

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Lucie Chuchvalcová

Vliv teploty na vývoj rostlin: teplotní čas a jeho význam

(Bakalářská práce)

Vedoucí práce: RNDr. Hana Skálová, CSc.

Praha, 2012

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Vliv teploty na vývoj rostlin: teplotní čas a jeho význam“ vypracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a použitou literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 9. 5. 2012

Podpis

Poděkování

Děkuji vedoucí mé bakalářské práce paní RNDr. Haně Skálové za vstřícný přístup, poskytnuté rady a za všechnen čas, který se mnou strávila nad konzultací odborných článků.

Abstrakt

Vývoj rostlin je silně závislý na okolní teplotě. Vliv ostatních environmentálních faktorů je menší. V závislosti na okolní teplotě dochází k urychlení, nebo naopak zpomalení, enzymatických reakcí, a tím i vývoje rostliny. Faktory čas a teplotu integruje proměnná nazývaná teplotní čas, který je definován jako suma teplot nad spodním prahem vývoje, což je teplota, při jejímž dosažení vývoj zcela ustává. Po dosažení teplotní meze označované jako optimální teplota, při které je rychlost vývoje nejvyšší, dochází při dalším nárůstu teploty opět k zpomalování vývoje rostliny, a to rychlejším tempem než pro teplotní rozmezí mezi spodní hranicí vývoje a optimální teplotou. Jednotlivá vývojová stadia nastávají po uplynutí přesného teplotního času. Teplotní čas se využívá převážně v zemědělství pro předpovědi rychlosti vývoje a optimalizaci výnosu plodin, pro předpovědi určitého stadia vývoje plevelů a existují i práce zaměřené na planě rostoucí rostliny. Vliv teploty na vývoj rostliny se nejlépe studuje na vývoji jejích listů. Rychlost, s jakou se listy objevují na stonku, a převrácená hodnota této rychlosti nazývaná fylochron jsou často využívanými charakteristikami rostlin. Využití teplotního času oproti počtu dnů značně vylepšilo předpovědi fenologických jevů rostlin. Tato práce vysvětluje koncept teplotního času a shrnuje dosavadní poznatky o vlivu teploty na vývoj rostlin, obzvláště na vývoj listů.

Obsah

Slovník pojmů	7
Úvod.....	8
1 Úvod do problematiky.....	10
1.1 Vývoj rostliny	10
1.2 Rostlina jakožto poikilotermní organismus.....	10
1.3 Enzymatické reakce	10
1.4 Spodní a horní práh vývoje rostliny, optimální teplota	11
1.5 Praktické využití odvozených poznatků	12
2 Teplotní čas	13
2.1 Historie.....	13
2.2 Názorná ukázka výpočtu.....	14
2.3 Denní stupně růstu	14
2.3.1 Výpočet denních stupňů růstu	14
2.3.2 Způsoby vypočtení průměrné denní teploty	15
2.3.3 Úpravy základní rovnice pro výpočet denních stupňů růstu.....	16
2.3.4 Odchytky od lineárního modelu	16
2.4 Nelineární modely.....	16
2.5 Spodní práh vývoje	17
2.6 Kde měřit průměrnou denní teplotu?	18
2.7 Teplotní okno	19
3 Rychlost, kterou se vyvíjejí listy, fylochron	19
3.1 Teplotní fylochron a jeho převrácená hodnota.....	19
3.2 Bilineární teplotní fylochron	22
3.3 Vliv data výsevu rostliny na rychlost objevování se listů	23
4 Vlivy dalších faktorů na vývoj listů rostlin.....	23
4.1 Fotoperioda.....	23

4.2	Vliv ostatních faktorů	24
5	Mezidruhové a vnitrodruhové rozdíly v teplotních nárocích.....	25
	Závěr	29
	Seznam citované literatury	30

Slovník pojmů

anglický výraz	český překlad používaný v této práci (zkratka)
base temperature, lower developmental threshold	spodní práh vývoje (T_b)
growing degree-days	denní stupně růstu (GDD)
leaf appearance rate	rychlost, jakou se objevují listy na hlavním stonku (LAR)
mean square error	střední kvadratická chyba
phyllochron	fylochron jednotka kalendářní dny na list
phyllochron	teplotní fylochron jednotka denní stupně na list
thermal time	teplotní čas
thermal window	teplotní okno
upper critical temperature	horní práh vývoje (T_c)

Úvod

Rostliny patří do skupiny organismů, které nejsou schopné regulovat svou teplotu, a proto jsou závislé na příjmu teploty zvenčí. Průběh vnější teploty ovlivňuje změny rychlosti enzymatických reakcí, což má vliv na průběh metabolických procesů v organismu. Rychlost enzymatických reakcí vzrůstá od určité, pro každý druh organismu specifické, prahové hodnoty teploty. Klesne-li teplota pod tuto hodnotu, rostlina se nevyvíjí a její další vývoj musí počkat na případné oteplení. Vývoj rostliny je proto primárně regulovaný teplotou. Teoretikové odvodili z kinetiky enzymů teplotní rozmezí 20 °C, ve kterém se mohou organismy vyvíjet, a pro hmyz byla stejná hodnota potvrzena praxí.

Vliv teploty na vývoj rostlin se nejlépe sleduje na listech, protože u listů nejsou na rozdíl od kvetení či klíčení žádné komplikující faktory jako délka dne nebo dormance. Další výhodou sledování vývoje listů je to, že vyrůstají jeden po druhém a že se tento proces opakuje u každé rostliny několikrát. Z těchto důvodů se tato práce věnuje hlavně vlivu teploty na vývoji listů a další rostlinné vývojové charakteristiky zmiňuje minimálně.

Podstata myšlenky teplotního času je v tom, že rostlina postupně akumuluje teplo vyjádřené jako denní stupně (rozdíl mezi průměrnou denní teplotou a teplotou, pod kterou se již rostlina nevyvíjí). Aby dosáhla každé své vývojové fáze, potřebuje určité množství tepla. Toto potřebné množství je pro rostlinu konstantní ať se vyvíjí v jakýchkoliv teplotních režimech. Vliv teplotního času na vývoj živých organismů je primárně studován na hmyzu, o vlivu teplotního času na rostliny je výrazně méně prací.

Pro studium vývoje organismů v závislosti na vnější teplotě byly vytvořeny tzv. teplotní modely vývoje organismů, které se podílejí na našem porozumění fenologie (nauka o časovém průběhu základních životních jevů živých organismů v závislosti na střídání ročních období a meziročních změnách klimatu). Pro modelování vývoje rostlin v závislosti na teplotě se používají jak jednodušší lineární modely, tak i složitější nelineární modely, které se však ukazují jako přesnější. Data používaná pro vytváření těchto modelů pocházejí nejen ze studií prováděných v kontrolovaném prostředí, ale i ze studií pořizovaných v přirozených podmínkách. Většina z nich odhalila linearitu vztahu vývoje rostliny na teplotě alespoň pro nějaký interval teplot. Mnohé modely simulující úrodu používají fylochron (časový interval, který uplyne mezi objevením se dvou po sobě

následujících listech na hlavním stonku rostliny), který se jeví jako vhodný ukazatel pro mezidruhové srovnání rostlin.

Teplotní čas je používán pro účely prognózy vývoje příslušné rostliny, k analyzování efektu teploty na rychlost vývojových procesů v rostlinách, k zjišťování možné produktivity hospodářských plodin, pro zjištění co nejlepšího načasování požadované vývojové fáze, k určení optimálního dne pro vysetí nebo sklizně. Z praktického hlediska lze teplotní čas využít jako pomoc při indikaci a načasování ošetření proti hospodářsky významným druhům hmyzu škodícím rostlinám a fytopatogenním houbám, původcům chorob rostlin, a pro sledování populační dynamiky organismů. Další využití teplotního času se našlo v modelování vlivu změny klimatu na rozšíření rostlin, případně i jejich patogenů, a pro odhadnutí, kam až se může zkoumaný druh rozšířit, aby byl v novém prostředí schopen vývinu. Teplotní čas napomáhá porozumění, jak se budou rostliny vyvíjet za zvýšené teploty, která je očekávána z důvodu globálního oteplování a kam se posunou areály rostlin. Předpověď odpovědi jednotlivých genotypů hospodářských rostlin na v budoucnosti očekávané zvýšení koncentrace CO₂ a s tím spojené oteplování a teploty je důležitá pro odhadnutí budoucích výnosů plodin, proto se často zkoumá odpověď rostlin na zvýšení teploty i koncentrace CO₂.

Cílem této literární rešerše je vysvětlit koncept teplotního času a shrnout dosavadní poznatky o vlivu teploty na vývoj rostlin, obzvláště na vývoj listů. Po krátkém úvodu do problematiky následuje vysvětlení konceptu teplotního času a veličin, které je nutné zjistit k jeho výpočtu. Další část práce je věnována rychlosti, jakou se vyvíjejí listy a jsou zmíněny i vlivy dalších faktorů na vývoj rostlin a je zde i vypracovaná tabulka obsahující hodnoty denních stupňů potřebných pro vývoj listů různých rostlin.

1 Úvod do problematiky

1.1 Vývoj rostliny

Vývoj rostliny je proces, ve kterém rostliny, orgány nebo buňky procházejí během svého životního cyklu různými identifikovatelnými stádii. Jedná se tedy o proces, při kterém se vytvářejí jednotlivé orgány rostliny (Atkinson & Porter 1996). Růst rostliny je nevratný nárůst hmoty rostliny nebo jejích orgánů jakožto důsledek fotosyntézy¹ (Sinclair & Weiss 2010). Je nutno (Wang, 1960) rozlišovat důsledky vývoje (např. kvetení, množství listů) a růstu (např. výška rostliny, velikost listu). Poněvadž jsou oba tyto procesy propojené, je oddělení vývoje od růstu sice poněkud umělé, ale i přesto se s nimi ve výzkumech často pracuje jako se dvěma na sobě nezávislými procesy (Bonhomme 2000). Jak napovídá název mé bakalářské práce, budu se dále věnovat rozboru vlivu teploty na vývoj rostlin.

1.2 Rostlina jakožto poikilotermní organismus

Poikilotermní organismy, mezi které patří rostliny spolu s bezobratlými, rybami, obojživelníky a plazy, jsou takové organismy, jejichž tělesná teplota není stálá – kolísá v závislosti na teplotě okolí, ve kterém se daný organismus vyskytuje. Většina poikilotermních druhů je přizpůsobena konkrétnímu teplotnímu rozpětí a teplota je tak hlavním faktorem prostředí, který má vliv na výskyt těchto organismů. Vývoj rostlin je proto určován z velké části podmínkami vnějšího prostředí. Poikilotermní organismy potřebují ke svému vývoji určitou kombinaci teploty a času, a proto je jejich vývoj funkcí dané teploty a doby, po kterou příslušná teplota působí. Teplota má velký vliv na rychlost respirace a přísunu asimilátů.

1.3 Enzymatické reakce

Teplota ovlivňuje průběh metabolických procesů v organismu a to tím, že způsobuje změny konformace enzymů, a tak ovlivňuje rychlosti enzymatických reakcí. Při nízkých teplotách není enzym dostatečně flexibilní, což mu zabraňuje vstoupit do reakce. Naopak při vysokých ztratí vhodnou strukturu, není schopen katalyzovat reakci. Závislost rychlosti enzymatické reakce na teplotě má rostoucí a klesající část, mezi kterými je vrchol, který odpovídá ideální teplotě. V rostoucím úseku zvyšuje teplotní aktivace molekul výkonnost reakce a v klesající části vysoké teploty postupně inaktivují enzymy (Bourdu 1984, dle Bonhomme 2000).

¹ Ve skutečnosti nemusí fotosyntetizovat přímo ta rostlina, která se vyvíjí, což platí pro parazitické rostliny, které čerpají látky ze svého hostitele.

Teplota, pod kterou nebo nad kterou už enzym nevstupuje do reakcí a teplota optimální se liší pro jednotlivé fyziologické reakce. V rozmezí mezi teplotou, pod kterou enzym již nevstupuje do reakce a optimální teplotou pro enzymatické reakce platí Van't Hoffovo pravidlo o vlivu teploty na vliv chemických reakcí s teplotním koeficientem tři poloviny až tři, což znamená, že rychlost reakce se při zvýšení teploty prostředí o 10 °C zvýší 1,5 až 3 krát – vztah reakční rychlosti enzymů na teplotě není lineární, ale je exponenciální (Malijevský *et al.* 2001, Trudgill *et al.* 2005). Arrheniova rovnice rozšiřuje Van't Hoffovo pravidlo zapojením skutečnosti, že teplota je v chemických reakcích nutná nejen pro zvýšení kinetické energie reaktantů, ale i pro překonání energetické hranice (aktivační energie) potřebné k převedení látky do stavu schopného chemické reakce. (Trudgill *et al.* 2005). Chce-li člověk pochopit nějaký děj, je nutno podívat se o úroveň níže. Poněvadž se enzym nechová lineárně, je tato dynamika přenesena dále a proto i to, jak se rostlina v závislosti na teplotě vyvíjí, není lineární.

Při vývoji rostliny je důležité velké množství enzymů a obzvláště důležité jsou enzymy, které katalyzují reakce produkující organické látky vytvořené během fotosyntézy. Zatímco enzym Rubisco (C3 rostliny) je účinný i za nízkých teplot, enzym C4 rostlin (pyruvát-fosfát dikináza) je citlivý na nízké teploty (Edwards 1986, dle Bonhomme 2000). C4 rostliny mají vyšší teplotní optimum pro fotosyntézu než C3 rostliny, a proto jsou lépe přizpůsobené teplejším prostředím. Ve světě nejvíce pěstovaná C4 rostlina je kukuřice.

Trudgill *et al.* (2005) předkládají svoji domněnku, že lineární charakter závislosti rychlosti vývoje na teplotě je výsledkem postupné inaktivace enzymů – jak teplota prostředí klesá k hodnotě, pod kterou chemické reakce ustávají, stočí se exponenciální křivka směrem dolů tak, že se přibližuje lineární.

1.4 Spodní a horní práh vývoje rostliny, optimální teplota

Jako optimální² (T_{opt}) se označuje teplota, při které je rychlost vývoje rostliny nejvyšší. Jak teplota prostředí klesá pod optimální teplotu, rychlost vývoje rostliny také klesá a po dosažení hodnoty spodní hranice vývoje (T_b), se vývoj zastavuje. Při teplotách pod touto hranicí se rostlina nevyvíjí. Když teplota prostředí vystoupá nad teplotu optimální, rychlost vývoje klesá rychleji, než tomu je pro vývoj při teplotách nižších, než je optimální teplota. Po dosažení horního prahu vývoje (T_c) se již rostlina nevyvíjí.

² Ze slovního spojení optimální teplota by se mohlo mylně zdát, že jde o teplotu, kterou organismus upřednostňuje pro svůj vývoj. Protože jsou živé organismy ve skutečnosti běžně vystavované kolísajícím teplotám, jsou přizpůsobené na rozpětí teplot, které nejčastěji prodělávají.

1.5 Praktické využití odvozených poznatků

Znalost vývoje hospodářských plodin jako je pšenice, kukuřice, rýže a jejich škůdců popř. i plevelů, které se vyskytují v jejich porostech, může pěstitelům těchto hospodářských plodin pomoci dosáhnout co nejvyšší úrody a zároveň snížit náklady na jejich produkci. Vhodným zvolením data výsevu lze předejít nižší úrodě způsobené hmyzími rostlinnými škůdci. Další příklad využití znalosti vývoje rostliny a vývoje jejího škůdce je vhodné načasování aplikace pesticidů tak, aby měly co nejvyšší účinnost (Cudney *et al.* 1989). Studuje se i fenologie plevelů hospodářských plodin jako je merlík bílý (*Chenopodium album*), laskavec (*Amaranthus retroflexus*), hořčice polní (*Sinapis arvensis*) (Shrestha & Swanton 2007), oves hluchý (*Avena fatua*) (Cudney *et al.* 1989), chrpinka obecná (*Crupina vulgaris*) (Roché *et al.* 1997) apod., často s cílem získat parametry co nejlépe popisující vývoj plevelů a takto získané parametry pak použít například pro sestavení modelů pro konkurenční vztah plodina-plevel (Shrestha & Swanton 2007). S cílem zjistit alternativní strategie pro setí směsí určených pro pastvu hospodářských zvířat byly provedeny studie zkoumající možné mechanismy odpovědné za úspěšnost či naopak neúspěšnost žádaných rostlin - například pro jetele (*Trifolium ambiguum*, *Trifolium repens*) (Black *et al.* 2006).

Důvod, proč je užitečné umět správně určit vývojové stádium hospodářské plodiny je evidentní na příkladu jamu (*Discorea alata*). Vhodná doba pro dodání dusíku této rostlině je v momentě, kdy se začíná vyvíjet její podzemní hlíza. Správné odhadnutí doby počátku tohoto vývojového procesu a následná aplikace živin může pomoci značně zvýšit úrodu této v Africe velmi důležité hospodářské plodiny, jejíž současná úroda je hluboce pod svým potenciálem (Marcos *et al.* 2009). Bez použití teplotního času se iniciace hlízy zjišťuje tak, že se rostlina vytrhne ze země a zjistí se, jestli má nebo nemá hlízy, čímž je daná rostlina znehodnocena. Podobným způsobem může teplotní čas pomoci odhadnout, kdy je ideální čas ke sklizni batátů – podzemních hlíz povijnice jedlé (*Ipomoea batatas*) a díky tomu zvýšit jejich úrodu (Villordon *et al.* 2009).

Další využití je například pro načasování doby kvetení na žádoucí datum (například Den matek, Valentýn apod.) u rostlin, které se prodávají domácnostem a u kterých je žádoucí, aby kvetly při prodeji jako například orchideje. Protože se nekvetoucí rostliny často neprodají za plnou cenu, musí se na ně dát sleva, což je pro pěstitele není výhodné (Lopez & Runkle 2004).

Aby pěstitelé mohli vhodně aplikovat herbicidy a živiny, je pro ně důležité umět předpovědět fenologické události pro plodiny pěstované mimo sezónu. Znalost vývoje rostliny také umožňuje s dobrou přesností předpovědět, zda se bude příslušnému kultivaru dařit na uvažované lokalitě (Tojo Soler *et al.* 2005).

Teplotní čas napomáhá porozumění, jak se budou rostliny vyvíjet za zvýšené teploty, která je očekávána z důvodu globálního oteplování (Karlsson *et al.* 2003), a kam se posunou areály rostlin – teplomilné druhy na severní polokouli budou moci růst severněji než v současné době a oblast výskytu chladnomilných rostlin se bude zmenšovat. Někdy se pomocí teplotního času modeluje i možný budoucí vztah za zvýšené teploty mezi rostlinou a jejím patogenem nebo vztah mezi rostlinou a jejím herbivorem (Menzel & Sparks 2006).

2 Teplotní čas

Přestože je vývoj rostliny ovlivněn mnoha environmentálními faktory, největší vliv na něj má teplota (McMaster 2005, Aiken 2005, Gramig & Stoltenberg 2007, Fleisher *et al.* 2006).

2.1 Historie

Představa, že rychlost vývoje organismu je závislá na teplotě, je používána již téměř tři století. Wang (1960) připisuje vznik konceptu teplotního času přírodovědci 18. století, který se jmenoval René-Antoine Ferchault de Réaumur. Tento francouzský vědec, používaje vlastní teplotní stupnici, která se sice v dnešní době již téměř nepoužívá, ale je lehce převeditelná na Celsiovu stupnici, sečetl průměrné denní teploty během několika jarních měsíců v oblasti, ve které pobýval, a předpokládal, že takto vytvořený součet vyjadřuje množství tepla, které musí rostlina přijmout, aby dosáhla zralosti a že potřebné množství je téměř konstantní, a to pro jakýkoliv rok. Později byl výše popsán přístup sčítání denních teplot nazván Réaumurova teplotní konstanta fenologie (Réaumur 1735, podle Wang 1960). Od doby, kdy Réaumur zavedl výše popsáný koncept, bylo použito pro spočítání jednotek tepla mnoho metod (McMaster & Wilhelm 1997). Obzvláště při zkoumání fenologie a předpovídání vývoje se osvědčilo používání denních stupňů růstu³ které v porovnání s jinými přístupy jako například den v roce nebo počet dnů po vysetí výrazně zlepšilo předpovědi fenologických událostí (Cudney *et al.* 1989, Roché *et al.*

³ Český termín denní stupně růstu je poněkud nepřesný, poněvadž se ve skutečnosti jedná o vývoj a ne růst, slovo růst je použito, protože se jedná o překlad anglického growing degree days.

1997, Baker & Reddy 2001, Granier *et al.* 2002, Stanford *et al.* 2005, Villordon *et al.* 2009).

Zpočátku byl vývoj teplotních modelů organismů limitován časovou náročností měření meteorologických prvků a kvalitou měřicí techniky. Protože nebyla k dispozici dostatečná měřicí a záznamová zařízení, docházelo nejdříve k ručnímu měření teploty ve zvolených časových intervalech, později se využívaly termografy, kdy se teplota zaznamenávala na papír na válci, a v dnešní době jsou běžně rozšířené elektronické termočipy, na které se informace o teplotě nahrávají.

2.2 Názorná ukázka výpočtu

Podstata myšlenky teplotního času je v tom, že rostlina každý den akumuluje denní stupně, tedy rozdíl mezi průměrnou denní teplotou a teplotou, pod kterou se již nevyvíjí. Rostlina potřebuje určité množství denních stupňů, aby dosáhla každé vývojové fáze. Jestliže tedy máme dva exempláře stejného druhu rostliny, která se nevyvíjí pod 5 °C, a sazenici jedné z nich dáme do prostředí o teplotě 10 °C a druhou do 20 °C, pak se druhá sazenice bude vyvíjet třikrát rychleji než sazenice první. Kdybychom věděli, že doba potřebná pro vývoj třetího listu u tohoto druhu je 150 denních stupňů od vyklíčení rostliny, pak by první rostlina dosáhla tohoto vývojového stádia za 30 dnů (—) a druhá rostlina již za 10 dnů (—).

2.3 Denní stupně růstu

2.3.1 Výpočet denních stupňů růstu

Denní stupně (dále také jako GDD) se počítají dle následujícího vzorečku:

$$\text{GDD} = \sum_{i=1}^n \frac{T_{max} + T_{min}}{2} - T_b$$

rovnice (1)

kde:

- » T_{max} je nejvyšší denní teplota vzduchu
- » T_{min} je nejnižší denní teplota vzduchu
- » T_b je spodní práh vývoje – teplota, při které se sledovaný vývoj zastavuje
- » n je počet dnů, po které bylo měření provedeno
- » ————— vyjadřuje průměrnou denní teplotu

Smyslem rovnice (1) je popsat množství tepla, které přijme rostlina za dané časově vymezené období. Jde o lineární model vývoje rostlin v závislosti na teplotě.

2.3.2 Způsoby vypočtení průměrné denní teploty

Existují ale dva často používané výklady dosazení teplotních hodnot do rovnice (1) a nelze říct, který z nich je ten „správnější“. Prvním výkladem je dle McMaster & Wilhelm (1997) taková interpretace, kdy se v případě, že je průměrná denní teplota, spočítaná jako polovina součtu nejvyšší a nejnižší teploty vzduchu, nižší než spodní práh vývoje, použije místo průměrné teploty hodnota T_b . Tato varianta bývá používaná nejčastěji (např. Lopez & Runkle 2004, Rosa *et al.* 2011).

Druhý používaný výklad rovnice (1) je dle stejných autorů, že pokud je nejvyšší denní teplota nižší než spodní práh vývoje (T_b), tak se v rovnici (1) dosadí za T_{max} hodnota T_b . A pokud je nejnižší denní teplota nižší než T_b , tak se v rovnici (1) dosadí za T_{min} hodnota T_b (např. McMaster *et al.* 2003). Výklad rovnice (1) použitý při výpočtu denních stupňů růstu značně ovlivňuje výsledky, klesla-li zkoumaný den minimální denní teplota pod spodní práh vývoje, což se pravidelně stává, jsou-li použita teplotní data z terénu (McMaster & Wilhelm 1997).

Oba výše popsané výklady rovnice (1) samozřejmě spočítají stejné hodnoty v případě, že je nejvyšší a zároveň i nejnižší denní teplota nižší než je spodní práh vývoje nebo v případě, že nejnižší denní teplota neklesla pod spodní hranici vývoje. V případě, že autoři neuvedou, jak přesně postupovali při výpočtu průměrné denní teploty, je potřeba mít se obzvláště na pozoru při srovnávání jejich výsledků s výsledků jiných studií (McMaster & Wilhelm 1997).

Poněvadž je v současné době již dobře dostupná kvalitní měřicí technika, pro kterou je charakteristická automatizace měření teplot a zpracování dat, nepoužívají někteří autoři k zjištění průměrné denní teploty pouze hodnotu nejvyšší a nejnižší denní teploty, ale denní průměr například počítají z hodinových průměrů založených na teplotách naměřených v minutových intervalech nebo měří teplotu v krátkých časových intervalech po celý den a pak z naměřených hodnot spočítají průměr pro celý den (např. McMaster *et al.* 2003, Sinclair *et al.* 2004, Black *et al.* 2006, Fleisher *et al.* 2006, Clerget *et al.* 2008, Jamieson *et al.* 2008, De Bona & Monteiro 2010) nebo teplotní čas nepočítají s denními stupni, ale s tzv. hodinovými stupni (např. Baker & Reddy 2001).

Poněvadž informace o denním maximu a minimu se dají sehnat skoro vždycky z nejbližší meteorologické stanice, výpočet průměrné denní teploty jako rozdíl poloviny součtu minimální a maximální denní teploty se v dnešní době používá hlavně při zpětných výpočtech – tedy v situacích, kdy autoři analyzují starší data (např. Zhang *et al.* 2008). Příkladem je situace, kdy jsou výzkumným pracovníkům známá data začátku kvetení zvoleného ovocného stromu pro několik desítek let dozadu a chtějí zjistit, jak byl tento vývojový proces závislý na teplotě (Menzel & Sparks 2006).

2.3.3 Úpravy základní rovnice pro výpočet denních stupňů růstu

Jedna z často používaných úprav rovnice (1) spočívá v zahrnutí do výpočtu i teploty v rozmezí teploty optimální pro vývoj a horního prahu vývoje, tedy neopomenutí skutečnosti, že rychlost vývoje začne prudce klesat při teplotě vyšší, než je teplota optimální, to vše při zanechání předpokladu linearitě odpovědi. Teplotní čas je roven nule pro teploty menší než je spodní práh vývoje a pro teploty vyšší než je horní práh vývoje (použito např. v Baker & Reddy 2001, Streck *et al.* 2007, Clerget *et al.* 2008). Při použití této úpravy modelu je potřeba předem určit, jak postupovat při počítání teplotního času v situacích, kdy je teplota prostředí vyšší než spodní práh vývoje, obdobně tak, jak bylo výše popsáno pro spodní hranici vývoje.

2.3.4 Odchytky od lineárního modelu

Koncept denních stupňů je v přírodě platný jen pro předpovídání fenologických událostí, pokud jsou splněny následující podmínky. První z nich je, že rychlost vývoje musí být lineární v rozpětí teplot, kterými rostlina prochází. To ve skutečnosti neplatí pro celé teplotní rozpětí, se kterým se rostlina pravidelně setkává, ale jen pro část, která neobsahuje teploty blízko spodního prahu vývoje a teplotního optima (Tollenaar *et al.* 1979, dle Bonhomme 2000, Granier & Tardieu 1998, Wang & Engel 1998, Granier *et al.* 2002, Streck *et al.* 2003, Streck *et al.* 2007). Druhá podmínka nutná k tomu, aby platila linearita odpovědi je, že teplota během dne musí být po většinu dne vyšší než je spodní práh vývoje (popř. mu být rovna) a zároveň nižší než je optimální teplota (popř. jí být rovna) (Baker & Reddy 2001).

2.4 Nelineární modely

Aby se obešly nevýhody lineárních modelů, vznikly složitější modely nelineární, které dle některých autorů zlepšují přesnost předpovědi rychlosti, s jakou se objevují listy na hlavním stonku (Yin *et al.* 1995, Wang 1960, Xue *et al.* 2004, Streck *et al.* 2007).

Nelineární modely rychlosti vývoje rostliny v závislosti na teplotě popisují celou závislost od spodního prahu vývoje k hornímu prahu vývoje. V porovnání s lineárním modelem více respektují křivku průběhu enzymatických reakcí. Odráží se v nich to, že po dosažení optimální teploty zase rychlost vývoje klesá, a to o dost rychleji, než rostla a také že rychlost vývoje v okolí teploty optimální roste pomaleji, než kdyby šlo o lineární vztah – graf závislosti je tedy pro hodnoty okolo T_{opt} konkávně oblý. Některé nelineární modely (např. Wang & Engel 1998 a novější úprava tohoto modelu Streck *et al.* 2003) zohledňují i zpomalenou rychlost vývoje při teplotách těsně nad spodní hranicí vývoje. Bonhomme (2000) doporučuje používat jen ty nelineární modely, které jsou co nejvíce flexibilní a pro které je potřeba znát menší množství parametrů.

2.5 Spodní práh vývoje

Co nejpřesnější určení spodního prahu vývoje je důležité pro použití její hodnoty v různých teplotních modelech. Poněvadž je rychlost vývoje rostliny závislá na teplotě pro všechny teploty mezi teplotou základní a optimální, může být T_b určena extrapolací získaných dat o vývojové rychlosti v závislosti na teplotě na osu x (např., Jenni *et al.* 1996, Cudney *et al.* 1989, Trudgill *et al.* 2000, Baker & Reddy 2001, Granier *et al.* 2002, Black *et al.* 2006, Fleisher *et al.* 2006) a hodnota pro T_b je pak odečtena z místa protnutí osy x. Další používaná metoda, jak odhadnout T_b , je počítat denní stupně za použití škály hodnot dosažených za T_b a pomocí statistických metod najít hodnotu T_b , která minimalizuje variační koeficient nebo tu, která dá nejmenší střední kvadratickou chybu pro regresi závislosti počtu listů na akumulovaném teplotním čase (např. Rosa *et al.* 2011, Sinclair *et al.* 2004). Obdobným postupem se dá nalézt i optimální teplota.

Při výpočtu T_b pomocí extrapolace lineárního vztahu vývoje rostliny na teplotě je nutné mít na paměti, že jde o hodnotu spočítanou za předpokladu lineární závislosti, což ale reflektuje jen vztahy v malém rozmezí teplot (Streck *et al.* 2003, Bonhomme 2000), ale nereflektuje to vztah v blízkosti hlavních teplot, kde tento vztah není lineární (Bonhomme 2000). Fyziologická a vypočítaná spodní hranice vývoje se může lišit a s velkou pravděpodobností se bude rostlina alespoň trochu vyvíjet i za spočítané hodnoty T_b , ale tato nepřesnost bude mít z praktického hlediska jen malý význam (Bonhomme 2000). Dále je potřeba mít se na pozoru před tím, že spočítaná T_b bude, z podstaty extrapolace, záviset na rozpětí teplot použitých pro získání dat o vývoji rostliny. Čím více získaných dat pro vývoj rostliny pod teplotu optimální bude mít výzkumný pracovník k dispozici, tím přesnější bude jeho výsledek.

Zatímco u hmyzu jsou hodnoty spodního prahu vývoje stejné během celého vývoje jedince (Jarošík *et al.* 2002, 2003), u mnohých rostlin se spodní práh vývoje pro jejich různá vývojová stádia liší. Příkladem je pšenice (Streck *et al.* 2003), jahodník (Rosa *et al.* 2011), orchidej *Zygopetalum* (Lopez & Runkle 2004), jam (Marcos *et al.* 2009). V případě, že mají všechny vývojové procesy v rostlině stejnou spodní hranici vývoje, je možné použít teplotní čas pro měření fyziologického věku rostliny. Rostlina pak má vždy stejné vývojové charakteristiky (jako např. počet listů) v daný teplotní čas od vyklíčení, a to bez závislosti na tom, jaké teplotní podmínky za svůj život prodělala (Granier *et al.* 2002). Představa konstantního teplotního času platí u souvislých vývojových procesů, které nejsou ovlivněny jinými faktory jako délka fotoperiody nebo podmínkami potřebnými k ukončení dormance (Granier *et al.* 2002). Stejně hodnoty spodní hranice vývoje několika vývojových procesů byly upozorovány pro proso (*Pennisetum typhoides*) (Ong 1983, dle Granier *et al.* 2002) a slunečnici (*Helianthus annuus*) (Granier & Tardieu 1998) i pro *Arabidopsis thaliana* (Granier *et al.* 2002).

2.6 Kde měřit průměrnou denní teplotu?

Na vývoj rostliny má vliv teplota uvnitř tkáně, která se vyvíjí (tj. pro vývoj listů teplota ve vzrostném vrcholu) (Bonhomme 2000). Protože rostliny mají různé ochranné mechanismy, jako jsou trichomy, lesklé listy atd., které jim slouží k zabránění zahřívání na přímém slunci, teplota okolního prostředí se nemusí shodovat s teplotou uvnitř tkáně. Poněvadž ale není možno dostat měřicí techniku do vzrostného vrcholu, aniž by se rostlinné pletivo narušilo, musí se pro měření teploty, která ovlivňuje vývoj rostliny, použít teplota měřená jinde.

Pro výpočet průměrné denní teploty se nejčastěji používá teplota vzduchu měřená nad porostem. Varianta často používaná v klimaboxech, ve kterých proudí vzduch o předem zvolené teplotě, předpokládá, že vyvíjející se tkáň má stejnou teplotu jako okolní prostředí. Další variantou je měřit teplotu v půdě, a to v takové hloubce, která nejlépe odpovídá umístění vzrostného vrcholu rostliny, tedy alespoň do té doby, dokud je pod zemí (Birch *et al.* 2007). Zatímco někteří odborníci jsou toho názoru, že použití teploty půdy zpřesní výpočty denních stupňů (např. Jamieson *et al.* 2008 ukázali značné zlepšení vztahu vývoje listu pšenice na teplotě, když se pro výpočet denních stupňů použila teplota půdy místo teploty vzduchu), jiní tento názor nesdílejí. McMaster *et al.* (2003) uvádějí několik důvodů, proč není znát vylepšení předpovědi i při použití teploty půdy: existují jen malé rozdíly mezi teplotou půdy a vzduchu a často jsou konstantní, použití pouze nejvyšší a

nejnižší denní teploty je velkým zjednodušením a ani teplota půdy ani vzduchu se nerovnají teplotě uvnitř vzrostného vrcholu rostliny.

2.7 Teplotní okno

Výsledky teoretických studií, které jsou založené na fyziologických procesech v organismech (Gillooly *et al.* 2002, Charnov & Gillooly 2003), nasvědčují tomu, že rozmezí, ve kterém se mohou organismy vyvíjet, má přibližnou šířku 20 °C. Takto velké rozmezí bylo potvrzeno pro hmyz na základě analyzování dat studií provedených jinými autory (Dixon *et al.* 2009). Teplotní okno se počítá jako rozdíl teploty, při které je vývoj nejrychlejší a teploty, při které již vývoj nepokračuje, jde tedy o $T_{opt} - T_b$. Znamená to, že se organismy sice liší pozicí tohoto okna na teplotní ose, ale že velikost rozmezí, ve kterém jsou schopni vyvíjet se, zůstává u všech dvacetistupňové.

Zveřejněný článek o výzkumu, který by zjišťoval, zda je velikost teplotního okna 20 °C i u rostlin, není autorce této bakalářské práce znám. Původní záměr autorky této práce byl zjistit velikost teplotních oken pro různé rostliny z prací jednotlivých autorů, ale to se ukázalo bohužel být ve větším měřítku téměř nemožné, protože hodnota optimální teploty je zmiňována jen v malém množství článků.

3 Rychlost, kterou se vyvíjejí listy, fylochron

Časový interval, který uběhne mezi počátkem iniciace listu jednoho a mezi počátkem iniciace listu následujícího (tzv. plastochron dle Bonhomme 2000) se z teoretického hlediska jeví jako vhodný ukazatel vývoje listů pro mezidruhové srovnání rostlin. Poněvadž ale nelze přesně poznat a pozorovat, kdy se list začal vytvářet, musí se, nechceme-li rostlinu zničit, z praktických důvodů počkat na to, až buňky listu narostou natolik, že je list vidět a až to brát jako symbol vývoje listu. To znamená, že se použije aproximace, že mezi iniciací listu a jeho objevením se je lineární vztah. Iniciace je tedy proces v pozadí a my to pozorujeme pomocí objevení se listu. Samozřejmě mohou existovat různé faktory, které ovlivňují tu mezidobu, ale ty se musí zanedbat.

3.1 Teplotní fylochron a jeho převrácená hodnota

Produkce listů rostlinou bývá vyjádřena fylochronem, což je časový interval, který uplyne mezi objevením se dvou po sobě následujících listech na hlavním stonku rostliny (Wilhelm & McMaster 1995, McMaster *et al.* 2003). V rostlinné fyziologii se pojem fylochron

používá ve smyslu počtu kalendářních dnů potřebných na objevení listu následujícím listu jemu předcházejícím. Využije-li se pro vyjádření časového intervalu teplotní čas, je fylochron množství denních stupňů, kterými musí rostlina projít, aby se objevil list následující po listu jemu předcházejícím, a jeho jednotkou jsou denní stupně na list⁴.

Objevování se listů na hlavním stonku rostliny je výsledkem tří spojených procesů, které jsou do různé míry ovlivněny teplotou (McMaster *et al.* 2003):

- » dělení buněk, které vytvářejí listové primordium
- » dělení buněk v meristému listového primordia
- » růst buněk odvozených od meristému, ze kterých se tvoří listová čepel a řapík (popř. listová pochva u čeledi lipnicovitě)

Srovnání množství tepla potřebného pro objevení se dvou po sobě následujících listů (vyjádřené denními stupni na list) rostliny vyvíjející se kontrolovaných podmínkách a stejného druhu rostliny vyvíjející se v přirozených podmínkách, pro které je typická fluktuující teplota během dne, ukázalo, že hodnota teplotního fylochronu zůstává stejná (Jamieson *et al.* 2008).

Mnohé modely simulující úrodu používají konečný počet listů a teplotní fylochron, poněvadž se jeví být vhodným ukazatelem pro mezidruhové srovnání vývoje rostlin, protože u vývoje listů odpadají ostatní komplikující faktory jako délka dne, která má vliv na kvetení, a dormance, kterou je třeba překonat, aby semeno vyklíčilo (Streck *et al.* 2007). Poněvadž jsou rostliny sestaveny z opakujících se funkčních jednotek, které se postupně vytvářejí během vývoje (White 1979) a které mohou mít vlastní osud poměrně nezávislý na rostlině jako celku, lze každý list brát jako vývojové stádium. Spojení a komunikace několika nezávislých rostlinných jednotek a to, že právě tyto jednotky přijímají podněty z okolního prostředí, může různými způsoby změnit odpověď rostliny v závislosti na jejím prostředí, což může mít dalekosáhlé ekologické důsledky (de Kroon *et al.* 2005).

Mechanismy, které kontrolují hodnotu teplotního fylochronu zatím bohužel nejsou známy (McMaster *et al.* 2003, McMaster 2005). Teplotní fylochron se často počítá jako podíl počtu listů a akumulovaného teplotního času. Z grafického zobrazení závislosti počtu listů

⁴ Aby bylo z textu této práce zřejmé, o fylochron vyjádřený v jakých jednotkách se jedná, bude pro účely této práce fylochron s jednotkami denní stupně na list [$^{\circ}\text{Cd}$] \cdot [list⁻¹] označován jako teplotní fylochron. V původních anglicky psaných pracích se oba označují phyllochron.

na hlavním stonku na akumulovaném teplotním čase lze získat hodnotu teplotního fylochronu jako převrácenou hodnotu sklonu lineární regrese (Xue *et al.* 2004).

Rychlost, s jakou se objevují listy (dále také jako LAR – z anglického leaf appearance rate), je převrácenou hodnotou fylochronu nebo teplotního fylochronu. Počítání LAR je důležitou částí velkého množství modelů, které simulují sklizeň (Bonhomme 2000).

Pro mnohé rostliny, a to obzvláště pro různé druhy čeledi lipnicovité (Poaceae), byla zjištěna lineární závislost počtu listů na akumulovaném teplotním čase. Například pro různé druhy trav (Bartholomew & Williams 2005), pro *Capriola dactylon* (Stanford *et al.* 2005), což je rostlina z čeledi Poaceae, která se používá na golfové trávníky, pro jahodník (*Fragaria x ananassa*) (Rosa *et al.* 2011), pro jetele (*Trifolium ambiguum*, *Trifolium repens*) (Black *et al.* 2006), pro *Arabidopsis thaliana* (Granier *et al.* 2002), pro pšenici jarní (*Triticum aestivum*) byla také zjištěna lineární (Jamieson *et al.* 2008) nebo téměř lineární závislost (McMaster *et al.* 2003). Je-li vztah počtu listů k akumulovaným denním stupňům lineární, svědčí to o tom, že teplota je hlavní proměnná, která řídí LAR u příslušné rostliny. Závěr, že z environmentálních podmínek je teplota ten faktor, který ovlivňuje rychlost objevování nových listů nejvíce je častý. Názory na vliv ostatních faktorů jsou sporné.

Ve většině případů je autory prokázáno, že množství tepla potřebné pro objevení se listu je u každého kultivaru je konstantní, což znamená, že hodnota teplotního fylochronu zůstane stejná, ať se rostlina vyskytne v jakémkoliv prostředí nebo zeměpisné šířce (samozřejmě za předpokladu nepřítomnosti limitujících faktorů jako je nedostatek vody či živin) (Jamieson *et al.* 2008).

Pro některé druhy z čeledi lipnicovité bylo zjištěno, že hodnota teplotního fylochronu roste s rostoucí teplotou prostředí, a to u *Capriola dactylon* (Stanford *et al.* 2005). U kukuřice je nejdříve téměř konstantní a roste až při vyšších teplotách (Kim *et al.* 2007). Dle některých autorů je ale teplotní fylochron závislý na podmínkách prostředí během vegetativní fáze. Například Bartholomew & Williams (2005) zjistili ve svých experimentech, během kterých pěstovali rostliny v kontrolovaném prostředí, že fylochron travin běžně rostoucích v chladných ročních obdobích má sice lineární vztah s naakumulovaným teplotním časem od vyklíčení pro různé teplotní režimy, ale že se u všech tří zkoumaných travin zvyšuje s rostoucími maximálními denními teplotami a s průměrnou denní teplotou – nejvyšší

teplotní fylochron měly rostliny pěstované v prostředí dosahujících vyšších průměrných i maximálních teplot.

3.2 Bilineární teplotní fylochron

U některých rostlinných druhů se zjistilo, že se teplotní fylochron mění během života rostliny – teplotní fylochron pro několik prvních listů je nižší (jejich rychlost objevování je vyšší) než listů pozdějších. Vztah závislosti počtu listů na akumulovaném teplotním čase se pak nazývá bilineární – úsečka má v první části vyšší sklon než v druhé části. Toto platí například pro kukuřici – například u kukuřice pěstované mimo sezónu v subtropických podmínkách vzrostl teplotní fylochron po objevení se dvanáctého listu (Tojo Soler *et al.* 2005). Teplotní fylochron ječmene se také mění během vývoje jedince – teplotní fylochron několika prvních listů je nižší než teplotní fylochron listů následujících, a to platí pro různě staré kultivary. Při nižších koncentracích dusíku byl zpozorován trend zvýšit teplotní fylochron dřívějších listů s rokem začínání používání příslušného kultivaru (Abeledo *et al.* 2004). Stejně tak i pro jahodník (*Fragaria x ananassa*) vyšší LAR je do počátku kvetení (Rosa *et al.* 2011). Fylochron roste i pro pšenici (*Triticum aestivum*), ječmen (*Hordeum vulgare*) (Miralles *et al.* 2001).

U některých rostlin nastane situace, kdy je teplotní fylochron konstantní jen za určitých podmínek a že se za určitých podmínek stává bilineárním. Například pro čirok (*Sorghum*) jen v případě, že konečný počet listů byl menší než 20. Teplotní fylochron byl bilineární, když konečný počet listů byl více než 20. Teplotní fylochron po zlomu, ke kterému docházelo mezi 20. a 25. listem byl v porovnání s teplotním fylochronem v první části vývoje listů dvojnásobný (Clerget *et al.* 2008).

Rosa *et al.* (2011) udávají dvě možná vysvětlení toho, proč dochází ke změně LAR během vývoje rostliny. Přechod z vegetativní do rozmnožovací fáze je vyvolán hormony. Rostlinné hormony jsou odpovědné za znatelné zpomalení či pozastavení vegetativního vývoje, ke kterému u některých rostlin dochází po vstupu rostliny do rozmnožovací vývojové fáze. Druhá hypotéza zahrnuje zamyšlení se nad dostupností asimilátů – během reprodukční fáze soupeří vegetativní orgány o asimiláty s reprodukčními orgány (květy, plody atd.). Birch *et al.* (2007) zmiňují domněnku, kterou lze zobecnit i na jiné rostliny než jimi zkoumanou kukuřici: prvních několik listů se objeví rychleji než další listy, protože listy, které rostou nejdříve, jsou již preformované v obilce a také protože délka prvních internodií je kratší než těch následujících. Nejprve rostlina čerpá asimiláty z obilky, a když

jí dojdou, musí začít fotosyntetizovat, což se projeví zpomalenou rychlostí objevování se listů. Miralles *et al.* (2001) jsou toho názoru, že za to, v kterém místě se teplotní fylochron změnil, jsou environmentální podmínky.

3.3 Vliv data výsevu rostliny na rychlost objevování se listů

Dle výsledků mnohých autorů nemá datum vysetí nebo vysázení vliv na rychlost objevování listů – pro merlík bílý (*Chenopodium album*), laskavec (*Amaranthus retroflexus*), hořčici polní (*Sinapis arvensis*), ježatku (*Echinochloa crus-galli*) (Shrestha & Swanton 2007). Shrestha & Swanton (2007) porovnali své výsledky z terénu s výsledky jiných autorů, kteří zkoumali LAR v růstových komorách, a ukázalo se, že získané hodnoty jsou srovnatelné. Z výzkumů provedených na jiných rostlinách ale vyplývá, že datum vysetí má vliv na teplotní fylochron – v závislosti na datu vysetí se lišil se například u tří variet čiroku (*Sorghum*) (Clerget *et al.* 2008).

4 Vlivy dalších faktorů na vývoj listů rostlin

Přijímaný předpoklad je, že teplota je hlavním faktorem, který má vliv na vývoj listů rostliny. V některých studiích se ukazuje, že vliv některých dalších faktorů jako je délka dne, dostupnost vody a živin či datum vysetí není zanedbatelný.

4.1 Fotoperioda

Na vývoj některých rostlin má fotoperioda větší vliv než na vývoj jiných. Odpověď rostliny na fotoperiodu je regulována více geny (Aiken 2005). Vývoj listů rostlin, které mají fylochron nejnižší za dlouhého dne je zpomalován krátkou fotoperiodou. A naopak vývoj listů rostlin, které mají fylochron nevyšší za dlouhého dne a nejnižší za krátkého dne, je urychlován dlouhou fotoperiodou. Baker & Reddy (2001) zjistili, že fylochron cukrového melounu se mění v závislosti na datu její výsadby, což odůvodňují tím, že na její vývoj má vliv fotoperioda.

U tropické rostliny vodní jam, jejíž hlízy jsou velmi důležitou potravinou v Africe, se ukázalo, že fotoperioda má na vývoj hlíz větší vliv než teplota. Zatímco listy se rychleji vyvíjely za dlouhé fotoperiody, iniciace podzemní hlízy byla urychlena krátkým dnem. Z praktického hlediska to znamená, že rostlinám zasazené za delšího dne se bude vyvíjet hlíza za krátkého dne, což bude mít negativní vliv na úrodu (Marcos *et al.* 2009).

Skutečnost, že se teplotní fylochron liší v závislosti na datu výsevu nebo vysázení, často znamená, že se je teplotní fylochron ovlivňován fotoperiodou. Na vývoj listů jahodníku má fotoperioda značný vliv (Rosa *et al.* 2011). U subtropických kultivarů jahodníků se ukázalo, že teplotní fylochron byl vyšší pro rostliny vyseté za krátkého dne v zimě a na podzim. Výsledky ukázaly, že oba kultivary jsou typickými dlouhodobými rostlinami (tzn. jejich teplotní fylochron je nejnižší za nejdelší fotoperiody).

Další rostlinou, na kterou má velký vliv fotoperioda je čirok (*Sorghum*) (Clerget *et al.* 2008). Jedná o rostlinu, která se má delší životní cyklus než je standardní doba trvání, a tak se její semena vysévají již při monzunových deštích, aby rostlina dospěla po jejich skončení, kdy je menší riziko onemocnění než při monzunech. Konečný počet listů čiroku se značně liší v závislosti na datu vysetí. Na vegetativní vývoj slunečnice má pozitivní vliv dlouhý den a vývoj během reproduktivní fáze byl urychlován krátkým dnem (Aiken 2005).

4.2 Vliv ostatních faktorů

Přestože má na vývojové charakteristiky vliv hlavně teplota a v některých případech fotoperioda, někteří autoři zkoumají i vliv dalších faktorů. Poněvadž se v budoucnosti očekává zvýšená koncentrace CO₂ a zároveň zvýšená teplota, existuje několik studií, které zkoumají společný vliv změny těchto faktorů. Často ale autoři docházejí k závěru, že efekt zvýšené koncentrace CO₂ na rychlost vývoje listů není významný (Fleisher *et al.* 2006, Kim *et al.* 2007). Kim *et al.* (2007) proto došli k závěru, že vliv teploty na vývoj rostliny zůstane nezměněn i za zvýšené koncentrace CO₂ a že se nezmění ani teplota optimální pro vývoj rostliny.

Někteří autoři zkoumají vliv množství živin na vývoj rostlin, a to aplikací jejich různého množství. Například rozdílné množství dusíku mělo z biologického hlediska jen zanedbatelný vliv na konečný počet listů ječmene a odpovědi variet ječmene pocházejících z různých let byla obdobná (Abeledo *et al.* 2004). Vliv aplikace různého množství dusíku se neprojevil ani na velikosti teplotního fylochronu troskutu prstnatého (*Cynodon dactylon*) (Stanford *et al.* 2005). Na rozdíl od předchozích příkladů, u rostliny *Brachiaria brizantha* z čeledi lipnicovité se projevil vliv množství dodaného dusíku na rychlost objevování listů a postranních výhonů. Rychlost rostla s aplikací zvýšeného množství dusíku do koncentrace 300 mg·dm⁻³ a při vyšší koncentraci lehce poklesla (De Bona & Monteiro 2010). Stejní autoři zkoumali i vliv dodání síry a došli k podobnému závěru jako u dusíku: LAR rostla při aplikaci síry do koncentrace 25 mg·dm⁻³ a při vyšších koncentracích klesla.

Pokles rychlosti vývoje listů nad určitou koncentraci živiny vysvětlují jako následek toho, že rostliny více růst začaly si stínit, a proto nebyly schopné získávat dostatek energie. De Bona & Monteiro (2010) dále zjistili, že dodání živin dusíku a síry pozitivně ovlivnilo i celkovou produkci listů.

Při zkoumání efektu vody na rychlost vývoje rostliny je důležité uvědomit si, že při nedostatku vody se rostlina nevyvíjí. Vývoj rostliny bude ovlivněn množstvím vody v závislosti na tom, jak velký je pro rostlinu stres vyvolaný tímto nedostatkem a na délce trvání tohoto stresu. Někteří autoři srovnávají výsledky dvou svých experimentů. V jednom rostlinám dodávají dostatečné množství vody a v druhém rostlinu pěstují pod širým nebem tak, jako by rostlina byla za normálních podmínek a vodu pak rostlina přijímá ze srážek. Hodnoty teplotního fylochronu pro slunečnice zalévané nedostatečnou mírou a rostlinami s dostatkem vody byly srovnatelné (Aiken 2005).

Někteří autoři sice zjišťují vliv data vysetí na vývojové charakteristiky rostlin, ale nejčastěji to vysvětlují změnami fotoperiody (viz kapitola 4.1). Na vývoj rostliny může mít vliv i věk rostliny. De Bona & Monteiro (2010) sledovali rychlost, kterou se objevují nové listy u lipnicovité rostliny *Brachiaria brizantha* používané jako krmivo a zjistili, že teplotní fylochron rostl jak během každé z period růstu (doba mezi jednotlivými posečenými), tak i s rostoucím věkem rostliny – průměrný teplotní fylochron po druhém odříznutí nadzemní části byl dvakrát větší než teplotní fylochron v první fázi vývoje rostliny z obilky.

5 Mezidruhové a vnitrodruhové rozdíly v teplotních nárocích

Teplotní nároky rostlin se mezi druhy liší. Tabulka 1 shrnuje hodnoty teplotního fylochronu u různých studovaných rostlin. Jak je vidět z tabulky 1, zatímco výsledky některých autorů se shodují (např. pro *Amaranthus retroflexus*, *Hordeum*, *Zea mais*), výsledky jiných se pro jeden druh liší (např. pro *Triticum aestivum*). To je ale mnohdy dáno hlavně použitím různých variet či kultivarů. Z uvedených rostlin má nejvyšší fylochron jahodník (*Fragaria x ananassa*) a nejnižší laskavec ohnutý (*Amaranthus retroflexus*).

Tabulka 1 - teplotní fylochrony různých rostlinných druhů

Zdroj	Rostlina	Teplotní fylochron [°Cd]·[leaf ⁻¹]
Gramig & Stoltenberg 2007	<i>Amaranthus retroflexus</i>	17,3
Shrestha & Swanton 2007	<i>Amaranthus retroflexus</i>	18,2
Stanford <i>et al.</i> 2005	<i>Capriola dactylon</i>	21,7
Shrestha & Swanton 2007	<i>Chenopodium album</i>	22,2
Aiken 2005	<i>Helianthus annuus</i>	25,0
Gramig & Stoltenberg 2007	<i>Panicum milliaceum</i>	34,2
Gramig & Stoltenberg 2007	<i>Abutilon theophrasti</i>	34,4
Clerget <i>et al.</i> 2008	<i>Sorghum</i> ***	36,0
Gramig & Stoltenberg 2007	<i>Ambrosia trifida</i>	37,2
Shrestha & Swanton 2007	<i>Sinapsis arvensis</i>	40,0
Van Esbroeck <i>et al.</i> 2008	<i>Zea mais</i>	40,0
Gramig & Stoltenberg 2007	<i>Digitaria sanguinalis</i>	42,2
Tojo Soler <i>et al.</i> 2005	<i>Zea mais</i>	43,5
Cudney <i>et al.</i> 1989	<i>Triticum aestivum</i>	57,0
Cudney <i>et al.</i> 1989	<i>Avena fatua</i>	58,0
Gramig & Stoltenberg 2007	<i>Eriochloa villosa</i>	65,2
Shrestha & Swanton 2007	<i>Echinochloa crus-galli</i>	66,7
Bartholomew & Williams 2005	<i>Lolium multiflorum</i>	69,0
Abeledo <i>et al.</i> 2004	<i>Hordeum</i> *	76,0
Miralles <i>et al.</i> 2001	<i>Hordeum vulgare</i> *	80,0
Miralles <i>et al.</i> 2001	<i>Triticum aestivum</i> *	83,5
Clerget <i>et al.</i> 2008	<i>Sorghum</i> **	86,8
Black <i>et al.</i> 2006	<i>Trifolium repens</i>	88,0
Bartholomew & Williams 2005	<i>Festuca arundinacea</i>	89,0
Bartholomew & Williams 2005	<i>Elytrigia elongata</i>	95,0
Black <i>et al.</i> 2006	<i>Lolium perenne</i>	97,0
Black <i>et al.</i> 2006	<i>Trifolium ambiguum</i>	98,0
Jamieson <i>et al.</i> 2008	<i>Triticum</i>	115,0
Abeledo <i>et al.</i> 2004	<i>Hordeum</i> **	116,5
Granier <i>et al.</i> 2002	<i>Arabidopsis thaliana</i>	123,0
Miralles <i>et al.</i> 2001	<i>Hordeum vulgare</i> **	143,0

Zdroj	Rostlina	Teplotní fylochron [°Cd]·[leaf ⁻¹]
Miralles <i>et al.</i> 2001	<i>Triticum aestivum</i> **	148,0
Rosa <i>et al.</i> 2011	<i>Fragaria x ananassa</i>	157,0

* rostlina měla bilineární fylochron, toto jsou data fylochronu před změnou hodnoty fylochronu

** rostlina měla bilineární fylochron, toto jsou data fylochronu po změně hodnoty fylochronu

*** nejde o teplotní fylochron, ale o teplotní plastochron

Z různých studií vyplývá, že vývojové charakteristiky rostlin jsou hluboce zakořeněné a že jsou kontrolovány polygenně. I rostliny, které od sebe odděluje několik desítek či stovek let šlechtění, si jsou hodnotami pro teplotní fylochron velmi podobné. Níže v této kapitole je uvedeno několik příkladů, které tuto skutečnost dokládají.

Srovnání kultivarů ječmene vyšlechtěných v různých letech dvacátého století ukázalo, že rychlost, s jakou se objevují listy, byla vyšší u starších kultivarů, což bylo nejvíce zřejmé při nižším přísunu dusíku. Autoři vysvětlili snížení LAR u novějších kultivarů zvýšením rychlosti vzniku výhonků, které pro ně bylo v porovnání se staršími kultivary typické. Novější kultivary akumulovaly vyšší množství záření než starší, a to díky vyšší rychlosti vytváření nových výhonků, z čehož vyplývá, že šlechtění takto vylepšilo kultivary (vzrostl výnos ječmene a odolnost rostlin), ale snížilo LAR (Abeledo *et al.* 2004). Podobné výsledky získali Peltonen-Sainio & Rajala (2007) srovnáváním dvaceti kultivarů ovsu určených pro pěstování v horských oblastech a pocházejících z různých let. Autoři zjistili, že teplotní fylochron novějších kultivarů se lišil od teplotního fylochronu kultivarů starších jen v případě, že bylo rostlinám dodáváno snížené množství dusíku. Z praktického hlediska nepatrný rozdíl byl jen pro konečný počet listů na hlavním stéble (novější kultivary jich měly méně). K podobnému závěru došli Van Esbroeck *et al.* (2008) pro kukuřici, kteří porovnávali vývojové charakteristiky několika mexických variet kukuřice, jednoho hybridu kukuřice pocházející z USA a rostliny, ze které byla kukuřice domestikována. Birch *et al.* (2007) srovnávali vývoj dvou kultivarů kukuřice. I když jeden měl o trochu vyšší konečný počet listů než druhý, rychlost objevení listů počítaná s denními stupni byla u obou stejná.

Srovnání vývojových charakteristik třech příbuzných druhů patřících do rodu čirok (*Sorghum*) ukázalo jen minimální rozdíly mezi jednotlivými druhy (Clerget *et al.* 2008). Porovnáním dvou kultivarů vodního jamu se dospělo k závěru, že oba kultivary mají velmi podobnou odpověď na teplotu (Marcos *et al.* 2009). Baker & Reddy (2001) zjistili, že tři jimi zkoumané kultivary cukrového melounu se spodní hranicí vývoje, teplotou optimální pro jejich vývoj i teplotním fylochronem liší jen trochu.

Při srovnání teplotního fylochronu dvou různých jahodníků se zjistilo, že než začaly kultivary kvést, byly jejich teplotní fylochrony srovnatelné, ale po začátku kvetení byl teplotní fylochron jednoho z nich vyšší než druhého. Statistickými metodami autoři zjistili, že teplotní fylochron jahodníku je více ovlivněn vývojem jedince a teplotou prostředí než genetickou konstitucí (Rosa *et al.* 2011).

Závěr

Cílem této práce bylo podat přehledné shrnutí toho, co se ví o vlivu teploty na vývoj rostliny, a to hlavně na vývoj listů. Po úvodu do problematiky následovalo vysvětlení konceptu teplotního času. Zmíněna byla problematika spojená s měřením teploty, která ovlivňuje vývoj rostlinného orgánu. Značná část práce byla věnována vývoji listů a na konci byly uvedeny další faktory, které mohou vývoj rostliny ovlivnit.

Některé rostliny mají tzv. bilineární fylochron, což znamená, že rychlost objevování několika prvních listů je vyšší než listů dalších. Z výsledků různých autorů vyplývá, že rychlost vývoje listů je silně geneticky zakořeněná. Můj vlastní přínos se projevil vytvořením seznamu obsahující množství denních stupňů, kterými musí rostlina projít, aby se objevil list následující po listu jemu předcházejícím, pro různé rostliny, ze kterého je znát velká mezidruhová variabilita.

Zatímco hmyz má společnou spodní hranici vývoje pro všechny vývojové fáze, u rostlin toto neplatí. Jestli je u rostlin dvacetistupňové teplotní okno tak, jak vychází z enzymové kinetiky a jak bylo ověřeno u hmyzu, nelze z dostupné literatury zjistit.

V oblasti vlivu teploty na vývoj rostlin vidím několik možných témat pro budoucí výzkumy. Vliv kolísání teploty během dne na vývoj rostlin není moc znám, a to obzvláště když jsou rostliny vystaveny teplotám v blízkosti spodní hranice vývoje nebo v situacích, kdy jsou velké rozdíly mezi denními a nočními teplotami. Značný vliv na vývoj rostlin může mít i teplá noc či krátkodobé vystavení rostliny do teplotních podmínek pod spodní hranici vývoje nebo do teplot, které jsou vyšší než horní hranice vývoje. Další směr výzkumu by mohl být směřován na zjištění velikosti teplotního okna u různých rostlinných druhů, aby se zjistilo, jestli u rostlin existuje dvacetistupňové teplotní okno. Poněvadž mechanismy, které kontrolují rychlost objevování listů, nejsou známy, je i v této oblasti příležitost k budoucím výzkumům.

Seznam citované literatury

- ABELEDI L. G., CALDERINI D. F. & SLAFER G. A. (2004) Leaf appearance, tillering and their coordination in old and modern barleys from Argentina. *Field Crops Research* **86**, 23–32.
- AIKEN R. M. (2005) Applying thermal time scales to sunflower development. *Agronomy Journal* **97**, 746–754.
- ATKINSON D. & PORTER J. R. (1996) Temperature, plant development and crop yields. *Trends in Plant Science* **1**, 119–124.
- BAKER J. T. & REDDY V. R. (2001) Temperature effect on phenological development and yield of muskmelon. *Annals of Botany* **87**, 605–613.
- BARTHOLOMEW P. W. & WILLIAMS R. D. (2005) Cool-season grass development response to accumulated temperature under a range of temperature regimes. *Crop Science* **45**, 529–534.
- BIRCH C. J., ANDRIEU B., FOURNIER C. & KROESEN C. (2007) Kinetics of leaf extension in maize: Parameterization for two tropically adapted cultivars planted on two dates at Gatton. *European Journal of Agronomy* **27**, 215–224.
- BLACK A. D., MOOT D. J. & LUCAS R. J. (2006) Developmental and growth characteristics of Caucasian and white clover seedlings, compared with perennial ryegrass. *Grass and Forage Science* **61**, 442–453.
- BONHOMME R. (2000) Bases and limits to using ‘degree.days’ units. *European Journal of Agronomy* **13**, 1–10.
- * BOURDU R. (1984) Bases physiologiques de l’action des températures. In: Gallais, A. (Ed.), *Physiologie du maïs*. INRA, Paris, p. 389–424.
- CLERGET B., DINGKUHN M., GOZÉ E., RATTUNDE H. F. W. & NEY B. (2008) Variability of Phyllochron, plastochron and rate of increase in height in photoperiod-sensitive Sorghum varieties. *Annals of Botany* **101**, 579–594.
- CUDNEY D. W., JORDAN L. S., CORBETT C. J. & BENDIXEN W. E. (1989) Developmental rates of wild oats (*Avena fatua*) and wheat (*Triticum aestivum*). *Weed Science* **37**, 521–524.
- DE BONA F. D. & MONTEIRO F. A. (2010) The development and production of leaves and tillers by Marandu palisadegrass fertilised with nitrogen and sulphur. *Tropical Grasslands* **44**, 192–201.
- DE KROON H., HUBER H., STUEFER J. F. & van Groenendael J. M. (2005) A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist* **166**, 73–82.
- DIXON A. F. G., HONĚK A., KEIL P., KOTELA M. A. A., ŠIZLING A. L. & JAROŠÍK V. (2009) Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Functional Ecology* **23**, 257–264.

- * EDWARDS G. E. (1986) Carbon fixation and partitioning in the leaf. In: Shannon, J.C., Knieval, D.P., Boyer, C.D. (Eds.), Regulation of carbon and nitrogen reduction and utilization in maize: proceedings of the first annual Penn State Symposium in Plant Physiology (May 22-23, 1986), The Pennsylvania State University. Rockville, American Society of Plant Physiologists, p. 51–65. ISBN 9780943088099.
- FLEISHER D. H., SHILLITO R. M., TIMLIN D. J., KIM S. H. & REDDY V. R. (2006) Approaches to modeling potato leaf appearance rate. *Agronomy Journal* **98**, 522–528.
- GILLOOLY J. F., CHARNOV E. L., WEST G. B., SAVAGE V. M. & BROWN J. H. (2002) Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* **417**, 70–73.
- GRAMIG G. G. & STOLTENBERG D. E. (2007) Leaf appearance base temperature and phyllochron for common grass and broadleaf species. *Weed Technology* **21**, 249–254.
- GRANIER C. & TARDIEU F. (1998) Is thermal time adequate for expressing the effects of temperature on sunflower leaf development? *Plant Cell and Environment* **21**, 695–70.
- GRANIER C., MASSONNET C., TURC O., MULLER B., CHENU K. & TARDIEU F. (2002) Individual leaf development in *Arabidopsis thaliana*: a stable thermal-time-based programme. *Annals of Botany* **89**, 595–604.
- CHARNOV E. L. & GILLOOLY J. (2003) Thermal time: body size, food quality and the 10°C rule. *Evolutionary Ecology Research* **5**, 43–51.
- JAMIESON P., BROOKING I., ZYSKOWSKI R. & MUNRO C. (2008) The vexatious problem of the variation of the phyllochron in wheat. *Field Crops Research* **108**, 163–168.
- JAROŠÍK V., HONĚK A. & DIXON A. F. G. (2002) Developmental rate isomorphy in insects and mites. *American Naturalist* **160**, 497–510.
- JAROŠÍK V., KRATOCHVÍL L., HONĚK A. & DIXON A. F. G. (2004) A general rule for the dependence of developmental rate on temperature in ectotherms. *Proc. R. Soc. London B (Supplementum)* **271**, S219–S221.
- JAROŠÍK V., POLECHOVÁ J., DIXON A. F. G. & HONĚK A. (2003) Developmental isomorphy in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). Pp. 55–64 In: Soares A. O., Ventura M. A., Garcia V., Hemptine J.-L. (editors). *Proceedings of the 8th International Symposium on Ecology of Aphidophaga: Biology, Ecology and Behaviour of Aphidophagous Insects*. Arquipélago. Life and Marine Sciences. Supplement 5:x + 112 pp.
- JENNI S., CLOUTIER D. C., BOURGEOIS G. & STEWART K. A. (1996) A heat unit model to predict growth and development of muskmelon to anthesis of perfect flowers. *American Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**, 274–280.
- KARLSSON P. S., BYLUND H., NEUVONEN S., HEINO S., TJUS M. (2003) Climatic response of budburst in the mountain birch at two areas in northern Fennoscandia and possible responses to global change. *Ecography* **26**, 617–625.

- KIM S.-H., GITZ D. C., SICHER R. C., BAKER J. T., TIMLIN D. J. & REDDY V. R. (2007) Temperature dependence of growth, development, and photosynthesis in maize under elevated CO₂. *Environmental and Experimental Botany* **61**, 224–236.
- LOPEZ R. G. & RUNKLE E. S. (2004) The effect of temperature on leaf and flower development and flower longevity of *Zygopetalum* Redvale 'Fire Kiss' Orchid. *HortScience* **39**, 1630–1634.
- MALJEVSKÝ A., NOVÁK J. P., LABÍK S. & MALJEVSKÁ I. (2001) Breviář fyzikální chemie[online]. Praha: VŠCHT, 346–347 [cit. 2012-05-05].
- MARCOS J., LACOINTE A., TOURNEBIZE R., BONHOMME R. & SIERRA J. (2009) Water yam (*Dioscorea alata* L.) development as affected by photoperiod and temperature: Experiment and modeling. *Field Crops Research* **111**, 262–268.
- MCMMASTER G. S. & WILHELM W. W. (1997) Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology* **87**, 291–300.
- MCMMASTER G. S. (2005) Phytomers, phyllochrons, phenology and temperate cereal development. *Journal of Agricultural Science* **143**, 137–150.
- MCMMASTER G. S., WILHELM W. W., PALIC D. B., PORTER J. R. & JAMIESON P. D. (2003) Spring wheat leaf appearance and temperature: Extending the paradigm? *Annals of Botany* **91**, 697–705.
- MENZEL A. & SPARKS T. (2006) Temperature and plant development: phenology and seasonality. In: Morison J. I. & Morecroft. D. *Plant growth and climate change*. Ames, Iowa: Blackwell Pub., ISBN 978-1-4051-3192-6.
- MIRALLES D. J., FERRO B. C. & SLAFER G. A. (2001) Developmental responses to sowing date in wheat, barley and rapeseed. *Field Crops Research* **71**, 211–223.
- * ONG C. K. (1983) Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.) I. Vegetative development. *Journal of Experimental Botany* **34**, 337–348.
- PELTONEN-SAINIO P. & RAJALA A. (2007) Duration of vegetative and generative development phases in oat cultivars released since 1921. *Field Crops Research* **101**, 72–79.
- * RÉAUMUR, R. A. F. DE (1735) Observations du thermomètre, faites à Paris pendant l'année 1735, comparées avec celles qui ont été faites sous la ligne, à l'isle de France, à Alger et quelques unes de nos isles de l'Amérique. *Academy of Science Memoirs*, 545–576.
- ROCHÉ C. T., THILL D. C. & SHAFII B. (1997) Prediction of flowering in common crupina (*Crupina vulgaris*). *Weed Science* **45**, 519–528.
- ROSA H. T., WALTER L. C., STRECK N. A., ANDRIOLO J. L., SILVA M. R. DA & LANGNER J. A. (2011). Base temperature for leaf appearance and phyllochron of selected strawberry cultivars in a subtropical environment. *Bragantia* **70**, 939–945.

- SHRESTHA A. & SWANTON C. J. (2007) Parametrization of the phenological development of selected annual weeds under noncropped field conditions. *Weed Science* **55**, 446–454.
- SINCLAIR T. R. & WEISS A. (2010) *Principles of ecology in plant production*. 2nd ed. Cambridge, MA: CABI, p. 86–89. ISBN 978-1-84593-654-9.
- SINCLAIR T. R., GILBERT R. A., PERDOMO R. E., SHINE JR. J. M., POWELL G. & MONTES G. (2004) Sugarcane leaf area development under field conditions in Florida, USA. *Field Crops Research* **88**, 171–178.
- STANFORD R. L., WHITE R. H., KRAUSZ J. P., THOMAS J. C., COLBAUGHT P. & ABERNATHY S. D. (2005) Temperature, nitrogen and light effects on hybrid bermudagrass growth and development. *Crop Science* **45**, 2491–2496.
- STRECK N. A., GABRIEL L. F., BUSKE T. C., LAGO I., SAMBORANHA F. K. & SCHWANTES A. P. (2010) Simulating leaf appearance in a maize variety. *Bioscience Journal* **26**, 384–393.
- STRECK N. A., LAGO I., PAULA F. L. M., BISOGNIN D. A. & HELDWEIN A. B. (2007) Improving predictions of leaf appearance in field grown potato. *Scientia Agricola* **64**, 12–18.
- STRECK N. A., WEISS A., XUE Q. & BAENZIGER P. S. (2003) Improving predictions of developmental stages in winter wheat: A modified Wang and Engel model. *Agricultural and Forest Meteorology* **115**, 139–150.
- TOJO SOLER C. M., SENTELHAS P. C. & HOOGENBOOM G. (2005) Thermal time for phenological development of four maize hybrids grown off-season in a subtropical environment. *Journal of Agricultural Science* **143**, 169–182.
- * TOLLENAAR M., DAYNARD T. B. & HUNTER R. B. (1979) Effect of temperature on rate of leaf appearance and flowering date in maize. *Crop Science* **19**, 363–366.
- TRUDGILL D. L., HONĚK A., LI D. & VAN STRAALEN N. M. (2005) Thermal time: concepts and utility. *Annals of Applied Biology* **146**, 1–14.
- TRUDGILL D. L., SQUIRE G. R. & THOMPSON K. (2000) A thermal time basis for comparing the germination requirements of some British herbaceous plants. *New Phytologist* **145**, 107–114.
- VAN ESBROECK G. A., RUIZ CORRAL J. A., SANCHEZ GONZALEZ J. J. & HOLLAND J. B. (2008) A comparison of leaf appearance among teosinte, maize landraces and modern maize. *Maydica* **53**, 117–123.
- VILLORDON A., LABONTE D. & FIRON N. (2009) Development of a simple thermal time method for describing the onset of morpho-anatomical features related to sweetpotato storage root formation. *Scientia Horticulturae* **121**, 374–377.
- WANG E. & ENGEL T. (1998) Simulation of phenological development of wheat crops. *Agricultural Systems* **58**, 1–24.

- WANG J. Y. (1960) A critique of the heat unit approach to plant response studies. *Ecology* **41**, 785–790.
- WHITE J. (1979) The plant as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **10**, 109–145.
- WILHELM W. W. & MCMASTER G. S. (1997) Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Science* **35**, 1–3.
- XUE Q., WEISS A. & BAENZIGER P. S. (2004) Predicting leaf appearance in field-grown winter wheat: evaluating linear and non-linear models. *Ecological Modelling* **175**, 261–270.
- YIN X., KROPFF M. J., MCLAREN G. & VISPERAS R. M. (1995) A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agricultural and Forest Meteorology* **77**, 1–16.
- ZHANG T., ZHU J., YANG X. (2008) Non-stationary thermal time accumulation reduces the predictability of climate change effects on agriculture. *Agricultural and Forest Meteorology* **148**, 1412–1418.