

Acta fytotechnica et zootechnica 3  
Nitra, Slovaca Universitas Agriculturae Nitriae, 2010, s. 67–71

## BIOINDIKÁCIA TERMOTOLERANCIE FOTOSYNTETICKÉHO APARÁTU PŠENICE OZIMNEJ (*TRITICUM AESTIVUM* L.)

### BIOINDICATION OF THERMOTOLERANCE OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) PHOTOSYNTHETIC APPARATUS

Marián BRESTIČ, Katarína OLŠOVSKÁ, Jana PIVKOVÁ

Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre

In a screening test for winter wheat (*Triticum aestivum* L.) thermotolerance 31 genotypes and landraces of different world proveniences were cultivated in a control environment of laboratory growth chamber. High temperature of 40 °C was applied on leaf segments of all genotypes to induce increased heat sensitiveness or tolerance. A polyphasic enhancement of chlorophyll  $\alpha$  fluorescence intensity up to 1 s (Kautsky induction curve) was measured before and after the heat treatment and a set of basic ( $F_0$ ,  $F_m$ ,  $F_v$ ) and derived parameters of chlorophyll fluorescence was calculated from the induction curve. The results show that maximal photochemical PSII efficiency ( $F_v/F_m$ ), relative variable fluorescence at 0.3 ms ( $W_k$ ), performance index (P.I. abs) and effective energy dissipation from active reaction centers ( $Dl_0/CS_0$ ) were the most sensitive parameters to the applied high temperature and allowed to differentiate groups of studied wheat genotypes from the most heat sensitive (e.g. Slovak present genotypes) to the most heat tolerant (e.g. old Slovak landraces). Therefore the technique of chlorophyll fluorescence in a fast kinetics is useful for practical identification of more heat tolerant crops and other genetic resources, and in addition it can bring a lot of theoretical information about the heat effect on plant photosynthetic performance.

**Key words:** heat stress, chlorophyll  $\alpha$  fluorescence, photosystem II, thermotolerance, wheat

Fotosyntéza je jedinečným procesom v prírode. Zahŕňa komplex procesov spojených s konverziou fotónov slnečného žiarenia, ich transformáciou vo fotochemických procesoch, fixáciou  $CO_2$  a tvorbou asimilátov, od ktorých je závislý rast, tvorba biomas, formy a dynamika populácií. Od efektívnosti práce fotosyntetického aparátu a prerozdelenia asimilátov je závislá biodiverzita rastlín, ako aj úspešnosť kultúrnych druhov a ich genotypov.

Počas evolúcie prechádzali jej regulačné mechanizmy prispôbovaním sa na rôzne klimatické zmeny, adaptovali sa napr. na silné a slabé ožiarenie, nedostatok vody, nízke a vysoké teploty, a pod., čo umožňuje fungovanie fotosyntézy aj v rýchlo sa meniacich až extrémnych podmienkach, hoci na druhej strane dochádza aj k jej inhibícii. Prostredie je často vnímané ako komplexný faktor, ktorý moduluje, resp. limituje rastovo-produkčné procesy rastlín (Sharkey, 1985; Repková et al., 2009). Keďže sucho a vysoké teploty sa stávajú potenciálnou hrozbou pre zníženie úrod prakticky vo všetkých regiónoch sveta, tieto dva faktory sa stávajú dôležitým aspektom štúdia tolerancie rastlín (Knight and Ackerly, 2002; Kotak et al., 2007; Živčák et al., 2008). Problém tolerancie na environmentálne stresy je komplexný, polygénne založený, dotýkajúci sa rôznych procesov, funkcií (Jiao et al., 1996; Law et al., 1999), vlastností orgánov, vzťahov v komplexe zdroj – sink asimilátov až produkčných vlastností plodín (Hay and Porter, 2006). Reakcie rastlín na sucho v letnom období sú často doprevádzané aj prispôbovaním sa vysokej teplote. Z toho dôvodu boli rozpracované aj testy termotolerancie fotosyntetického aparátu rôznych druhov rastlín (Wolf et al., 1990; Srivastava et al., 1997; Wang et al., 2003; Nogués et al., 2007). Na vysoké teploty sú citlivé viaceré fyziologicko-biochemické procesy (Salvucci et al., 2004; Brestič et al., 2008; Datko et al., 2008). Je známe, že vysoká teplota inhibuje fotosyntetickú fixáciu  $CO_2$  bez zníženia vodivosti prieduchov, a to cestou poškodenia fotosyntetického

elektrónového transportu, najmä na strane fotosystému II (PSII) alebo inhibíciou aktivity enzýmu Rubisco (Bilger et al., 1984; Haldimann and Feller, 2004). Výrazná citlivosť na vysokú teplotu je špecificky na úrovni kyslík uvoľňujúceho komplexu (OEC) v PS II, kde spôsobuje disociáciu 33 kDa proteínu (Yamane et al., 1997; Yamasaki et al., 2002), a tým reverzibilnú inhibíciu aktivity PSII (Lu and Zhang, 1999). Taktiež bolo zdokumentované, že vysoká teplota vyvoláva inhibíciu elektrónového toku od primárneho alebo sekundárneho plastochinónového akceptora na akceptorovej strane PS II (Bukhov et al., 1990) a odpojenie periférnych anténnych komplexov PS II od ich hlavného komplexu (Srivastava et al., 1997; Yamane et al., 1997). Je teda evidentné, že analýza aktivity PSII môže byť vhodným kritériom pre posúdenie citlivosti genetických zdrojov na vysokú teplotu. Niektoré práce ukazujú na rozdielne reakcie rôznych skupín genetických zdrojov rastlín, ako aj rozdielne metodologické aspekty (Pastenes and Horton, 1999; Brestič et al., 2005; Reynolds et al., 2005; Guchou et al., 2007; Pivková et al., 2008), ktoré umožňujú študovať čiastkové procesy fotosyntézy a prispieť k poznaniu presných a expeditívnych selekčných kritérií, o ktorých sa diskutuje v prácach využiteľných v šľachtení (Singh et al., 2007; Whitcombe et al., 2008).

Cieľom tohto príspevku je poukázať na význam biologických aspektov agrobiodiverzity a testovať citlivosť fotosyntetických reakcií genetických zdrojov pšenice pre ich využitie v skríningu na termotoleranciu.

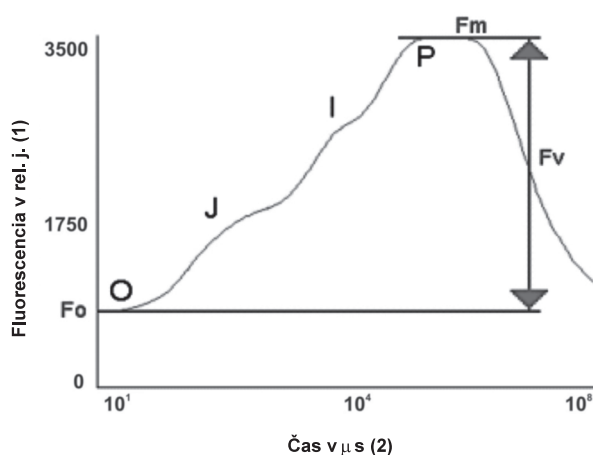
## Materiál a metódy

Pre štúdium termotolerancie genetických zdrojov pšenice a testovanie citlivosti vybraných fotosyntetických skríningových parametrov bolo testovaných 31 genotypov pšenice letnej

formy ozimnej (*Triticum aestivum* L.) rôznej proveniencie vrátane slovenských krajových odrôd: Komfort (Rakúsko), Biscay (Nemecko), Griffen (V. Británia), GK Forrás (Maďarsko), Tamaro (Švajčiarsko), Vendur (SK), Astella (SK), Verna (Taliano), Gedania (Poľsko), Echo (Rusko), Malvína (SK), Venistar (SK), Torysa (SK), Vanda (SK), Košútska (SK), Víglašská červenoklasá (SK), Šamorínska (SK), Vrakunská (SK), Radošínska Norma (SK), Steklovidnaja 24 (Kazachstan), Mottin (Taliano), Bbyo 17 (Turecko), Dagdas 94 (Turecko), Pehlivan (Turecko), Mewa (Poľsko), Shaaan 8007-7 (Čína), Chua-bej (Čína), Hokushin (Japonsko), Nambu Komugi (Japonsko), Piopio 4 (Mexiko), Shark-4 (Mexiko). Osivo pokrývajúce pestovateľské oblasti Strednej, Východnej, Mediteránnej a Západnej Európy, Strednej a Východnej Ázie a Latinskej Ameriky bolo získané z gémovej banky CVRV v Piešťanoch.

Založenie a ošetrovanie pokusov bolo realizované štandardným spôsobom v 2 l nádobách s pôdnym substrátom v klimatizovanej rastovej komore (Snijders 7500 VHOE, Holandsko) v laboratóriu KFR FAPZ. Svetelný režim bol nastavený na fotoperiódou 16 hodín svetlo a 8 hodín tma s prechodovou polovičnou intenzitou osvetlenia 1 h po zapnutí svetiel a 1 h pred vypnutím osvetlenia. Priemerná intenzita osvetlenia na úrovni listov bola  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Teplota vzduchu bola udržiavaná pomocou ventilačného a klimatizačného systému a dosahovala  $23^\circ\text{C}$  počas dňa a  $18^\circ\text{C}$  v noci.

Merania boli realizované na plne rozvinutých dospelých listoch všetkých 31 genotypov. Test na termotoleranciu sa realizoval na segmentoch listov vystavených najskôr úplnej tme po dobu 30 minút pri laboratórnej teplote a nasledovne v dĺžke 30 minút vysokej teplote ( $40^\circ\text{C}$ ) ich ponorením do vodného kúpeľa v uzatvorených plastických vreckách. Celý experiment sa uskutočnil v tme. Pred a po ošetrení vysokou teplotou bola meraná intenzita fluorescencie chlorofylu v rýchlej fáze prenos-



**Obrázok 1** Polyfázový nárast intenzity fluorescencie z bazálnej ( $F_0$ ) úrovne v trvaní cca 1 s, meraný na zatienennej vzorke listu bezprostredne po ožiarení veľmi silným aktinickým svetlom. Nárast je po dosiahnutí maximálnej úrovne intenzity fluorescencie ( $F_m$ ) doprevádzaný jej postupným asi 2 min poklesom až na rovnovážnu (steady-state) úroveň (tzv. Kautského indukčná krivka FCH)

**Figure 1** Polyphasic increase of basal chlorophyll a fluorescence intensity ( $F_0$ ) up to 1 sec. Measured on the fully darkened leaf sample followed by illumination with a strong actinic light. The increase up to the maximal fluorescence intensity ( $F_m$ ) is followed by continual 2-minute decrease of intensity up to the steady-state level (Kautsky induction of chlorophyll fluorescence)

(1) relative fluorescence, (2) time in  $\mu\text{s}$

ným fluorimetrom Handy PEA (Hansatech, UK) so saturačným pulzom  $3500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  v trvaní 1 s (obr. 1). Meraná krivka intenzity fluorescencie má polyfázový charakter s fázami O (nulová, resp. bazálna fluorescencia), J (redukcia primárneho akceptora elektrónov QA v PSII na QA<sup>-</sup>), I (zmena veľkosti zásoby plastochinónov) a fáza P (redukcia všetkých plastochinónov PQ na PQH<sub>2</sub>). Zozbierané údaje boli analyzované JIP testom podľa Strassera et al. (2000) (skrátka testu je odvodená od hlavných fáz indukčnej krivky FCH). Tento test poskytuje 46 parametrov indikujúcich bioenergetické vlastnosti fotosystému II (PSII) v stresových podmienkach. Použitý softvér pre JIP test bol Bioalyzer (verzia 1.3.). Softvér vyhodnocuje uvedené parametre graficky radarovým (lúčovitým) zoskupením relatívnych hodnôt všetkých parametrov stresovaných genotypov (v %) vo vzťahu k stresovému priemeru celého testovaného súboru.

#### Základné javy (fenomény) počas indukcie FCH:

- FCH – fluorescencia,
- ABS – absorpčný tok,
- RC – plne aktívne reakčné centrá,
- CS – „cross section“ – účinný prierez,
- TR – „trapping flux“ – transport elektrónov z antén do reakčného centra,
- ET – elektrónový transport z RC na primárny akceptor,
- DI – termálna disipácia (emisie energie vo forme tepla).

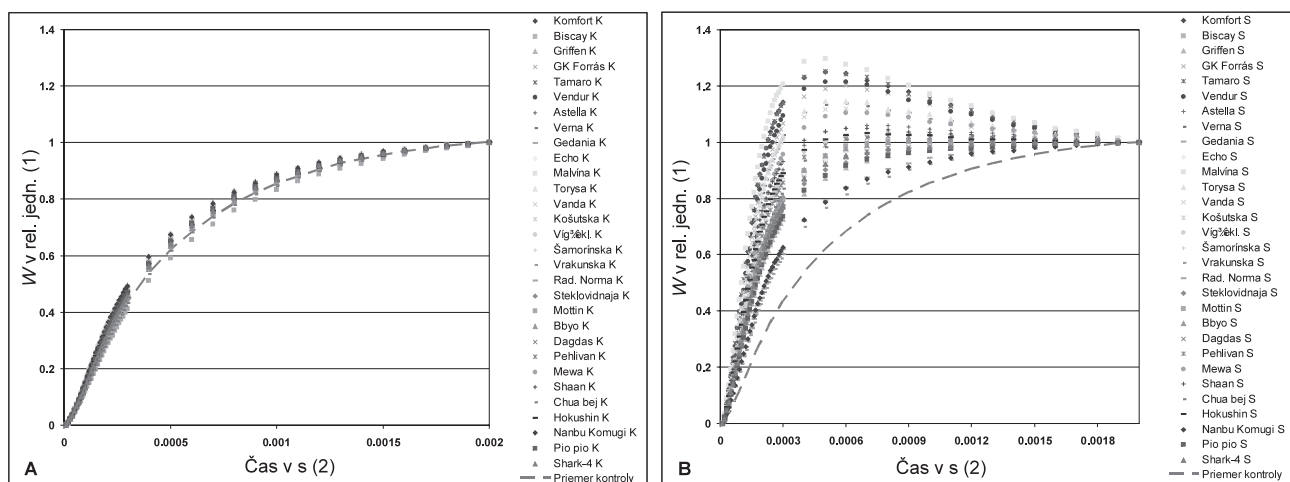
#### Hodnotené parametre fotosyntézy testovaných genotypov odvodené z JIP-testu:

- $F_v/F_m$  – maximálna fotochemická efektívnosť PSII, ktorá sa zisťuje v stave, kedy sú všetky RC otvorené. Je definovaná ako kvantový výťažok transportu elektrónov na primárny akceptor. Je známe, že veľký počet rastlín má pomerne stabilnú hodnotu ( $0,834 \pm 0,004$ ) tohto parametra (Björkman and Demming, 1987).
- $Wk$  – relatívna variabilná fluorescencia odvodená z rýchlej kinetiky FCH, meraná v čase 0,3 ms, vypočítaná ako:
 
$$Wk = (F_{0,3} - F_0) / (F_2 - F_0),$$
 kde:  
 $F_{0,3}$  a  $F_2$  – je fluorescencia chlorofylu meraná pri 0,3 a 2 ms  
 $F_0$  – bazálna (nulová) FCH v čase približne 50  $\mu\text{s}$ .
- $DIo/RCo$  – efektívna disipácia v aktívnych RC, t. j. pomer medzi celkovou disipáciou nezachytenej excitačnej energie zo všetkých RC, vzhľadom k počtu aktívnych RC. Disipácia môže byť vo forme tepla, fluorescencie alebo energie transferovanej do iných systémov.
- Performance index (P.I.) – index vitality fotosyntézy. Vyjadruje zmeny energetických kaskád (odklonenie toku energie v mieste PSII od normálneho priebehu).

## Výsledky a diskusia

V experimentoch so simulovanou vysokou teplotou sa podarilo zaznamenať rozdielne reakcie genotypov, ako aj mieru poškodenia tylakoidnej membrány chloroplastov. Viaceré publikácie ukázali na možnosti využitia fluorescencie chlorofylu pre detekciu zmien vo fotosyntetickom aparáte vplyvom extrémnych faktorov (Horton and Hague, 1998; Force et al., 2003 a ďalší). Z našich predchádzajúcich prác (Pivková et al., 2008; Živčák et al., 2008) vyplýva, že pokiaľ ide o nestomatické účinky vo fotosyntéze, relatívny nárast teploty presahujúcej už o 1 až  $2^\circ\text{C}$  teplotu  $37$  až  $38^\circ\text{C}$  môže viesť k výraznému interakčnému efektu so suchom.





**Obrázok 6** Normalizácia fluorescence chlorofylu vo fáze J nameraná pred (A) a po 30 minútovej inkubácii segmentov listov (B) pri teplote 40 °C pre skupinu 31 genotypov pšenice, pri ktorej je viditeľné objavenie sa tzv. K-kroku

**Figure 6** Normalized chlorophyll a fluorescence of 31 winter wheat genotypes measured at the J step before (A) and after 30-minute incubation of the leaf segments in the 40 °C water bath (B) with a K-step occurred  
(1) relative variable fluorescence ( $W$ ) in rel. units, (2) time in s

vali sa v rozsahu hodnôt 0,41 až 0,46 bez výraznejších rozdielov medzi genotypmi (obr. 6). Objavenie sa K-kroku v priebehu O-J-I-P krivky je typickým symptómom poškodenia komplexu vyvíjajúceho kyslík vo fotosystéme II (Lu and Zhang, 1999). Zaznamenali sme jeho nárast v rozpätí od 40% pri menej citlivých genotypoch po 120% pri najcitlivejších genotypoch.

Niektoré práce (Strasser, 2000; Srivastava et al., 1997 a ďalší) uvádzajú, že  $W_k$  je citlivejším, a preto i vhodnejším skríningovým kritériom v porovnaní s  $F_v/F_m$ , nakoľko jeho hodnoty pred stresom sú vyrovnanejšie a stabilnejšie, má jasný fyziologický význam a vo väčšine prípadov nie je citlivý na iné stresové faktory s výnimkou vysokej teploty. Merania  $W_k$  počas vegetácie ukazujú na postupné zvyšovanie termostability obilnín v ontogenéze, čo znamená, že v generatívnej fáze rastu a vývinu ani teplota 40 °C nemusí byť dostatočne vysoká pre indukciu K-kroku v porovnaní so skoršími rastovými fázami. V ďalšom výskume by bolo preto potrebné ontogenetickú reakciu genotypov na vysokú teplotu podrobnejšie zmonitorovať.

Na základe výsledkov z modelových experimentov s genotypmi pšenice letnej, f. ozimnej (*Triticum aestivum* L.) rôzneho geografického pôvodu možno formulovať niektoré závery:

- Meranie rýchlej kinetiky fluorescence chlorofylu a sa ukázalo ako účinný prostriedok pre monitorovanie vplyvu vysokej teploty na fotosyntetickú vitalitu rastlín. Zaznamenali sme rozdielne mechanizmy a prejavy účinku vysokej teploty na fotosyntetický aparát.
- Účinok vysokej teploty najvýraznejšie pôsobí na svetelnú reakciu v PS II. Teplota 40 °C spôsobuje poškodenie kyslík vyvíjajúceho komplexu (OEC). Ako indikátor poškodenia OEC môže byť objavenie sa K-kroku v priebehu indukčnej O-J-I-P krivky fluorescence chlorofylu v čase 0,3 ms (parameter  $W_k$ ). Najvýraznejší K-krok sa prejavil pri moderných genotypoch slovenskej, v širšom poňatí stredoeurópskej proveniencie (Malvína, Komfort, Vendur), najnižšie hodnoty  $W_k$  dosiahli staré krajové odrody (Vrakunská, Radošínska Norma) nasledované juhoeurópskymi a čínskymi genotypmi.
- Maximálny kvantový výťažok fotochémie ( $F_v/F_m$ ), je parametrom vhodným pre determináciu pôsobenia teplotného stresu a rozdielov v termostabilite fotosyntetického aparátu medzi genotypmi. Jeho selekčný význam bol potvrdený i ďalšími hodnotenými parametrami  $FCH$  (P.I.,  $Dlo/CS_o$  a  $W_k$ ) v prípade vyšpecifikovania slovenských krajových od-

rôd ako najtolerantnejších a moderných slovenských (resp. stredoeurópskych) genotypov ako najcitlivejších na vysokú teplotu.

- Zaradenie i ďalších vybraných znakov (predovšetkým fenológie, efektívnosti využitia vody, osmotického prispôsobenia pletív) vrátane metódy merania rýchlej kinetiky fluorescence chlorofylu do šľachtiteľského procesu môže viesť k efektívnejšiemu výberu odrôd, a tým pomôže tvorbe nových, ekostabilnejších genotypov.

Účinok klimatických extrémov je evidentný a prejavuje sa na každej hierarchickej úrovni ekosystémov, od molekulárnej úrovne po celistvé rastliny. Narastajúcim globálnym oteplením sa bude ich efekt stupňovane prejavovať v ťažko predvídateľných interakciách. Nie je známy jednoznačný vzťah medzi meniacim sa prostredím a biologickými aspektmi agrobiodiverzity. Preto budú študované reakcie genetických zdrojov nielen v prirodzenom prostredí, ale aj v riadených klimatických režimoch so simuláciou zmien vodných pomerov, účinku vysokých teplôt a silného žiarenia, zvýšenej koncentrácie  $CO_2$  v atmosfére.

## Súhrn

V selekčných testoch ozimnej pšenice (*Triticum aestivum* L.) na termotoleranciu sme pestovali 31 genotypov rôznej proveniencie vrátane krajových odrôd v kontrolovaných podmienkach laboratórneho klimatizovaného boxu. Na segmenty plne vyvinutých listov sme pôsobili teplotou 40 °C pre indukciu zvýšenej citlivosti, resp. tolerancie rastlín. Pred a po ošetrení vysokou teplotou bola meraná polyfázová indukčná krivka fluorescence chlorofylu do 1 s (Kautského indukčná krivka), z ktorej boli vypočítané základné ( $F_o$ ,  $F_m$ ,  $F_v$ ) a odvodené parametre fluorescence chlorofylu. Z výsledkov vyplýva, že parametre, ako je maximálna fotochemická efektívnosť PSII ( $F_v/F_m$ ), relatívna variabilná fluorescence pri 0,3 ms ( $W_k$ ), index vitality (P.I. abs.) a efektívna disipácia energie z aktívnych reakčných centier ( $Dlo/CS_o$ ) reagovali najcitlivejšie na aplikovanú vysokú teplotu, a tým umožnili vyselektovať skupiny genotypov a odrôd ozimnej pšenice od najcitlivejších (moderné slovenské a stredoeurópske genotypy) po najtolerantnejšie (slovenské krajové odrody, juhoeurópske a čínske). Na základe uvedeného metóda fluorescen-

cie chlorofylu v rýchlej fáze je užitočná pre praktickú identifikáciu termotolerantnejších plodín a odrôd a navyše môže priniesť veľa teoretických informácií o účinku vysokej teploty na štruktúru fotosyntetického aparátu a jeho funkčnosť.

**Kľúčové slová:** stres z vysokej teploty, fluorescencia chlorofylu a, fotosystém II, termotolerancia, pšenica

#### Podakovanie

„Táto publikácia bola vytvorená realizáciou projektu „Excelentné centrum ochrany a využívania agrobiodiverzity ECOVA“, na základe podpory operačného programu Výskum a vývoj financovaného z Európskeho fondu regionálneho rozvoja.“

#### Literatúra

- BILGER, H. W. – SCHREIBER U. – LANGE, O. L. 1984. Determination of leaf heat resistance: comparative investigation of chlorophyll fluorescence change and tissue necrosis methods. In: *Oecologia*, 1984, no. 63, p. 256–262.
- BRESTIČ M. – OLŠOVSKÁ, K. 2005. Effect of natural stress interaction on plant photochemical PSII efficiency: ecophysiological approach of key events and mechanisms detection. In: *Photosynthesis: Fundamental Aspects to Global Perspectives*, A. van der Est and D. Bruce (eds.), Alliance Communication Group, Lawrence, Kansas, USA, 2005, p. 606–607
- BRESTIČ, M. – ŽIVČÁK, M. – OLŠOVSKÁ, K. – REPKOVÁ, J. 2008. Functional study of PSII and PSI energy use and dissipation mechanisms in barley wild type and chlorina mutants under high light conditions. In: *Photosynthesis. Energy from the Sun*, J.F. Allen, E. Gantt, J.H. Golbeck & B. Osmond (eds.), Springer, 2008, p. 1409–1413
- BUKHOV, N. – SABAT, G. S. C. – MOHANTY, P. 1990. Analysis of chlorophyll a fluorescence changes in weak light in heat treated *Amaranthus* chloroplasts. In: *Photosynthesis Research*, 1990, no. 23, p. 81–87.
- DATKO M. – ŽIVČÁK, M. – BRESTIČ, M. 2008. Proteomic analysis of barley (*Hordeum vulgare* L.) leaves as affected by high temperature treatment. In: *Photosynthesis. Energy from the Sun*, J.F. Allen, E. Gantt, J.H. Golbeck & B. Osmond (eds.), 14th International Congress on Photosynthesis, Springer, 2008, p. 1523–1527
- FORCE, L. – CRITCHLEY, C. – VAN RENSEN, J.J.S. 2003. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants. *Photos. Research*, 2003, no. 78, p. 17–33
- GUCHOU, S. – XIAOPING, Z. – XIAOJING, L. – PING, Z. 2007. Effects of moderate high-temperature stress on photosynthesis in tree saplings of constructive tree species of subtropical forest. In: *Acta Ecologica Sinica*, 2007, no. 27, p. 1283–1290
- HAY, R. – PORTER J. 2006. The physiology of crop yield. Blackwell Publ., 2006, 314 p ISBN 978-14051-0859-1.
- HALDIMANN, P. – FELLER, U. 2004. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of RubisCo. In: *Plant, Cell and Environment*, 2004, no. 27, p. 1169–1183.
- HORTON, P. – HAGUE, A. 1998. Studies on the induction of chlorophyll fluorescence in isolated barley protoplasts. IV. Resolution of non-photochemical quenching. In: *Bioch. Biophys. Acta*, 1988, no. 932, p. 107–115.
- IBRAHIM, A. M. H. – QUICK, J. S. 2001. Genetic Control of High Temperature Tolerance in Wheat as Measured by Membrane Thermal Stability. In: *Crop Science*, 2001, no. 41, p. 1405–1407.
- JIAO, J. – GRODZINSKI, B. 1996. The effect of leaf temperature and photorespiratory conditions on export of sugars during steady-state photosynthesis in *Salvia splendens*. In: *Plant Physiology*, 1996, no. 111, p. 169–178.
- KNIGHT, C. A. – ACKERLY, D. D. 2002. An ecological and evolutionary analysis of photosynthetic thermotolerance using the temperature dependent increase in fluorescence. In: *Oecologia*, 2002, no. 130, p. 505–514.
- KOTAK, S. – LARKINDALE, J. – LEE, U. – VON KOSKULL-DORING, P. – VIERLING, E. – SCHARF, K. D. 2007. Complexity of the heat stress response in plants. In: *Current Opinion in Plant Biology*, 2007, no. 10, p. 310–326.
- LAW, D. R. – CRAFTS-BRANDNER, S. J. 1999. Inhibition and Acclimation of Photosynthesis to Heat Stress Is Closely Correlated with Activation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase. In: *Plant Physiology*, 1999, no. 120, p. 173–181.
- LU, Co. – ZHANG, J. 1999. Effect of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. In: *Journal Exp Botany*, 1999, no. 50, p. 1199–1206
- NOGUÉS, S. – ALEGRE, L. – ARAUS, J.L. – PEREZ-ARANDA L. – LANNOYE R. 2007. Modulated chlorophyll fluorescence and photosynthetic gas exchange as rapid screening methods for drought tolerance in barley genotypes. In: *Photosynthetica*, vol. 30, 2007, no. 3, p. 465–474.
- PASTENES, C. – HORTON, P. 1999. Resistance of photosynthesis to high temperature in two bean varieties (*Phaseolus vulgaris* L.). In: *Photosynthesis Research*, 1999, no. 62, p. 197–203.
- PIVKOVÁ, J. – BRESTIČ, M. – OLŠOVSKÁ, K. – ŽIVČÁK, M. 2008. Využitie fluorescencie chlorofylu pri testovaní termotolerability genotypov pšenice. In: *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin*. Praha : ČZU, 2008, s. 277–280. ISBN 978-80-87011-18-8.
- REPKOVÁ J. – BRESTIČ M. – OLŠOVSKÁ K. 2009. Leaf growth under temperature and light control. In: *Plant Soil Environmet*, 2009, no. 12, p. 551–557
- REYNOLDS M.P. – MUJEEB-KAZI A. – SAWKINS M. 2005. Prospects for utilising plant-adaptive mechanisms to improve wheat and other crops in drought- and salinity-prone environments. In: *Ann. Appl. Biol.*, 2005, no. 146, p. 239–259.
- RICHTER, H. 1997. Water relations in plants in the field: some comments on the measurement of selected parameters. In: *J. Exp. Bot.*, 1997, no. 48, p. 2–7.
- SALVUCCI, M. E. – CRAFTS-BRANDNER, S. J. 2004. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. In: *Physiologia Plantarum*, 2004, no. 120, p. 179–186.
- SHARKEY, T.D. 1985. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. In: *Bot. Review*, 1985, no. 51, p. 53–105.
- SINGH, R. P. – PRASAD, P. V – SUNITA, K. – GIRI, S. N. – REDDY, K. R. 2007. Influence of High Temperature and Breeding for Heat Tolerance in Cotton: A Review. In: *Advances in agronomy*, 2007, no. 93, p. 313–385.
- SRIVASTAVA, A. – GUISE, B. – GREPPIN, H. – STRASSER, R. J. 1997. Regulation of antenna structural and electron transport in photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. In: *Biochimica et Biophysica Acta*, 1997, no. 1320, p. 95–106.
- STRASSER, R. J. – SRIVASTAVA, A. – TSIMILLI-MICHAEL M. 2000. The fluorescence transient as a tool to characterise and screen photosynthetic samples. In: *Probing Photosynthesis Mechanisms, Regulation and Adaptation*. London and New York : Taylor and Francis, 2000, no. 25, p. 445–483.
- WANG, W. – VINCOUR, B. – ALTMAN, A. 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. In: *Curr. Opin. Biotech.*, 2003, no. 12, p. 144–149.
- WHITCOMBE, J.R. – HOLLINGTON, P.A. – HOWARTH, C.J. – READER, S. – STEELE, K.A. 2008. Breeding for abiotic stresses for sustainable agriculture. *Phil. Transact. R. Soc.*, 2008, no. 363, p. 703–716.
- WOLF, S. – OLESINSKI, A. A. – RUDICH, J. – MARANI, A. 1990. Effect of high temperature on photosynthesis in potatoes. In: *Annals of Botany*, 1990, no. 65, 179–185.
- ŽIVČÁK, M. – BRESTIČ, M. – OLŠOVSKÁ, K. 2008. Application of Photosynthetic Parameters in the Screening of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Genotypes for Improved Drought and High Temperature Tolerance. In: *Photosynthesis. Energy from the Sun*, J.F. Allen, E. Gantt, J.H. Golbeck & B. Osmond (eds.), Springer, 2008, p. 1247–1250
- YAMANE, Y. – KASHINO, Y. – KOIKE, H. – SATOH, K. 1997. Increases in the fluorescence  $F_0$  level and reversible inhibition of photosystem II reaction center by high-temperature treatments in higher plants. In: *Photosynthesis Research*, 1997, no. 52, p. 57–64.
- YAMASAKI, T. – YAMAKAWA, T. – TAMANE, Y. et al. 2002. Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. In: *Plant Physiology*, 2002, no. 128, p. 1087–1097.

#### Kontaktná adresa:

prof. Ing. Marián Brestič, CSc., Katedra fyziológie rastlín, Slovenská poľnohospodárska univerzita v Nitre, Tr. A. Hlinku 2, 949 76 Nitra, e-mail: Marian.Brestic@uniag.sk