění pšenic. Nejnižších hodnot rychlosti fotosyntézy dosahovala kontrolní odrůda Bohemia. Ze sledovaných genotypů nevyšších rychlostí fotosyntézy dosahovalo novošlechtění s mnohořadými osinatými klasy (V2-37-18).
- Nebyly nalezeny průkazné diference mezi genotypy v rychlosti transpirace. Nicméně nejvyšší hodnoty rychlosti transpirace dosahovalo novošlechtění s dlouhými plevami (V1-284-17). Naopak nejnižší intenzitu transpirace mělo novošlechtění s purpurovým zrnem a třemi pestíky (V2-253-17).
- U stomatální vodivosti nebyl stanoven prokazatelný vliv na genotypy pšenic. Maximálních hodnot $0,563 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ otevřenosti průduchů dosahovalo novošlechtění se třemi pestíky a purpurově zbarveným zrnem (V2-253-17). Genotyp s mnohořadým klasem (V2-29-17) průměrně dosahoval nejnižšími hodnoty až $0,120 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ otevřenosti průduchů.
- Mezi genotypy nebyly nalezeny průkazné diference ve fluorescenci chlorofylu (F_v/F_m). Neprůkaznou maximální hodnotu výnosu fluorescence mělo novošlechtění s mnohořadým kasem V3-94-18 (0,815). Naopak neprůkaznou minimální hodnotu měl genotyp se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna V2-253-17 (0,805).
- Dle vyhodnocených dat poměru fluorescence variabilní a minimální (F_v/F_0) nebyly výsledky s průkaznými rozdíly mezi odrůdami. Avšak genotyp s mnohořadým klasem V3-94-18 a novošlechtění s dlouhými plevami V1-284-17 vykazují neprůkazně nejvyšší naměřené hodnoty fluorescence.
- Při stanovení obsahu CO_2 v mezofylových buňkách v rámci primárního metabolismu rostlin pomocí efektivitu využití vody WUE nebyly mezi sledovanými odrůdy statisticky významné rozdíly. Neprůkazně nejnižších hodnot efektivitu využití vody vykazovalo novošlechtění V1-284-17 s dlouhými plevami $1,874 (10^{-3})$. Naopak nejvyšších genotyp V2-253-17 se třemi pestíky a purpurovým zbarvením zrna $15,888 (10^{-3})$.
- Nebyly zjištěny statisticky významné rozdíly obsahů celkového chlorofylu v listech mezi odrůdami. Avšak vyšších hodnot obsahu chlorofylů dosahoval genotyp s mnohořadým osinatým klasem V2-37-18 ($13,399 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$) a naopak nejnižších V2-29-17 s mnohořadým klasem ($12,595 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$).
- Obdobně nebyly nalezeny mezi sledovanými genotypy průkazné diference v obsahu karotenoidů. Přesto je možné konstatovat, že vyšší obsah karotenoidů vykazuje genotyp s mnohořadým kasem V3-94-18 ($1,961 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$) a naopak nejnižší u kontrolní odrůdy Bohemia ($1,555 \text{ mg} \cdot \text{cm}^{-2}$). Statistické vyhodnocení obsahu karotenoidů v listech u sledovaných genotypů stanovilo neprůkazné rozdíly mezi odrůdami.

Byla potvrzena hypotéza, že existují statisticky významné fyziologické rozdíly v primárním metabolismu rostlin a transportu elektronů ve fotosystému II vlivem změny morfotypu.

Při sledování změny rychlosti fotosyntézy byla tato hypotéza potvrzena, jednotlivé odrůdy vykazovaly rozdílné intenzity fotosyntézy napříč odrůdami.

Nelze úplně potvrdit hypotézu, že vybrané znaky ovlivňují adaptační přizpůsobivost rostlin k prostředí.

Dle statistického vyhodnocení, průkazné rozdíly v rámci odrůd novošlechtění pšenic byly zjištěny pouze u hodnocení rychlosti fotosyntézy. U ostatních sledovaných parametrů byly rozdíly patrné, ale neprůkazné.

8 Literatura

- Abdin MZ, Kiran U, Alam A. 2011. Analysis of osmotin, a PR protein as metabolic modulator in plants. *Bioinformation* 5:336-340. Available at <http://www.bioinformation.net/005/007600052011.htm> (accessed March 23, 2023).
- Abebe T, Guenzi AC, Martin B, Cushman JC. 2003. Tolerance of Mannitol-Accumulating Transgenic Wheat to Water Stress and Salinity. *Plant Physiology* 131:1748-1755. Available at <https://academic.oup.com/plphys/article/131/4/1748/6103036> (accessed March 23, 2023).
- Adom KK, Sorrells ME, Liu RH. 2003. Phytochemical Profiles and Antioxidant Activity of Wheat Varieties. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51:7825-7834. Available at <https://pubs.acs.org/doi/10.1021/jf0304041> (accessed April 11, 2023).
- Ashraf M, Foolad MR. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany* 59:206-216. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0098847206000268> (accessed March 23, 2023).
- Austin RB, Morgan CL, Ford MA, Bhagwat SG. 1982. Flag Leaf Photosynthesis of *Triticum aestivum* and Related Diploid and Tetraploid Species. *Annals of Botany* 49:177-189. Available at <https://academic.oup.com/aob/article-lookup/doi/10.1093/oxfordjournals.aob.a086238> (accessed April 8, 2023).
- Benincasa P, Galieni A, Manetta AC, Pace R, Guiducci M, Pisante M, Stagnari F. 2015. Phenolic compounds in grains, sprouts and wheatgrass of hulled and non-hulled wheat species. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 95:1795-1803. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/jsfa.6877> (accessed April 11, 2023).
- Bláha L, Hnilička F, Hniličková H, Holubec V. 2003. *Rostlina a stres. Výzkumný ústav rostlinné výroby*, Praha.
- Blum A. 1985. Photosynthesis and Transpiration in Leaves and Ears of Wheat and Barley Varieties. *Journal of Experimental Botany* 36:432-440. Available at <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/36.3.432> (accessed April 13, 2023).
- Bodner G, Nakhforoosh A, Kaul H-P. 2015. Management of crop water under drought: a review. *Agronomy for Sustainable Development* 35:401-442. Available at <http://link.springer.com/10.1007/s13593-015-0283-4> (accessed March 14, 2023).
- Boogaard R, Alewijnse D, Veneklaas EJ, Lambers H. 1997. Growth and water-use efficiency of 10 *Triticum aestivum* cultivars at different water availability in relation to allocation of biomass. *Plant, Cell & Environment* 20:200-210. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-60.x> (accessed April 14, 2023).
- Brant V. 2020. Efektivní hospodaření s vodou a eliminace degradace půdy v pěstebních systémech kukuřice seté. Agrární komora České republiky, Praha.

- Brázdil R, Trnka M. 2015. Historie počasí a podnebí v Českých zemích: minulost, současnost, budoucnost. Centrum výzkumu globální změny Akademie věd České republiky, Brno.
- Cauvain SP. 2003. Bread Making: Improving quality. Woodhead Publishing.
- Clarke JM, Richards RA, Condon AG. 1991. Effect of drought stress on residual transpiration and its relationship with water use of wheat. *Canadian Journal of Plant Science* 71:695-702. Available at <http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.4141/cjps91-102> (accessed April 13, 2023).
- Close TJ. 1997. Dehydrins: A commonality in the response of plants to dehydration and low temperature. *Physiologia Plantarum* 100:291-296. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1399-3054.1997.tb04785.x> (accessed March 4, 2023).
- Comas LH, Becker SR, Cruz VMV, Byrne PF, Dierig DA. 2013. Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science* 4. Available at <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2013.00442/abstract> (accessed March 28, 2023).
- Condon AG, Richards RA, Rebetzke GJ, Farquhar GD. 2004. Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany* 55:2447-2460. Available at <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/erh277> (accessed April 9, 2023).
- Delauney AJ, Verma DPS. 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The Plant Journal* 4:215-223. Available at <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-313X.1993.04020215.x> (accessed March 23, 2023).
- Driever SM, Lawson T, Andralojc PJ, Raines CA, Parry MAJ. 2014. Natural variation in photosynthetic capacity, growth, and yield in 64 field-grown wheat genotypes. *Journal of Experimental Botany* 65:4959-4973. Available at <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/eru253> (accessed April 8, 2023).
- Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development* 29:185-212. Available at <http://link.springer.com/10.1051/agro:2008021> (accessed March 28, 2023).
- Farquhar GD, Richards RA. 1984. Isotopic Composition of Plant Carbon Correlates With Water-Use Efficiency of Wheat Genotypes. *Functional Plant Biology* 11. Available at <http://www.publish.csiro.au/?paper=PP9840539> (accessed March 4, 2023).
- Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33:317-345. Available at <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533> (accessed April 9, 2023).
- Fischer RA, Rees D, Sayre KD, Lu Z-M, Condon AG, Saavedra AL. 1998. Wheat Yield Progress Associated with Higher Stomatal Conductance and Photosynthetic Rate, and Cooler Canopies. *Crop Science* 38:1467-1475. Available at

- <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.2135/cropsci1998.0011183X003800060011x> (accessed April 8, 2023).
- Gaju O, DeSilva J, Carvalho P, Hawkesford MJ, Griffiths S, Greenland A, Foulkes MJ. 2016. Leaf photosynthesis and associations with grain yield, biomass and nitrogen-use efficiency in landraces, synthetic-derived lines and cultivars in wheat. *Field Crops Research* 193:1-15. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429016301022> (accessed March 20, 2023).
- Gloser V, Baláž M, Korovetska H, Gloser J. 2011. Fyziologické důsledky působení nedostatku vody na rostliny chmele. *Úroda: Vědecká příloha*:6. Masarykova univerzita Brno. Available at <http://www.cbks.cz/rostliny2011/prispevky/GloserBalazKorovetska.pdf> (accessed April 8, 2023).
- Guo Z, Zhao Y, Röder MS, Reif JC, Ganai MW, Chen D, Schnurbusch T. 2018. Manipulation and prediction of spike morphology traits for the improvement of grain yield in wheat. *Scientific Reports* 8. Available at <https://www.nature.com/articles/s41598-018-31977-3> (accessed April 7, 2023).
- Hakim et al. 2018. Osmotin: A plant defense tool against biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology and Biochemistry* 123:149-159. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0981942817304059> (accessed March 23, 2023).
- Hancock JF. 2004. *Plant evolution and the origin of crop species*. 2nd ed. CABI Pub., New York, NY.
- Holková L, Mikulková P, Hrstková P, Prášil IT, Chaloupek O, Bradáčová M. 2010. Dehydrins as stress proteins related to frost tolerance of barley. *Kvasny Prumysl* 56:83-87. Available at <http://kvasnyprumysl.cz/doi/10.18832/kp2010010.html> (accessed March 4, 2023).
- Huawei L, Shouwei H, Weibao Y, Bin Z, Ligan K, Fahong W. 2022. Crop exposure to waterlogging stress: responses to physiological, biochemical, and molecular levels. 59-72 in *Sustainable Crop Productivity and Quality Under Climate Change*. Elsevier. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780323854498000075> (accessed April 13, 2023).
- Chaudhary C, Sharma N, Khurana P. 2021. Decoding the wheat awn transcriptome and overexpressing TaRca1 β in rice for heat stress tolerance. *Plant Molecular Biology* 105:133-146. Available at <https://link.springer.com/10.1007/s11103-020-01073-0> (accessed April 13, 2023).
- Chen K, Roca M. 2018. In vitro bioavailability of chlorophyll pigments from edible seaweeds. *Journal of Functional Foods* 41:25-33. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1756464617307508> (accessed April 11, 2023).
- Kanwal H, Muhammad Ashraf, Ashraf M. 2011. Assessment of salt tolerance of some newly developed and candidate wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars using gas exchange and chlorophyll fluorescence attributes. *Pak. J. Bot.* 43.6:2693-2699.

- Kellogg EA. 2001. Evolutionary History of the Grasses. *Plant Physiology* 125:1198-1205. Available at <https://academic.oup.com/plphys/article/125/3/1198/6109905> (accessed February 26, 2023).
- Khan MIR, Reddy P. S., Ferrante A, Khan N. A. 2019. *Plant Signaling Molecule: Role and Regulation under Stressful Environments*. Woodhead Publishing is an imprint of Elsevier.
- Konvalina P, Moudrý J. 2008. Pěstování pšenice seté v ekologickém zemědělství: metodika pro praxi. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, České Budějovice.
- Konvalina P, Stehno Z, Capouchová I. 2012. Výběr a hodnocení genotypů jarních forem dosud málo využívaných druhů pšenice, vhodných pro udržitelné systémy hospodaření: metodika pro praxi. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.
- Kosová K, Nešporová T, Musilová J, Cit Z, Vítámvás J, Vítámvás P, Prášil IT. 2021. Hodnocení suchovzdornosti obilnin v raných fázích růstu rostlin. Výzkumný ústav rostlinné výroby, p.
- Kosová K, Vítámvás P. 2017. Odezva pšenice seté a ječmene setého na stres sucha: problémy a přístupy. 21-26in Aktuální poznatky v pěstování , šlechtění, ochraně rostlin a zpracování produktů. Úroda 12.
- Křen J. 1998. Metodika pěstování ozimých obilnin: [pšenice ozimá, ječmen ozimý, žito, tritikále]. Zemědělský výzkumný ústav, Kroměříž.
- Kulkarni M, Soolanayakanahally R, Ogawa S, Uga Y, Selvaraj MG, Kagale S. 2017. Drought Response in Wheat: Key Genes and Regulatory Mechanisms Controlling Root System Architecture and Transpiration Efficiency. *Frontiers in Chemistry* 5. Available at <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fchem.2017.00106/full> (accessed April 9, 2023).
- Larcher W. 1988. *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia, Praha.
- Larcher W. 2003. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Lawlor DW. 2012. Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities. *Journal of Experimental Botany* 64:83-108. Available at <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/ers326> (accessed March 3, 2023).
- 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. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378377415301979> (accessed April 8, 2023).
- Liu M. 2012. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence to drought stress in two maize cultivars. *African Journal of agricultural research* 7. Available at <http://www.academicjournals.org/AJAR/abstracts/abstracts/Abstracts%202012/4%20Sep%20t/Liu%20et%20al.htm> (accessed April 9, 2023).

- Li X-feng, Bin D, Hong-gang W. 2014. Awn anatomy of common wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relatives. *Caryologia* 63:391-397. Available at <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/00087114.2010.10589751> (accessed April 11, 2023).
- Maoka T. 2020. Carotenoids as natural functional pigments. *Journal of Natural Medicines* 74:1-16. Available at <http://link.springer.com/10.1007/s11418-019-01364-x> (accessed April 11, 2023).
- Maphosa L et al. 2014. Genetic control of grain yield and grain physical characteristics in a bread wheat population grown under a range of environmental conditions. *Theoretical and Applied Genetics* 127:1607-1624. Available at <http://link.springer.com/10.1007/s00122-014-2322-y> (accessed April 7, 2023).
- Martínek P. 2018. Genové zdroje pšenice: Šlechtitelský seminář. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Kroměříž.
- Martínek P. 2018. Nová metoda získávání hybridů pro potřeby šlechtění pšenice. Agrotest fyto, s.r.o., Kroměříž.
- Martínek P, Lecianová E, Dobrovolská OB. 2022. Šlechtění pšenice na výnos a mnohořadý klas. *Obilnářské listy* 2022:43-47. Zemědělský výzkumný ústav Kroměříž, s.r.o., Brno.
- Maseda PH, Fernandez RJ. 2006. Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany* 57:3963-3977. Available at <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/erl127> (accessed March 14, 2023).
- Maxwell K, Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51:659-668. Available at <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jexbot/51.345.659> (accessed April 5, 2023).
- Moustakas M, Ouzounidou G, Lannoye R. 1993. Rapid Screening for Aluminum Tolerance in Cereals by Use of the Chlorophyll Fluorescence Test. *Plant Breeding* 111:343-346. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1439-0523.1993.tb00653.x> (accessed April 11, 2023).
- Murchie EH, Lawson T. 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany* 64:3983-3998. Available at <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/ert208> (accessed April 5, 2023).
- Niroula A, Khatri S, Timilsina R, Khadka D, Khadka A, Ojha P. 2019. Profile of chlorophylls and carotenoids of wheat (*Triticum aestivum* L.) and barley (*Hordeum vulgare* L.) microgreens. *Journal of Food Science and Technology* 56:2758-2763. Available at <http://link.springer.com/10.1007/s13197-019-03768-9> (accessed April 11, 2023).
- Noiraud N, Maurousset L, Lemoine R. 2001. Transport of polyols in higher plants. *Plant Physiology and Biochemistry* 39:717-728. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S098194280101292X> (accessed March 28, 2023).

- Nyachiro JM, Briggs KG, Hoddinott J, Johnson-Flanagan AM. 2001. Chlorophyll Content, Chlorophyll Fluorescence and Water Deficit in Spring Wheat. *Cereal Research Communications* 29:135-142. Available at <http://link.springer.com/10.1007/BF03543653> (accessed April 11, 2023).
- Parry MAJ, Madwick PJ, Carvalho JFC, Andralojc PJ. 2007. Prospects for increasing photosynthesis by overcoming the limitations of Rubisco. *The Journal of Agricultural Science* 145:31-43. Available at https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0021859606006666/type/journal_article (accessed April 8, 2023).
- Pereira LB, Gambarini VM de O, de Menezes AB, Ottoboni LMM, Vicentini R. 2021. Responses of the sugarcane rhizosphere microbiota to different levels of water stress. *Applied Soil Ecology* 159. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0929139320307460> (accessed April 14, 2023).
- Porra RJ, Thompson WA, Kriedemann PE. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 975:384-394. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0005272889803470> (accessed April 8, 2023).
- Pulkrábek J, Capouchová I, Hamouz K. 2003. *Speciální fytotechnika. Česká zemědělská univerzita, Katedra rostlinné výroby, Praha.*
- Rizza F et al. 2011. Diversity in the Response to Low Temperature in Representative Barley Genotypes Cultivated in Europe. *Crop Science* 51:2759-2779. Available at <http://doi.wiley.com/10.2135/cropsci2011.01.0005> (accessed April 9, 2023).
- Rockström J, Falkenmark M. 2000. Semiarid Crop Production from a Hydrological Perspective: Gap between Potential and Actual Yields. *Critical Reviews in Plant Sciences* 19:319-346. Available at <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/07352680091139259> (accessed April 14, 2023).
- Rovenská B. 1968. *Anatomický atlas pšenice. Academia, Praha.*
- Rožnovský J. 2014. *Extrémy oběhu vody v krajině: sborník abstraktů a CD s příspěvky z mezinárodní konference Mikulov. Nakladatelství Českého hydrometeorologického ústavu, Praha.*
- Samanta T, Kotamreddy JNR, Ghosh BC, Mitra A. 2017. Changes in targeted metabolites, enzyme activities and transcripts at different developmental stages of tea leaves: a study for understanding the biochemical basis of tea shoot plucking. *Acta Physiologiae Plantarum* 39. Available at <http://link.springer.com/10.1007/s11738-016-2298-0> (accessed April 11, 2023).

- Sanchez-Rodriguez J, Perez P, Martinez-Carrasco R. 1999. Photosynthesis, carbohydrate levels and chlorophyll fluorescence-estimated intercellular CO₂ in water-stressed *Casuarina equisetifolia* Forst. & Forst. *Plant, Cell and Environment* 22:867-873. Available at <http://doi.wiley.com/10.1046/j.1365-3040.1999.00447.x> (accessed April 9, 2023).
- Shao H-B, Chu L-Y, Jaleel CA, Zhao C-X. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331:215-225. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1631069108000048> (accessed April 4, 2023).
- Sikder S, Foulkes J, West H, Silva J, Gaju O, Greenland A, Howell P. 2015. Evaluation of photosynthetic potential of wheat genotypes under drought condition. *Photosynthetica* 53:47-54. Available at <http://ps.ueb.cas.cz/doi/10.1007/s11099-015-0082-9.html> (accessed April 13, 2023).
- Sorwong A, Sakhonwasee S. 2015. Foliar Application of Glycine Betaine Mitigates the Effect of Heat Stress in Three Marigold (*Tagetes erecta*) Cultivars. *The Horticulture Journal* 84:161-171. Available at https://www.jstage.jst.go.jp/article/hortj/84/2/84_MI-038/_article (accessed March 5, 2023).
- Souza RP, Machado EC, Silva JAB, Lagôa AMMA, Silveira JAG. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and Experimental Botany* 51:45-56. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0098847203000595> (accessed April 14, 2023).
- Tomás M, Medrano H, Pou A, Escalona JM, Martorell S. 2012. Water-use efficiency in grapevine cultivars grown under controlled conditions: effects of water stress at the leaf and whole-plant level. *Australian Journal of Grape and Wine Research* 18:164-172. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1755-0238.2012.00184.x> (accessed April 4, 2023).
- Vadez V, Kholova J, Medina S, Kakker A, Anderberg H. 2014. Transpiration efficiency: new insights into an old story. *Journal of Experimental Botany* 65:6141-6153. Available at <https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/eru040> (accessed April 13, 2023).
- Viktorová J, Krásný L, Kamlar M, Novaková M, Macková M, Macek T. 2012. Osmotin, a Pathogenesis-Related Protein. *Current Protein & Peptide Science* 13:672-681. Available at <http://www.eurekaselect.com/openurl/content.php?genre=article&issn=1389-2037&volume=13&issue=7&spage=672> (accessed March 23, 2023).
- Wang W, Vinocur B, Shoseyov O, Altman A. 2004. Role of plant heat-shock proteins and molecular chaperones in the abiotic stress response. *Trends in Plant Science* 9:244-252. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138504000603> (accessed March 4, 2023).

- Wang Y, Zhang X, Liu X, Zhang X, Shao L, Sun H, Chen S. 2013. The effects of nitrogen supply and water regime on instantaneous WUE, time-integrated WUE and carbon isotope discrimination in winter wheat. *Field Crops Research* 144:236-244. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0378429013000397> (accessed April 4, 2023).
- Yevjevich V. 1967. in *Objective approach to definitions and investigations of continental hydrologic droughts: Hydrology papers*. Colorado State University, Colorado.
- Zámečníková B, Hejník V, Novák V. 2000. Použití metod studia fyziologie rostlin při hodnocení tolerance ječmene a pšenice ke stresu. Česká zemědělská univerzita v Praze, Katedra botaniky a fyziologie rostlin, Praha. Available at <http://www.agris.cz/clanek/107507/pouziti-metod-studia-fyziologie-rostlin-pri-hodnoceni-tolerance-jecmene-a-psenice-ke-stresu> (accessed April 14, 2023).
- Zeist W van. 1976. On macroscopic traces of food plants in southwestern Asia (with some reference to pollen data). 27-41 in *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*. Available at <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.1976.0068>.
- Zhang H, Oweis TY, Garabet S, Pala M. 1998. Water-use efficiency and transpiration efficiency of wheat under rain-fed conditions and supplemental irrigation in a Mediterranean-type environment. *Plant and Soil* 201:295-305. Available at <http://link.springer.com/10.1023/A:1004328004860> (accessed April 8, 2023).
- Zimolka J. 2005. *Pšenice: pěstování, hodnocení a užití zrna*. Profi Press, Praha.
- Zulfiqar F, Ashraf M, Siddique KHM. 2022. Role of Glycine Betaine in the Thermotolerance of Plants. *Agronomy* 12. Available at <https://www.mdpi.com/2073-4395/12/2/276> (accessed March 5, 2023).
- Triticum. 2019. Utah State University. Available at http://floranorthamerica.org/File:FNA24_P110_Triticum_pg_276.jpeg (accessed February 26, 2023).
- Agro cs: Zahradnické substráty. 2022. Říkov. Available at <https://www.agro.cz/substraty> (accessed February 9, 2023).
- Selgen. 2022. Selgen. Available at <https://selgen.cz/psenice-ozima/bohemia/> (accessed April 7, 2023).
- Osevní plochy ozimých plodin pro sklizeň v roce 2022. 2022. Praha. Available at <https://www.czso.cz/cso/czso/osevni-plochy-ozimych-plodin-pro-sklizen-v-roce-2022> (accessed February 27, 2023).
- Meteorologický slovník výkladový terminologický: s cizojazyčnými názvy hesel ve slovenštině, angličtině, němčině, francouzštině a ruštině. 1993. Academia, Praha.
- Genetické zdroje rostlin a změna klimatu. 2015. Ministerstvo zemědělství, Praha.
- Žalud Z, Trnka M, Hlavinka P. 2019. *Zemědělské sucho v České republice - vývoj, dopady a adaptace*. Agrární komora České republiky, Praha.