

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Vliv vodního stresu na vodní režim a poškození membrán
lilku brambor**

Bakalářská práce

Jakub Špaček

Rostlinná produkce

Ing. Helena Hnilíčková, Ph.D.

© 2019 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv vodního stresu na vodní režim a poškození membrán lilku brambor" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 18.4. 2019

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval své vedoucí Ing. Heleně Hnilíčkové, Ph.D. za trpělivost, cenné rady a odborné vedení během zpracování této bakalářské práce.

Vliv vodního stresu na vodní režim a poškození membrán lilku brambor

Souhrn

Tématem bakalářské práce je vliv vodního stresu na vodní režim a poškození membrán lilku brambor (*Solanum tuberosum* L.). Vodní stres, zahrnující nedostatek a nadbytek vody, je jedním z nejdůležitějších abiotických stresorů. Nedostatek vody je v celosvětovém měřítku nejvíce limitující stresový faktor. Mění se klimatické poměry posledních let výrazně přispívají ke vzniku aridních a semiaridních oblastí. Naopak v záplavových oblastech nebo vlivem přívalových dešťů může docházet k zamokření půdy. V takových oblastech je pěstování kulturních plodin značně limitováno. Jednou z možností zvyšování výnosu v nepříznivých podmínkách je zvyšování tolerance rostlin. Vzhledem k těmto skutečnostem tak nabývá na intenzitě šlechtitelský a biotechnologický výzkum.

Působením vodního stresu dochází u rostlin k mnoha fyziologickým změnám. Brambory jsou považovány za rostliny k vodnímu stresu poměrně citlivé. Cílem práce bylo zjistit rozdíly ve vodním režimu brambor vlivem nedostatku, nebo naopak nadbytku vody. Z tohoto cíle vyplynula hypotéza o existenci rozdílů mezi vybranými odrůdami (Milva, Laura, Marabel, Valfi) v reakci na vodní stres. V částečně řízených teplotních a vlhkostních podmínkách skleníku byl založen nádobový pokus. Rostliny brambor byly vystaveny stresu po dobu 71 dní, přičemž odběry se uskutečnily ve vývojových fázích dle BBCH: 105, 209, 305, 406, 509, 625, 639, 703, 805, 901 a 909. Schéma pokusu zahrnovalo tři varianty, kdy první varianta představovala zavlažovanou kontrolu, druhá varianta reprezentovala vodní deficit a třetí varianta představovala trvalé zamokření. Rostliny pěstované v podmínkách vodního deficitu byly během pokusu dvakrát rehydratovány ve vývojových fázích 406-509 BBCH a 703-805 BBCH.

Změny ve vodním režimu a úroveň buněčného poškození byly sledovány průběžným měřením vodního sytostního deficitu, vodního potenciálu a relativního výtoku elektrolytů. Z výsledků vyplývá, že rostliny brambor reagovaly citlivěji v podmínkách sucha než v podmínkách zamokření. Byla potvrzena hypotéza, že mezi sledovanými odrůdami existují rozdíly v toleranci vůči vodnímu stresu, přičemž výraznější rozdíly byly zaznamenány u rostlin stresovaných suchem. Při stanovení hodnot VSD reagovala nejcitlivěji vůči suchu odrůda Marabel, naopak jako relativně odolné se jevíly odrůdy Valfi a Milva. U rostlin stresovaných zamokřením vykazovala nejvyšší odolnost odrůda Laura a nejcitlivěji reagovala odrůda Valfi. Na základě měření vodního potenciálu lze za relativně odolné odrůdy vůči suchu považovat odrůdy Marabel a Milva, naproti tomu vysoká citlivost byla zjištěna u odrůdy Valfi. Stanovením relativního výtoku elektrolytů byla nejvyšší citlivost vůči suchu zaznamenána u odrůdy Marabel a nejvyšší tolerance byla zjištěna u odrůdy Valfi. U rostlin pěstovaných v podmínkách zamokření vykazovala nejvyšší odolnost odrůda Laura, naopak nejcitlivěji reagovala odrůda Valfi.

Klíčová slova: lilek brambor, vodní potenciál, vodní deficit, vodní sytostní deficit, výtoku elektrolytu, zamokření

Effects of water stress on water regime and damage of membrane by potato plants

Summary

The topic of this bachelor thesis is the influence of water stress on water regime and the damage to the membranes of eggplant (*Solanum tuberosum* L.). Water stress, including lack and excess water, is one of the most important abiotic stressors. Water scarcity is the world's most limiting stress factor. The changing climatic conditions of recent years have contributed significantly to arid and semi-arid regions. On the contrary, flooding may occur in flood areas or due to torrential rain. In such areas, the cultivation of crops is very limited. One of the ways to increase yield in adverse conditions is to increase plant tolerance. In view of these facts, breeding and biotechnology research is becoming more intensive.

Water stress causes many physiological changes in plants. Potatoes are considered to be quite sensitive to water stress. The aim of this work was to find out differences in potato water regime due to lack of water or excess water. From this aim, there was a hypothesis of the existence of differences between selected varieties (Milva, Laura, Marabel, Valfi) in response to water stress. A container experiment was established in the partially controlled temperature and humidity conditions of the greenhouse. Potato plants were exposed to stress for 71 days, with withdrawals taking place at BBCH development stages: 105, 209, 305, 406, 509, 625, 639, 703, 805, 901 and 909. The trial scheme included three variants, the first the variant represented an irrigated control, the second variant represented a water deficit and the third variant was a permanent waterlogging. Water deficient plants were rehydrated twice in the development stages 406-509 BBCH and 703-805 BBCH during the experiment.

Changes in water regime and level of cellular damage were monitored by continuous measurement of water saturation deficiency, water potential and relative electrolyte outflow. The results show that potato plants reacted more sensitively in drought conditions than in waterlogging conditions. The hypothesis was confirmed that there are differences in tolerance to water stress among the varieties studied, with more significant differences in drought stressed plants. The Marabel variety reacted most sensitively to the drought when determining the VSD, while the varieties Valfi and Milva appeared to be relatively resistant. For water-stressed plants, Laura has the highest resistance and Valfi has most sensitively responded. By measuring the water potential, the varieties Marabel and Milva can be considered relatively resistant varieties, whereas the high sensitivity was found in the Valfi variety. By determining the relative electrolyte outflow, the highest drought sensitivity was observed in the Marabel variety and the highest tolerance was found in the Valfi variety. For plants grown under waterlogging, Laura has the highest resistance, while Valfi has the most sensitive response.

Keywords: potato, water potential, water deficit, water saturation deficit, electrolyte leakage, waterlogging

Obsah

1	Úvod	10
2	Cíl a hypotézy	11
3	Literární rešerše	12
3.1	Obecná charakteristika stresu	12
3.1.1	Reakce rostlin na stresory	12
3.1.2	Stabilita buněčných membrán	13
3.2	Vodní režim rostlin	14
3.2.1	Vodní potenciál buňky	14
3.2.2	Vodní bilance rostlin	16
3.3	Vodní stres	17
3.3.1	Vodní deficit	17
3.3.2	Vodní nadbytek	19
3.3.3	Brambory a vodní stres	21
3.3.4	Doporučená opatření proti vodnímu stresu	23
4	Metodika	25
4.1	Charakteristika rostlinného materiálu	25
4.2	Založení pokusu	25
4.3	Měření vodního stresu	26
4.3.1	Stanovení vodního sytostního deficitu	26
4.3.2	Stanovení relativního výtoku elektrolytů	27
4.3.3	Stanovení vodního potenciálu	27
5	Výsledky	28
5.1	Vodní sytostní deficit	28
5.2	Relativní výtok elektrolytů	29
5.3	Vodní potenciál	34
6	Diskuze	39
6.1	Vodní sytostní deficit	39
6.2	Relativní výtok elektrolytů	39
6.3	Vodní potenciál	40
7	Závěr	42
8	Literatura	43

1 Úvod

Brambory (*Solanum tuberosum* L.) patří k nejvýznamnějším kulturním plodinám na světě. Plní nezastupitelnou funkci ve výživě člověka, uplatňují se jako krmivo pro hospodářská zvířata a nelze opomenout ani jejich mnohostranné průmyslové využití. Avšak stejně jako u většiny kulturních plodin dochází i u brambor ke značným ztrátám na výnosech v důsledku působení vodního stresu.

Nedostatek vody je považován za nejvíce limitující stresový faktor pro rostliny. V celosvětovém měřítku stále dochází ke zvyšování průměrných denních teplot a k poklesu sumy atmosferických srážek. V důsledku toho tak přibývá aridních a semiaridních oblastí. V takových podmínkách jsou rostliny často vystavovány vodnímu deficitu, na který reagují zpomalením růstu a snížením intenzity fotosyntézy, čímž dochází ke snížení tvorby biomasy. Ztráty na výnosech v takových oblastech dosahují i desítek procent. Řešením je použití závlah. Takováto opatření jsou zpravidla účinná, nicméně často velmi nákladná. Další možností je výběr odrůd s vyšší odolností vůči těmto podmínkám. Právě odolnost rostlin vůči suchu je čím dál častěji diskutovaným tématem.

Problematika vodního stresu nezahrnuje pouze nedostatek, ale také její nadbytek. V důsledku velkého množství srážek nebo vlivem povodní může docházet k zamokření rostlin. Ve srovnání se stresem způsobeným suchem nejsou škody způsobené zamokřením tolik rozsáhlé, avšak při vysoké intenzitě mohou způsobit vyšší škody během kratšího časového intervalu. Pokud je rostlina trvale zamokřena, snižuje se pro ni příjem kyslíku (hypoxie). Nejvíce ohroženy jsou zemědělské plodiny pěstované na těžších jílovitých půdách. Takové půdy se vyznačují vysokou vododržností. V těchto podmínkách se kořenům rostlin nedostává kyslíku. Rostliny snášející takové podmínky (hygrofyty) dokáží zajistit přísun kyslíku do kořenů přes nadzemní orgány. Nicméně většina kulturních rostlin (mezofyty) se takovým podmínkám přizpůsobit nedokáže. Pokud však zamokření není trvalé a není příliš intenzivní, lze na nadměrně vlhkých půdách dosáhnout uspokojivých výsledků za předpokladu správného výběru odrůdy.

2 Cíl a hypotézy

Vodní stres nezahrnuje pouze nedostatek vody (deficit), ale také její nadbytek. Oba tyto stresory ovlivňují růst rostlin a jejich metabolismus. Vzhledem k měnícímu se klimatu jsou polní plodiny vystaveny nejenom přisušku, ale také zamokření způsobeným přívalem deště, bleskovými povodněmi.

Na základě těchto skutečností byl navržen následující cíl práce:

1. Cílem práce je zjistit rozdíly ve vodním režimu rostlin brambor vlivem nedostatku a nadbytku vody

Na základě stanoveného cíle byly navrženy následující hypotézy:

1. Existují rozdíly mezi sledovanými odrůdami brambor na vodní stres.
2. Existuje vliv nadbytku a deficitu vody na vodní sytostní deficit a vodní potenciál rostlin.
3. Existuje vliv nadbytku a deficitu vody na míru poškození buněk.

3 Literární rešerše

3.1 Obecná charakteristika stresu

Stres je obecně definován jako nepříznivý stav organismu, na který působí negativní vlivy vnějšího prostředí (Levitt 1980). Všechny živé organismy musely během evoluce vykázat schopnost odolávat stresu. Jestliže by nebyly dostatečně vybaveny obrannými systémy, došlo by k narušení jejich přirozené homeostáze, což by v konečném důsledku vedlo k jejich vyhynutí (Nicolaidis et al. 2014).

Rostliny jsou během svého života neustále vystavovány proměnlivým podmínkám vnějšího prostředí. Nepříznivé vlivy působící na rostliny označujeme jako tzv. stresové faktory neboli stresory. Termín stres obvykle označuje takový stav, kdy je rostlina vystavena působení stresorů (Piterková et al. 2005). Hnilička & Hnilíčková (2016) dodávají, že stresory nemusí mít nutně negativní vliv, neboť díky jejich působení dochází ke značným evolučním posunům. Stresové faktory lze dle původu rozdělit na abiotické a biotické. V případě stresorů abiotických hovoříme o vlivech neživé přírody. Jejich negativní význam zpravidla nespočívá pouze v primárním poškození, ale také v následné náchylnosti rostlin k faktorům biotickým. K nejčastěji působícím abiotickým faktorům patří nedostatek a nadbytek vody, extrémní teploty, vítr, nedostatek nebo nadbytek živin, nadměrné záření, zasolení apod. (Kůdela et al. 2013). Druhou skupinu tvoří stresory biotické, které jsou odvozeny od působení jiných živých organismů. V zásadě se jedná o poškození chorobami, škůdci a konkurencí (Hnilička & Hnilíčková 2016).

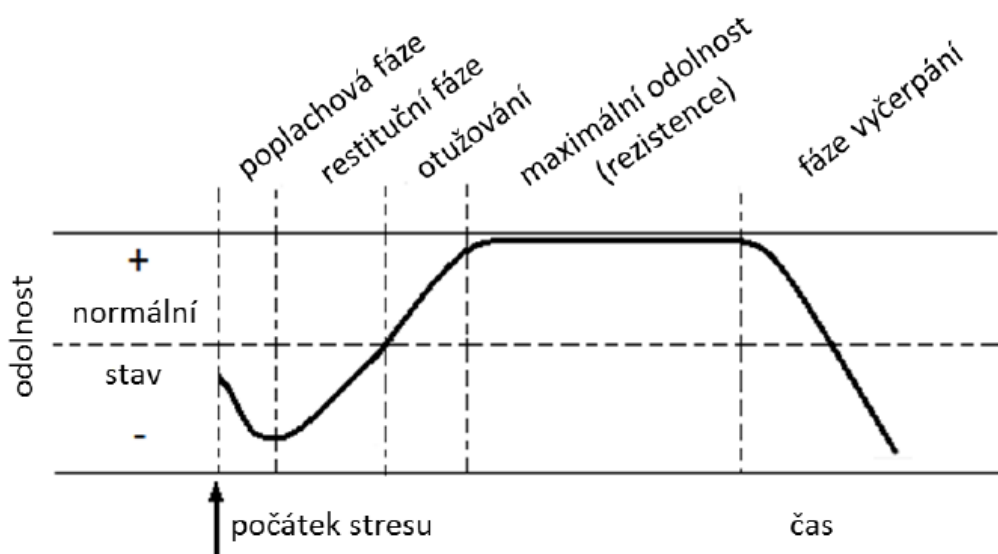
Stresové faktory biotické i abiotické se na přirozených stanovištích doplňují a působí současně jako ucelený komplex. Příkladem může být zatížení rostlinného metabolismu suchem za současného působení extrémních teplot a silného záření. Rostlina je tak vystavena mnohem vyššímu zatížení nežli v případě působení jednotlivých stresorů (Suzuki et al. 2014).

3.1.1 Reakce rostlin na stresory

Stres u rostlin vykazuje oproti stresu u živočichů mnohem komplikovanější charakter. Důvodem je především nemožnost změny polohy v případě působení stresorů. Rostliny jsou tak zcela závislé na jejich adaptačních schopnostech a obranných mechanismech (Lichtenthaler 1998). Pronikání stresových faktorů do vnitřního prostředí rostlinných druhů je značně individuální a vychází především z různě vyvinutých obranných struktur rostlin (např. silná kutikula, výrazná impregnace buněčných stěn, rezervoáry vody a snadno rozložitelných organických látek, trny, trichomy). Tyto struktury tak zajišťují preventivní ochranu proti stresu (Levitt 1980).

Mnohem složitější problematikou je aktivní odolnost, která omezuje dopad stresoru až po jeho proniknutí k plazmatické membráně buněk a do symplastu. V takovém případě dochází ke spuštění tzv. stresové reakce (Piterková et al. 2005), jejíž průběh pozorujeme na obr. 1. Již v počátku působení stresoru dochází k narušení buněčných struktur a jejich funkcí (poplachová fáze). Jestliže není působení stresoru příliš intenzivní a nepůsobí tak letalitu buněk, dojde k mobilizaci obranných a kompenzačních mechanismů (restituční fáze). Tím dochází ke

zvyšování odolnosti proti stresu (fáze rezistence). Stres tak nemusí mít za každých okolností negativní vliv. Pokud však působení stresu přetrvává, dochází k vyčerpání rostliny a odolnost rostliny klesá (Larcher 1995).



Obr. 1: Průběh stresové reakce (Larcher 1995)

Pod vlivem stresoru dochází v buňkách ke kvalitativním i kvantitativním proteinovým a enzymovým změnám, které jsou vyvolány expresí specifických genů. Všechny tyto změny přispívají k ochraně stávajících struktur a pomáhají realizovat případné reparace poškozených buněk (Hnilička & Hniličková 2016). Tolerance rostlin vůči stresovým faktorům určuje do značné míry stabilitu výnosu. Zúžení mezery mezi potencionálním a realizovaným výnosem je proto předmětem intenzivního šlechtitelského a biotechnologického výzkumu (Tuteja et al. 2012).

3.1.2 Stabilita buněčných membrán

Za stresových podmínek jsou v rostlinách často produkovány ve zvýšeném množství reaktivní formy kyslíku. Za nejvíce nebezpečné lze považovat především singletový kyslík a hydroxylové radikály, které poškozují biomolekuly ve svém okolí (DNA, lipidy i proteiny). Často způsobují tzv. peroxidaci lipidů, jež je původcem narušení struktury biomembrány a je často využívána jako indikátor působení stresu (Valentovič et al. 2006).

Jednou z nejrozšířenějších metod pro stanovení úrovně poškození biomembrán je měření výtoku elektrolytů. Metoda je založena na zachycování zvýšené koncentrace iontů rostlinných částí (buněk, pletiv) do vodného média a následném porovnávání kontrolních a ošetřených genotypů (Urban 2016). Protože se obsah elektrolytů může mezi jednotlivými vzorky lišit, bylo doporučeno, aby byl únik vyjadřován procentuálně, standardně na stupnici 0 až 100 %, přičemž vyšší procento udává vyšší škody. Výsledné hodnoty korespondují se stupněm poškození buněčných membrán (Whitlow et al. 1991).

Výhodou této metody je její univerzálnost. Rostlinné vzorky mohou být stresovány téměř jakýmkoliv způsobem (sucho, anoxie, teploty, osmotika, chemikálie apod.). Pro svou relativní

jednoduchost, cenovou dostupnost, univerzálnost a možnosti aplikace na velký počet vzorků se tato metoda stala v posledních letech velmi populární (Urban 2016).

3.2 Vodní režim rostlin

Voda v rostlinném těle udržuje turgiditu buněk, čímž umožňuje růst, ovlivňuje termoregulaci a uplatňuje se jako univerzální rozpouštědlo a transportní médium nejrůznějších látek. Tím se stává nezbytnou pro metabolické procesy (Ehlers & Goss 2016). Její obsah v rostlině značně kolísá v závislosti na mnoha okolnostech. Takovými faktory mohou být kupříkladu množství a dostupnost vody z okolního prostředí, stáří a druh rostliny nebo fyziologický stav (Kůdela et al. 2013). Vodní režim rostlin ve své podstatě zahrnuje příjem vody rostlinou z okolního prostředí, vedení a hospodaření s vodou a výdej vody zpět do okolního prostředí.

V rostlinné buňce se voda vyskytuje ve dvou základních formách, a sice ve formě volné nebo vázané. Podíl vody vázané činí pouhých 5 až 10 % z celkového obsahu, nicméně toto množství je pro život buňky naprosto zásadní. I slabý úbytek vede k závažnému poškození protoplazmatické struktury a následně ke smrti buňky. Naopak voda volná se vyznačuje různými obsahovými změnami a je v buňce snadněji přemístitelná. Ovšem pro optimální biologickou aktivitu protoplazmy bývá důležitější dostupnost vody než její vysoké množství (Larcher 1988).

3.2.1 Vodní potenciál buňky

Stav vody v buňce lze vyjádřit několika způsoby. Jedním z nich je stanovení vodního potenciálu buněk, kde se jedná o veličinu popisující stav vody v buňce, označovanou symbolem Ψ_w . Slatyer a Taylor (1960) ji definovali jako rozdíl volné energie na jednotku objemu (V_w) matričně vázané (nebo tlak vyrovnávající nebo osmoticky poutané) vody (μ_w) a na jednotku objemu čisté vody (μ_w^0).

$$\Psi_w = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{V_w}$$

Vodní potenciál nabývá záporných hodnot, protože vodní potenciál chemicky čisté vody (tj. při maximální turgescenci buňky) je stanoven na 0 MPa. Čím nižší je jeho hodnota, tím méně vody je v systému, a tím je i vyšší vodní deficit (Penka 1985). Vodní potenciál buněk může být vyjádřen součtem tlakového (turgorového) potenciálu (Ψ_p), osmotického potenciálu (Ψ_π) a matričního potenciálu (Ψ_m) (Slatyer 1967).

$$\Psi_w = \Psi_p + \Psi_\pi + \Psi_m$$

Suchozemské vyšší rostliny přijímají vodu především prostřednictvím kořenového systému. Optimálně velký kořenový systém s dostatečnou výkonností a odpovídající růstovou dynamikou a rozložením v půdním profilu je základním předpokladem pro vysoký výnos

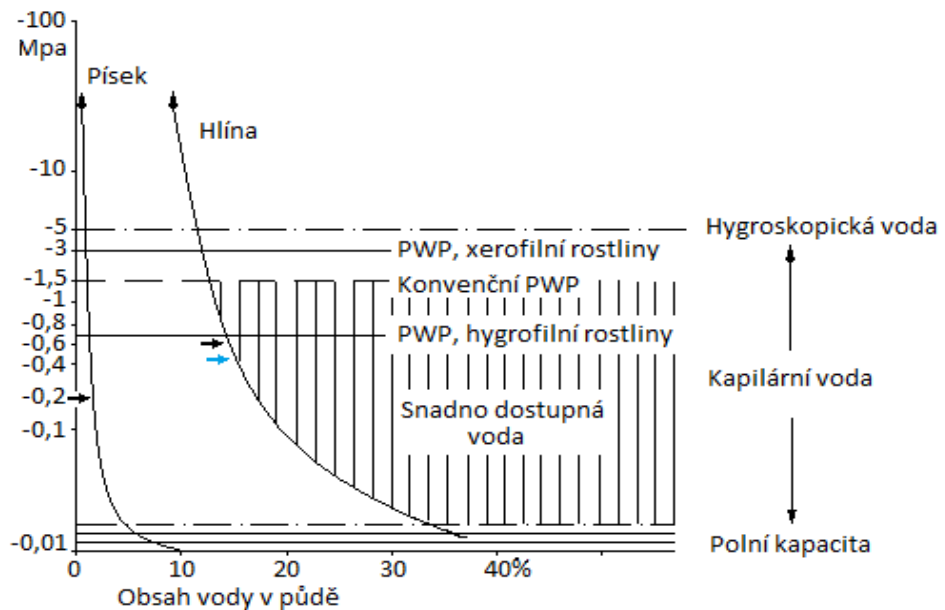
plodiny a její odolnost vůči abiotickým stresům (Haberle et al. 2015). Nejdůležitější úlohu při absorpci vody z půdy sehrávají tzv. kořenové vlásky. Tyto velice tenké trichomy pronikají do prostor mezi půdní částice a nasávají vrstvičky vody, které jsou na půdních koloidech navrstveny.

Ovšem příjem vody kořenem je podmíněn optimálním vodním potenciálem. Tato veličina není klíčová jen pro transport vody mezi jednotlivými buňkami, ale umožňuje pohyb vody v rámci celé rostliny vodivými pletivy (především xylémem), a také její příjem z okolního prostředí. Rostlina může tedy nasát vodu z půdy pouze v případě, mají-li její jemné kořinky nižší vodní potenciál než okolní půdní roztok (Penka 1985). Rychlost příjmu (W_{abs}) závisí dle Gardnera (1968) na absorpční ploše kořenového systému a snadnosti odběru vody z půdy a lze vypočítat podle následujícího vzorce:

$$W_{abs} = A \frac{\Psi_s - \Psi_r}{\sum r}$$

kde A je absorpční plocha kořenového systému (tzv. aktivní kořenová plocha), Ψ_s vodní potenciál půdy, Ψ_w vodní potenciál kořenů a $\sum r$ představuje součet odporů pro transport vody v půdě a pro její přechod z půdy do rostliny.

Koncentrace půdního roztoku je za normálních podmínek vyšší než koncentrace vody v kořenech. Kořenové buňky rostlin jsou obvykle schopny dosáhnout hodnot vodního potenciálu jen ve výši několika desetin MPa. Tyto hodnoty většinou vystačí na odebrání větší části kapilární vody vlhkých půd. Tuto skutečnost dokládá obr. 2, kdy při $\Psi_r = -0,2$ odebírají kořeny rostlin více než 2/3 vody v písčité půdě, zatímco v půdě jílovité, kde je voda silněji vázána jemnějšími póry, odebírá rostlina poloviční množství kapilární vody při $\Psi_r = -0,6$. Zemědělské plodiny jsou obvykle schopny snížit svůj vodní potenciál na hodnotu -1 až -2 MPa. Hraniční hodnota vodního potenciálu půdy byla v zemědělství a pedologii stanovena na -1,5 MPa a je označována jako tzv. bod trvalého vadnutí (permanent wilting point – PWP) (Larcher 1988).



Obr. 2: Diagram závislosti vodních potenciálů písčité a hlinité půdy na obsahu vody v půdě (upraveno podle Larchera 1988)

Polní kapacita vyjadřuje obsah vody plně nasycené půdy po prosáknutí gravitační vody. Při polní kapacitě písčité půdy $\Psi_s = 0,005$ MPa a při polní kapacitě hlinité půdy $\Psi_s = 0,015$ MPa. Z obr. 2 vyplývá, že jemnější póry jsou schopny zadržet mnohem více vody, což je výhodné z důvodu tvorby rezerv pro suchá období.

Jakmile rostlina není schopna snížit svůj vodní potenciál pod hodnotu vodního potenciálu půdy, dochází k trvalému vadnutí, tzn. nevrací se do původního stavu ani v noci, kdy je omezen výpar. Je-li rostlina zavlažena, může obnovit turgor. Naproti tomu bod trvalého vadnutí (PWP) je definován jako kritický obsah vody v půdě, při němž rostliny nemohou obnovit turgor ani při opětovné závlaze. Za konvenční normu PWP je považována hodnota vodního potenciálu půdy $-1,5$ MPa (Tolk 2003). Larcher (1988) dodává, že tuto normu je nutné považovat pouze za informativní a ke studovaným rostlinám je třeba přistupovat se značnou individualitou, protože hodnoty PWP se mohou pohybovat od -1 do -4 MPa v závislosti na typu rostliny (obr. 2).

3.2.2 Vodní bilance rostlin

Absorpce vody kořenovým systémem často zaostává za transpirací. V rostlině tak dochází k určitým vodním deficitům. Protože je tento jev prokazatelný i ve vlhkých půdách, nelze stanovení půdní vlhkosti považovat za dostatečný ukazatel obsahu rostlinné vody a měření je třeba provádět přímo na rostlinách. Vodní bilanci rostliny lze tedy zjednodušeně vyjádřit jako rozdíl mezi aktuální absorpcí a transpirací (Kramer & Boyer 1995):

$$\text{vodní bilance} = \text{absorpce vody} - \text{transpirace}$$

Měření obsahu vody v rostlině je oproti určení množství minerálních látek mnohem složitější záležitostí. Živiny se z rostliny nijak výrazně nevytrácejí, tudíž není problém jejich obsah určit i ze sklizené sušiny. Ovšem u vody jsou tyto analýzy podstatně ztěženy jejím neustálým vypařováním (Ehlers & Goss 2016).

Jedna z veličin, která vyjadřuje vodní bilanci rostlin je vodní sytostní deficit (VSD). Vodní sytostní deficit definoval Stocker (1929) jako veličinu vyjadřující množství vody, které chybí rostlině do plného nasycení (tj. $\Psi = 0$ MPa). Při vlastním měření se nejprve odřízne část rostliny a rychle se zváží. Posléze se vloží do vody a nechá se plně nasytit. Proces saturace je zdoluhavý a trvá přibližně tři dny. Jakmile je rostlinná část plně nasycena, znovu se převáží a nechá se usušit. Sušina se poté naposledy zváží. Všechny získané hodnoty lze následně dosadit do vzorce pro výpočet VSD:

$$\text{VSD} = \frac{M_n - M_p}{M_n - M_s} 100 (\%)$$

kde M_p vyjadřuje počáteční hmotnost, M_n hmotnost při plném nasycení a M_s hmotnost sušiny.

Značnou nevýhodou Stockerovy metody je přílišné trvání nasycení rostlinných částí. Proto lze využít vylepšenou tzv. terčíkovou metodu podle Čatského (1962), při které se vysekávají malé segmenty z rostlinného pletiva.

Další veličinou je relativní obsah vody (RWC), pro jehož výpočet je zapotřebí stejných charakteristik jako při určování VSD. Získané hodnoty stačí jen dosadit do vzorce:

$$RWC = \frac{M_p - M_s}{M_n - M_s} 100 (\%)$$

Relativní obsah vody vyjadřuje aktuální obsah vody ve vzorku (nejčastěji v listu) vzhledem k maximálnímu obsahu vody, tzn. obsahu při plné turgescenci (Lugojan & Ciulca 2011).

Při trvale záporné vodní bilanci dochází ke zvyšování vodního sytostního deficitu a ke snižování relativního obsahu vody (Larcher 1988). RWC rostlin dobře zásobených vodou je při poledni obvykle vyšší než 88 %. Jestliže se hodnoty RWC pohybují mezi 72 % a 88 %, turgorový tlak se zpravidla přibližuje nulovému bodu, tzn. začíná plazmolýza. V tomto rozhraní jsou již viditelně zvlněné a povadlé listy a fotosyntéza je do značné míry snížena. Dochází-li i nadále k poklesu RWC až na hodnotu mezi 50 % a 60 %, rostliny jsou nenávratně poškozeny (tzn. nastává stav křečové plazmolýzy) a zahynou (Ehlers & Goss 2016). Naopak nejvyšší vodní potenciál lze naměřit ráno, těsně před východem slunce. Jestliže je vodní potenciál přes noc vyrovnán a půda je dostatečně nasycena, mohou tyto hodnoty sloužit k indikaci přístupu vody v půdě. Nicméně pokud se kořenový profil vysuší a vodní potenciál rostliny a půdy se přes noc nevyrovná, naměřená hodnota ztrácí jako indikátor přístupu půdní vody význam (Meyer & Green 1980).

3.3 Vodní stres

Problematika vodního stresu nezahrnuje pouze sucho (vodní deficit), ale také zamokření (nadbytek vody). Společně s vysokou a nízkou teplotou patří k nejvýznamnějším stresorům ovlivňující produkci zemědělských plodin (Kůdela et al. 2013). Kromě primárního fyziologického poškození způsobuje sekundární náchylnost plodin k chorobám a škůdcům. (Sychrová 2001)

3.3.1 Vodní deficit

Klimatické změny během posledního století signalizují stálý pokles sumy atmosférických srážek a pokles ročních průměrů relativní vlhkosti vzduchu. Současně se zvyšují průměrné teploty vzduchu, které navyšují intenzitu evaporace. Období mezi atmosférickými srážkami se stále prodlužují, a tak jsou rostliny čím dál častěji vystavovány působení sucha (Masarovičová et al. 2011). Larcher (1988) definoval sucho jako období s nedostatkem srážek, během kterého dochází ke snížení vody v půdě na kritickou úroveň, čímž následně rostliny trpí nedostatkem vody. Krátkodobé období působení sucha, které na vegetaci nezpůsobí velké škody je nazýváno přisušek. Dle Penky (1985) můžeme sucho rozdělit na půdní a atmosférické. Při dostatečném množství vody v půdě nemusí atmosférické sucho představovat tak velké nebezpečí.

Nevhodné klimatické podmínky však nejsou jediným faktorem ovlivňující nedostatek vody. Vodní potenciál půdy je snižován také vysokým obsahem solí. Zvyšuje se tak koncentrace půdního roztoku a tím klesá vodní potenciál. Především na lehkých půdách v

suchých oblastech by měla být věnována dostatečná pozornost aplikacím nadměrného množství hnojiv (Kramer & Boyer 1995). Nedostatek vody je považován za jeden z největších zemědělských problémů a schopnost rostlin tolerovat jej nabývá obrovského ekonomického významu (Shao et al. 2008).

Reakce rostlin na nedostatek vody

Většina fyziologických procesů rostlin je negativně ovlivněna již mírným vodním deficitem (obr. 3). Nejcitlivěji rostliny reagují na nedostatek vody zpomalením růstu (Hsiao et al. 1976). Pro maximální růst je nezbytné udržovat plnou turgiditu buněk. Již mírný pokles vodního potenciálu v listech, na hodnoty kolem $-0,5$ MPa, způsobuje výrazné zpomalení růstu. Při hodnotě $-1,5$ MPa je rostlina vystavena působení velmi silného stresu suchem a turgorové hodnoty se začínají přibližovat nule (Klimešová et al. 2016). Růst se tedy zastavuje dříve, než dojde ke zjevnému vadnutí listů nebo k ovlivnění důležitých metabolických procesů včetně fotosyntézy. V rostlině se tak hromadí nevyužité asimiláty (Larcher 1988).

Po vyčerpání dostupné půdní vody z bezprostřední blízkosti kořenů lze pozorovat zvláštní jev. Při mírném vodním stresu, kdy buněčný turgor klesne přibližně o $0,15$ MPa až $0,5$ MPa, jsou kořeny rostlin stimulovány k růstu směrem do vlhčích částí půdy. Při vyšších ztrátách turgoru dojde k přerušení buněk, a kořenové části tak odumírají (Triboulot et al. 1995).

Klesne-li vodní potenciál na hodnotu kolem $-0,2$ MPa až $-0,8$ MPa, dochází ke změnám v aktivitě enzymů (např. zvýšení aktivity nitrátreduktázy), dále je zpomalena syntéza bílkovin (nikoliv stresových), ubývají cytokininy a snižuje se rychlost buněčného dělení (Larcher 1988). Rostlina začíná vadnout a klesá intenzita fotosyntézy. To je způsobeno jednak již přílišným nedostatkem vody v asimilačních pletivech a jednak uzavřením průduchů z důvodu snahy rostliny omezit intenzivní transpiraci. Tím je značně omezen přísun CO_2 do chloroplastů (Penka 1985).

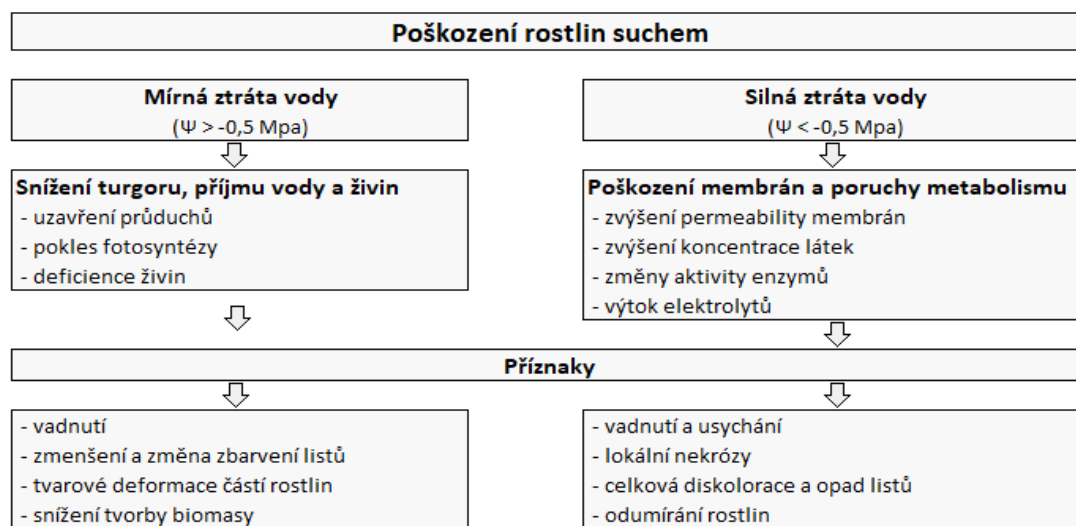
Působením stresových impulzů z vnějšího prostředí dochází k syntéze fytohormonu kyseliny abscisové (ABA) a následně k jejímu hromadění v chloroplastech. Poté se ABA uvolňuje do apoplastu a transpiračním proudem je transportována ke svěřacím buňkám. Průduchy reagují na signál ABA s mimořádnou citlivostí. K jejich uzavření dojde již po několika minutách od zvýšení koncentrace. K syntéze ABA však nedochází pouze v listech, ale také v kořenech. Díky tomu může rostlina v krátkodobém období půdního sucha včas vyslat signál a uzavřít průduchy ještě před snížením vodního potenciálu listů, čímž výrazně omezí vodní ztráty (Vlasáková 2011).

Mimo přenášení chemických signálů pro regulaci průduchů sehrává ABA klíčovou úlohu jako mediátor exprese genů při podnětu stresu pro obranné proteiny, které umožňují rostlině překonávat stres. Při působení stresu suchem jsou důležité zejména tzv. dehydriny (Klimešová et al. 2016).

Při dalším poklesu vodního potenciálu do přibližného rozmezí mezi $-0,8$ MPa až $-1,8$ MPa rostlina mnohonásobně zvýší intenzitu syntézy kompatibilních osmolytů, zejména aminokyseliny prolinu, sacharózy nebo glycinbetainu. Jedná se o osmoticky aktivní látky, jejichž úkolem je vyrovnávat osmotický tlak (tj. navýšit jej zvýšením koncentrace látek na vnitřní straně semipermeabilní membrány) za působení vodního stresu nebo stresu způsobeného zasolením. Syntéza osmolytů je vysoce energeticky náročná a probíhá na úkor

růstu. Nicméně může rostlině umožnit přežití ve stresových podmínkách (Munns & Tester 2008). Po případném odeznění stresu se tyto látky dostávají do kontaktu s vodou a díky jejich dobré rozpustnosti jsou následně snadno metabolizovány (Crusciol et al. 2009).

V tomto rozmezí již také dochází k výrazné depresi fotosyntézy a nastávají problémy s dýcháním. Tyto přibližné hodnoty vodního potenciálu tak mohou být považovány za hraniční. Naopak neustávající pokles vede k poškozování protoplazmatické struktury (především biomembrán). V tomto okamžiku jsou již buněčné škody nevratné (Larcher 1988).



Obr. 3: Orientační přehled mechanismů poškození rostlin suchem (upraveno podle Prášila 2013)

Odolnost vůči suchu může být dle Penky (1985) definována jako schopnost rostlin snést sucho, snadno se zotavit po dlouhém vadnutí s nejmenší újmou pro samu rostlinu i pro její produkci. Odolnost genotypů kulturních rostlin proti suchu je aktuálním a často diskutovaným tématem. Tato vlastnost je řízena polygenně a zahrnuje komplex mnoha anatomických, morfologických, fyziologických a biochemických vlastností (Olšovská & Brestič 2001).

Genetické vylepšení rostlin v souvislosti s odolností vůči suchu vyžaduje pochopení a identifikaci obranných mechanismů a aplikaci vhodných metod měření odolnosti vůči stresu. Působení vodního sucha a odolnost rostlin lze výborně pozorovat na buněčných membránách. Sofo et al. (2016) uvádí, že právě stabilita buněčných membrán je výchozím ukazatelem odolnosti rostlin proti stresu.

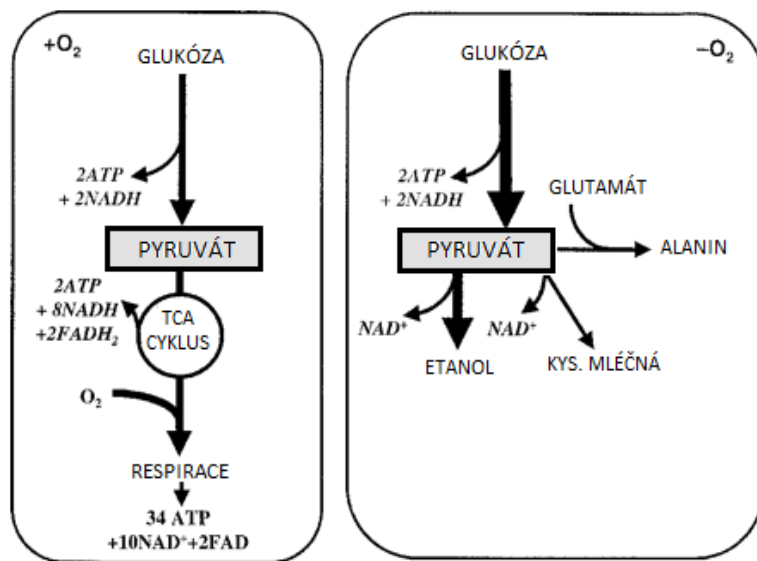
3.3.2 Vodní nadbytek

Nadměrná vlhkost půdy je mnohem méně frekventovaný stresový faktor než sucho, avšak dokáže v kratším časovém intervalu napáchat vyšší škody (Kúdela et al. 2013). Pokud je rostlina ve větší míře zavodněna, snižuje se pro ni příjem kyslíku. Důvodem je až 10 000krát pomalejší difúzní šíření kyslíku ve vodě oproti šíření ve vzduchu. Nejvyššímu riziku jsou tak vystaveny plodiny na těžších jílovitých půdách s nedostatkem půdních pórů především v období dopadu vyššího množství srážek (Dennis et al. 2000). V takových podmínkách se kořenům rostlin

nedostává kyslíku. Jejich růst je výrazně potlačen, a tím je v ohrožení i celý rostlinný vývoj. Rostlina sice dokáže doplňovat kyslík i z atmosféry prostřednictvím nadzemních orgánů, avšak ve srovnání s příjmem kořenovým se jedná o nepatrné množství (Kůdela et al. 2013). Penka (1985) dodává, že rostliny nejlépe přijímají vodu při 10% až 12% obsahu vody v půdě.

Reakce rostlin na zamokření

V anaerobních podmínkách dochází v rostlinném metabolismu k dramatickému snížení energetické výtěžnosti. Glykolýza, jako první fáze dýchání, není na kyslíku závislá. V anaerobních podmínkách je narušena funkce elektronového dýchacího řetězce a dochází k akumulaci NADH (Kennedy et al. 1992). V těchto podmínkách podléhá pyruvát kvašení. Právě fermentace umožňuje rostlině udržet produkci ATP (adenosintrifosfát), i když se značnou energetickou ztrátou. Namísto zisku 36 molekul ATP z 1 molu glukózy, produkuje fermentace pouhé 2 moly ATP (obr. 5). Nepřítomnost fermentačních drah za aerobních podmínek a jejich rychlá indukce v podmínkách anaerobních značí důležitou úlohu při obranné reakci vůči anoxii (Dennis et al. 2000).



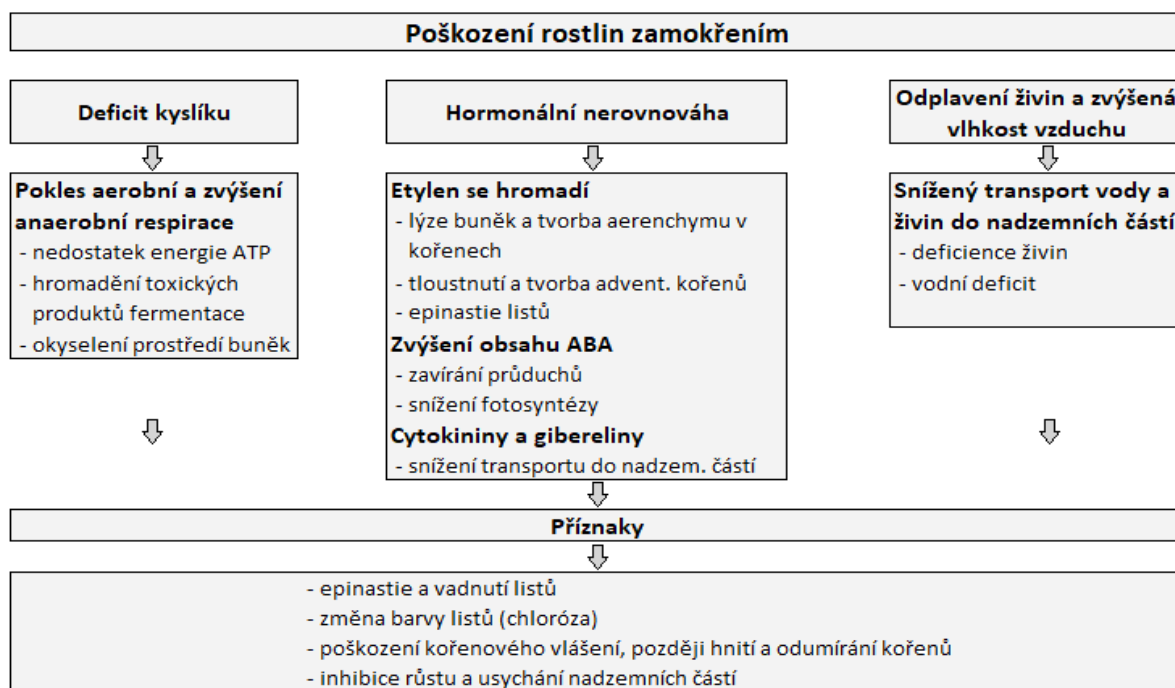
Obr. 5: Rozdíl v energetické výtěžnosti mezi dýcháním (vlevo) a kvašením (vpravo) (Dennis et al. 2000)

Během zamokření v zásadě dochází k aktivaci tří fermentačních drah, přičemž výslednými produkty jsou etanol (alkoholové kvašení), kyselina mléčná (mléčné kvašení) a alanin (glutamát + pyruvát) (Dennis et al. 2000). Kůdela et al. (2013) dodává, že hromadění těchto toxických látek může znamenat pro rostlinu další potencionální nebezpečí.

Buněčný nedostatek kyslíku se nazývá hypoxie a je nutné jej odlišovat od anoxie. Zatímco při hypoxii množství kyslíku pouze omezuje mitochondriální dýchání, při anoxii již glykolýza produkuje více ATP než mitochondrie. Při hypoxii je spuštěna celá řada reakcí, jež vyžadují kyslík. Jednou z nich je produkce etylenu. Jedná se o hormon, který spouští cílenou smrt buněk. Rozpuštěním středních lamel vyváří vzduchové kanálky (aerenchym) a zodpovídá za tvorbu

adventivních kořenů. Právě schopnost zajistit přístup kyslíku z nadzemních částí rostliny pro podzemní orgány je klíčovou vlastností pro úspěšné přizpůsobení se stresu z nedostatku kyslíku (Fukao & Serres 2004). Gil et al. (2009) dodává, že zvýšené koncentrace etylenu pravděpodobně hrají roli i při epinastii a opadávání listů.

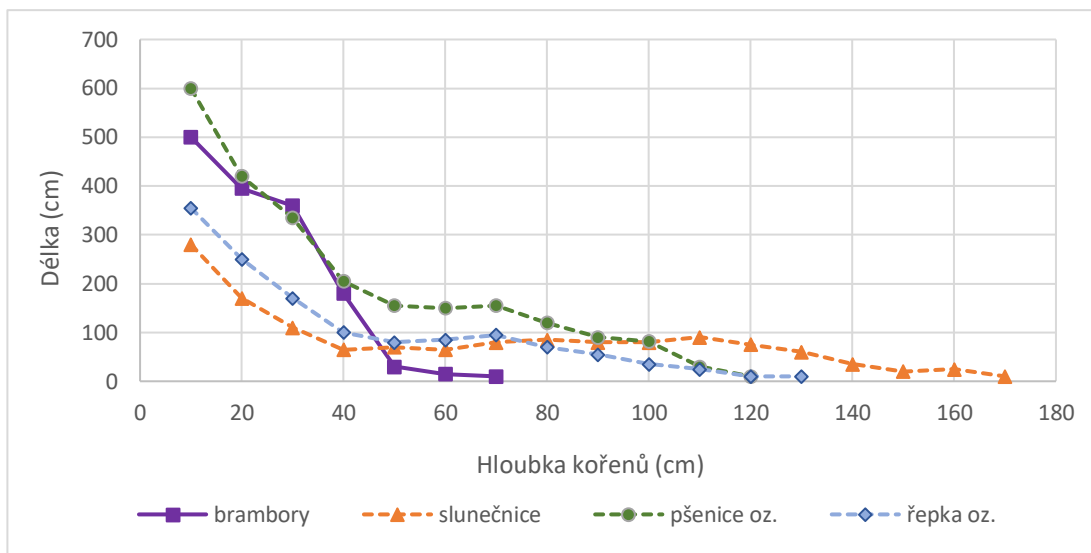
Oxidační stres může také negativně ovlivňovat některé transportní procesy. Dochází tak ke snížení schopnosti transportu důležitých hormonů (zejména cytokininů a giberelinů) do nadzemních částí rostliny (Kůdela et al. 2013). Dále se vlivem hypoxie podle Gila et al. (2009) začíná ve větší míře syntetizovat kyselina abscisová, která indukuje zavírání průduchů. Společným jmenovatelem těchto faktorů je značná inhibice růstu.



Obr. 6: Orientační přehled mechanismů poškození rostlin zamokřením (Prášil 2013)

3.3.3 Brambory a vodní stres

Ve srovnání s jinými zemědělskými plodinami jsou brambory považovány za rostliny poměrně citlivé na sucho (Loon 1981). Dokonce i krátká období nedostatku vody mohou vést ke snížení produkce a zhoršení kvality hlíz. Zranitelnost brambor při vodním deficitu je nejčastěji připisována mělkému kořenovému systému, jehož hloubka se obvykle pohybuje od 0,5 do 1 m (graf 1). Kořeny bramboru jsou nejen mělké, ale také relativně málo široké. Z těchto důvodů rostlina bramboru špatně přijímá vodu (Costa et al. 1997). Nutno podotknout, že mohutný kořen není výhodný ve všech případech. Nenastanou-li suchá období, tento kořenový systém pobírá zbytečně velké množství látek produkovaných fotosyntézou na úkor jiného využití, což se v konečném důsledku může projevit snížením výnosu. Z uvedeného vyplývá, že správný výběr odrůdy s odpovídající velikostí a hustotou kořenového systému podle vláhových poměrů na daném pozemku má pozitivní vliv na výnos (Středa et al. 2017).



Graf 1: Distribuce kořenů (tj. hustota v jednotlivých vrstvách půdy) brambor v porovnání s jinými plodinami (upraveno podle Haberleho et al. 2015)

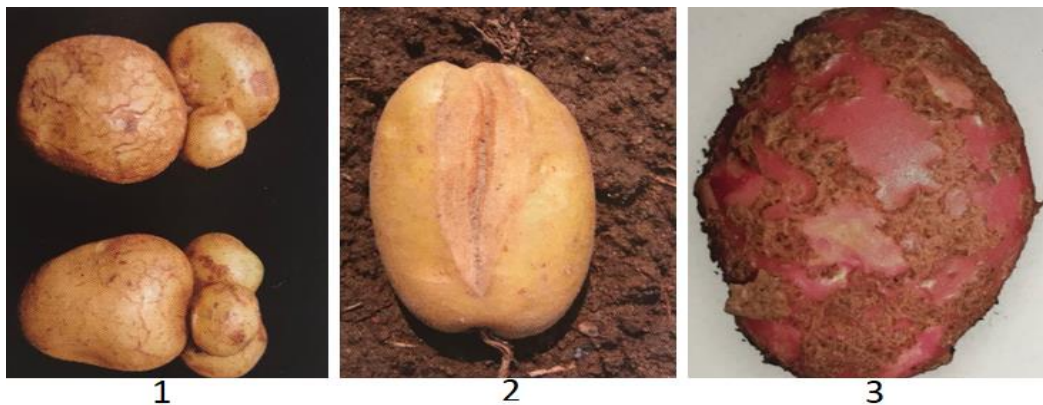
Výsledky Haberle et al. (2015) poukazují na vysokou hustotu kořenů v ornici a mělkém podorníci, která následně klesá s hloubkou (zvláště u brambor).

Další příčinou vysoké citlivosti brambor na sucho je nízká schopnost udržet vyšší rozdíl mezi vodním potenciálem půdy a listů. Transpirace v rostlinách brambor je výrazně redukována uzavřením průduchů ještě při relativně vysokých hodnotách vodního potenciálu (-0,6 až -0,4 MPa). Důsledkem je omezení fotosyntézy vedoucí ke snížení produkce asimilátů a růstu, které zapříčiní nižší výnos a zhoršení kvality hlíz (Costa et al. 1997).

Vlivem déletrvajícího vodního stresu rostlina sníží akumulaci plochu zvlněním listů (tzn. začíná vadnout). Zvlněné listy mohou rostlině zajistit přežití. Intenzita slunečního záření a teplota však nesmí být příliš vysoké. Vlivem těchto dvou faktorů totiž dochází ke smrtelnému zahřátí rostlinných pletiv. Má-li rostlina brambor v povadlém stavu závlahu, dokáže poměrně rychle obnovit turgor. Nicméně k opětovnému navýšení buněčného tlaku potřebuje rostlina dostatek listů. I když bude počet listů dostatečný pro transpiraci a fotosyntézu, tak i přesto tuto ztrátu nedožene (Vos & MacKerron 2000).

Tolerance brambor vůči vodnímu stresu je často spojována s akumulací aminokyseliny prolinu. Prolin jako kompatibilní osmolyt představuje regulační mechanismus ztráty vody zvyšováním koncentrace buněčné šťávy, ale může také posloužit jako biochemický marker metabolických změn za působení stresu. Podle Crusciola et al. (2009) se při působení stresu zvyšuje hodnota prolinu v hlízách brambor. Tato reakce je geneticky podmíněna, a proto se jednotlivé genotypy od sebe odlišují. Prolin se akumuluje v cytoplazmě a nachází se v listech, stoncích i kořenech. Akumulační a koncentrační kapacita se snižuje s věkem listů.

Vlivem nedostatku nebo nadbytku vody se brambory stávají náchylnějšími k některým chorobám (obr. 4). Období sucha jsou často spojována s tzv. druhotným růstem hlíz. K tvorbě dceřiných hlíz nebo stresových výhonků dochází především za působení sucha v kombinaci s vysokými teplotami. Dále může docházet k rozpraskání hlíz a jejich nejrůznějším deformacím. Další velmi nepříjemnou záležitostí je aktinobakteriální obecná strupovitost, na kterou jsou náchylné zejména brambory pěstované na lehkých a vysychavých půdách s vyšším pH (Vos & MacKerron 2000).



Obr. 4: Choroby brambor způsobené suchem. (1) tvorba dceřiných hlíz, (2) rozpraskání hlízy, (3) obecná strupovitost (Vokál et al. 2013)

Nedostatečné zásobení půdy kyslíkem vyvolané zamokřením často způsobuje zvětšení lenticel (obr. 7 vlevo) nebo nejružnější tvarové deformity hlíz. Tvarové znetvoření většinou vznikají vlivem přerušování růstu. Dále může docházet ke vzniku nehtových prasklin (obr. 7 vpravo). K tomuto poškození dochází zejména v případě, jsou-li plně turgescenční hlízy po sklizni vystaveny suchému vzduchu (Kůdela et al. 2013). Vysoká vlhkost půdy také podporuje šíření jedné z nejvýznamnějších chorob brambor, plísně bramborové. Škody způsobené tímto patogenem často dosahují i desítek procent.



Obr. 7: Choroby brambor způsobené zamokřením (kůdela et al. 2013)

3.3.4 Doporučená opatření proti vodnímu stresu

Klíčem k úspěšnému pěstování brambor je správný výběr pozemku. Nejlepší volbu představují hlinitopísčité a písčitohlinité půdy. Naopak nevhodné jsou těžké, špatně propustné půdy. Písčité lehké půdy lze snadno opracovávat, mají vysokou propustnost pro vodu i vzduch, ale kvůli nízké schopnosti zadržovat vodu jsou náchylné k vysychání. Pěstování na lehkých půdách je ideální za použití závlahy (Vokál et al. 2013). Pokud je naopak pozemek náchylný k zamokření, doporučuje se použití drenážních systémů. Jejich uplatnění nespočívá jen ve zlepšení vláhových poměrů pozemku, ale především v usnadnění přístupu (Kulhavý a Soukup 2010).

Stav vody v půdě by měl být pravidelně sledován. Costa & MacKeron (2000) udávají, že polní kapacita by nikdy neměla klesnout pod 50 %. Po překročení této hodnoty dochází k poklesu vodního potenciálu rostlin brambor přibližně na již zmíněnou hodnotu mezi -4 až -5 MPa (obr. 2, modře vyznačeno). Brambory při této hodnotě zavírají průduchy, a dochází tak k rapidnímu snížení růstu i ke ztrátám na výnosech. Podle Vokála et al. (2013) je za optimální obsah vody v lehkých a středně těžkých půdách považován její obsah při 70 až 80 % polní kapacity. Při 60% nasycení se již doporučuje použití závlahy. Účinná hloubka navlažení je zpravidla 0,4 m. Pokud má pozemek tendence k vysychání či zamokření, je nezbytné zvlášť dbát na správný výběr odrůdy.

Velmi důležitým bodem je dodržování správných agrotechnických zásad. Z nejdůležitějších agrotechnických opatření v souvislosti s hospodařením s půdní vláhou nesmíme opomenout zejména včasné provedení podmítky (přerušení kapilarity a omezení výparu), provedení kvalitní, pokud možno podzimní orby (zlepšení retenční schopnosti pro podzimní a zimní srážky) a v neposlední řadě je třeba pečlivě provést předset'ovou přípravu (snížení evaporace).

4 Metodika

4.1 Charakteristika rostlinného materiálu

Odrůda Milva

Polaraná odrůda varného typu B. Je charakteristická oválnými nevyrovnanými hlízami, světlou hladkou slupkou a žlutou barvou dužiny. Má vysoký výnosový potenciál. Nevýhodou je nízká odolnost vůči virovým chorobám a náchylnost k mechanickému poškození hlíz. Milva byla registrována v roce 1998 (Procházka et al. 2017).

Odrůda Laura

Konzumní poloraná odrůda varného typu B. Poskytuje vyšší až vysoký výnos tržních hlíz. Pro svůj mimořádně vyrovnaný tvar hlíz střední až větší velikosti má široké spektrum využití. Při skladování nedochází k tmavnutí hlíz. Typickými odlišovacími znaky této odrůdy jsou hladká slupka červené barvy a sytě žlutá barva dužiny. Laura byla registrována v roce 1998 (Procházka et al. 2017).

Odrůda Marabel

Raná odrůda varného typu B. Poskytuje vysoký výnos vyrovnaných hlíz oválného tvaru s hladkou slupkou a žlutou barvou dužiny. Jedná se o dlouhodobě nejúspěšnější odrůdu pěstovanou v České republice. Důvodem je především její výborná adaptabilita a relativně vysoká odolnost vůči hádřátku bramborovému a virovým chorobám. Registrována byla v roce 1998 (Procházka et al. 2017).

Odrůda Valfi

Poloraná až polopozdní odrůda varného typu BC registrovaná od roku 2005. Je charakteristická modrostrakatou barvou slupky a modrofialovou barvou dužiny. Hlízy jsou středně velké a oválné. Tato odrůda je využívána na speciální pokrmy (barevné kaše, saláty atd.). Je středně až méně odolná vůči obecné strupovitosti (Vokál et al. 2013).

4.2 Založení pokusu

Nádobový pokus byl založen v částečně řízených podmínkách skleníku katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze. Rostliny brambor byly pěstovány za přirozených světelných podmínek. Teplotní režim představoval 25/19 °C.

Rostliny byly pěstovány v nádobách o objemu 25 l v homogenním substrátu zahradnického substrátu. Substrát je jemný a jeho struktura je 0 až 5 mm. Obsahuje příměs práškového hnojiva PG Mix 0, 5 kg s obsahem NPK v poměru 14–16–18, s hořčíkem a stopovými prvky určených pro přípravu profesionálních substrátů (Yara 2018). Dále obsahuje 70 % bílé rašeliny a 30 % černé rašeliny (Sinco 2018).

Design pokusu zahrnoval tři varianty a 4 opakování. Kontrolní varianta byla zalévána pravidelně závlahovou dávkou 0,25 l vody.

Vodní stres u stresovaných variant byl navozen postupným vysycháním substrátu po dobu 27 dnů. Poté se rostliny rehydratovaly. Stres byl následně navozen ve 39. dni pokusu a rostliny byly opětovně rehydratovány mezi 53. až 60. dnem pokusu. Rehydratace následně byla opět přerušena v 66 dnu pokusu navozením vodního deficitu, který trval až do konce pokusu.

Anoxie byla navozena tak, že substrát byl převlhčen a nádoby byly umístěny do van s vodou.

Rostliny byly během ontogenetického vývoje přihnojeny 4x Knopovým živným roztokem. Odběr rostlin a měření fyziologických charakteristik se uskutečnilo v následujících vývojových fázích dle BBCH: 109, 209, 305, 406, 509, 625, 639, 703, 85, 901, 909. Termíny odběrů odpovídaly vývojovým fázím dle tab. 1.

Tab. 1: Den stresu v závislosti na vývojové fázi rostlin

Den stresu	Vývojová fáze (BBCH)
0	109
10	209
17	305
27	406
32	509
39	625
46	639
53	703
60	805
66	901
71	909

4.3 Měření vodního stresu

4.3.1 Stanovení vodního sytostního deficitu

Vodní sytostní deficit je veličina vyjadřující množství vody, které chybí rostlině do plného nasycení (Stocker 1929). Vyjadřuje se na základě následujícího vzorce:

$$\text{VSD (\%)} = \frac{M_n - M_p}{M_n - M_s} 100$$

Z listů sledovaných odrůd brambor se pomocí korkotvoru vytvoří terčíky. Následně se co nejrychleji zváží (M_p) na laboratorní váze a nechá se nasytit vodou. Jakmile je proces saturace ukončen, terčíky se znovu zváží (M_n) a nechají se vysušit. Sušina se posléze naposledy zváží (M_s).

4.3.2 Stanovení relativního výtoku elektrolytů

Relativní výtok elektrolytů vyjadřuje úroveň poškození buněčných membrán. Lze jej vyjádřit dle metodiky Campose et al. (2003). Za pomoci korkotvoru se z listů vykrojí terčíky (o průměru 1 cm). Následně se terčíky promyjí destilovanou vodou a vloží se do 5ml destilované vody. Poté se zkumavky vloží do chladničky na dobu 24 hodin. Po uplynutí této doby se konduktometrem změří elektrická vodivost roztoku (Rel_1). Poté se vzorky umístí do horké vody (90 °C). Po 20 minutách je již dosaženo maximálního poškození buněčných membrán. Po vychladnutí následuje druhé měření elektrické vodivosti (Rel_2). Získané hodnoty se následně dosadí do vzorce pro výpočet relativního výtoku elektrolytů:

$$CMS (\%) = \frac{1 - (T1 - T2)}{1 - (C1 - C2)} 100$$

$$Rel (\%) = 100 - CMS$$

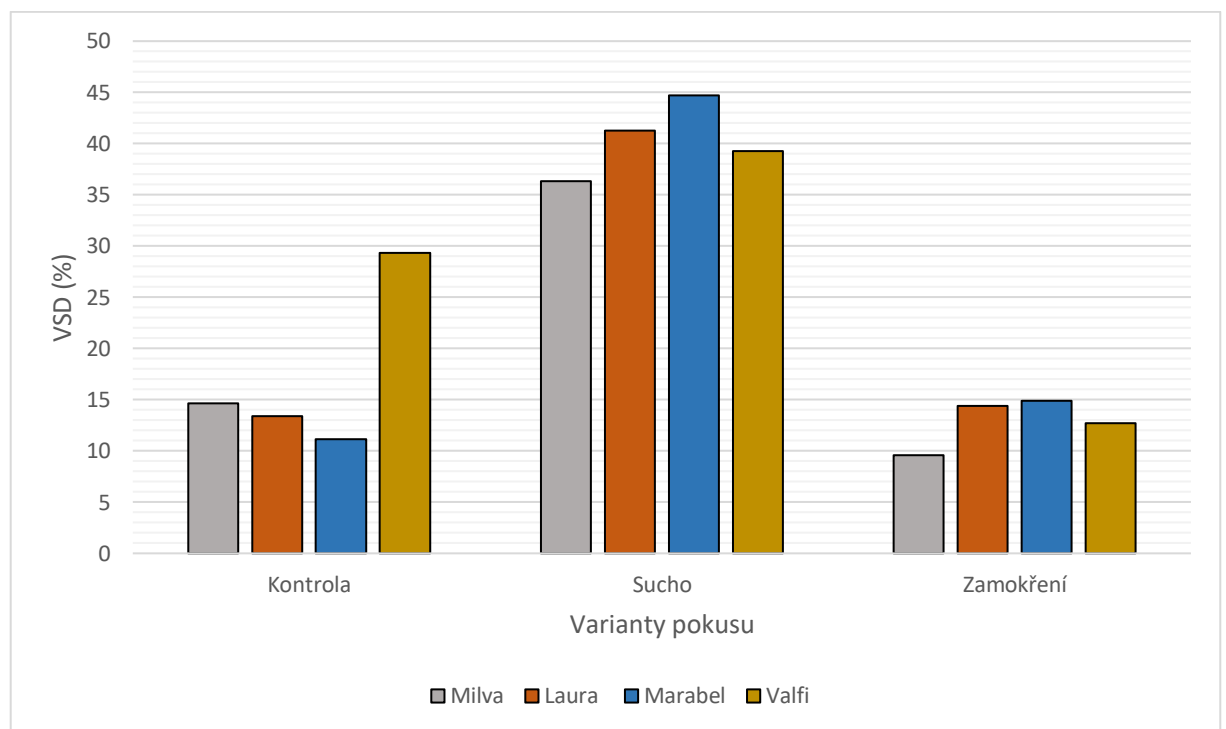
4.3.3 Stanovení vodního potenciálu

Vodní potenciál vyjadřuje o kolik je aktivita vody v pletivech nižší než aktivita chemicky čisté vody (Ehlers & Goss 2016). Ke stanovení hodnot této veličiny byl použit přístroj WP4C. Po vložení vzorku do měřicí komory tento přístroj detekuje kondenzaci pomocí zrcátka. Přesný okamžik, kdy dojde k orosení zrcátka, je zaznamenán fotosenzorem. Pomocí termočlánku připojenému k zrcátku je zaznamenána teplota při kondenzaci. Následně je třeba vyčkat na zobrazení konečné hodnoty vodního potenciálu (WP4C manual 2018).

5 Výsledky

5.1 Vodní sytostní deficit

Graf 2 zobrazuje rozdíly průměrných hodnot vodního sytostního deficitu vybraných odrůd brambor v závislosti na variantě pokusu. V případě kontrolních rostlin byla zaznamenána nejvyšší hodnota VSD u odrůdy Valfi (29,33 %), která činila více než dvojnásobek průměrné hodnoty ostatních odrůd (13,07 %). Naopak nejnižší průměrná hodnota VSD byla naměřena u odrůdy Marabel (11,17 %).



Graf 2: Vodní sytostní deficit (%) vybraných odrůd v závislosti na variantě pokusu

V porovnání s rostlinami z kontrolních podmínek byly větší rozdíly hodnot VSD mezi jednotlivými odrůdami naměřeny u rostlin stresovaných suchem, jak dokládá graf 2. Z něj vyplývá, že průměrná hodnota vodního sytostního deficitu činí 40,4 %. Nejnižší hodnota VSD v rámci této varianty byla stanovena u odrůdy Milva (36,36 %) a nejvyšší u odrůdy Marabel (44,69 %), přičemž rozdíl mezi těmito dvěma odrůdami je 8,34 %.

Relativně stabilní hodnoty VSD vykazují rostliny pěstované v podmínkách zamokření. Průměrná hodnota VSD sledovaných odrůd v rámci této varianty pokusu činí 12,9 %. Hodnoty VSD rostlin brambor pěstovaných v podmínkách zamokření se pohybovaly v intervalu hodnot od 9,6 % (Milva) až 14,9 % (Marabel). Nicméně hodnota odrůdy Laura byla v porovnání s odrůdou Marabel nižší pouze o 0,48 %.

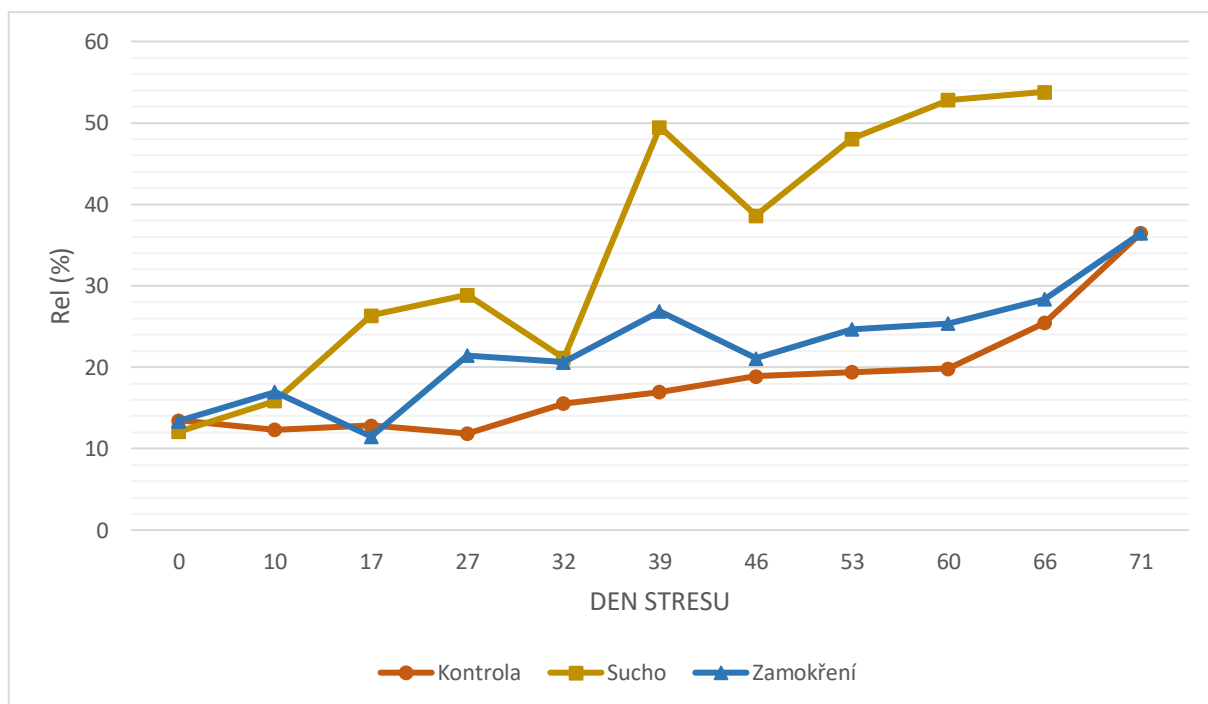
Z grafu 2 je dále patrné, že vůči suchu nejcitlivěji reagovala odrůda Marabel, kde rozdíl hodnot VSD mezi kontrolními rostlinami a rostlinami stresovanými suchem činil 33,52 %. Naopak nejnižší rozdíl VSD mezi variantami kontroly a sucha byl zaznamenán u odrůdy Valfi, jehož hodnota činila 9,92 %. V případě rostlin stresovaných zamokřením reagovala s nejvyšší

citlivostí odrůda Valfi, kde v porovnání s kontrolními rostlinami byl zaznamenán rozdíl hodnot VSD 16,65 %. Naopak nejnižší rozdíl průměrných hodnot VSD mezi těmito variantami byl naměřen u odrůdy Laura (1,02 %).

5.2 Relativní výtok elektrolytů

Odrůda Milva

Na grafu 3 je zobrazen relativní výtok elektrolytů jednotlivých pokusných variant odrůdy Milva v závislosti na době, po kterou jsou rostliny vystaveny stresu. Nejnižší průměrný výtok elektrolytů byl zaznamenán u kontrolní varianty, kde se hodnoty pohybovaly mezi 11,85 % (27. den) až 36,45 % (71. den). Míra poškození buněčných membrán nejprve vykazovala téměř konstantní tendenci (do 27. dne), poté začala mírně stoupat (do 60. dne), nicméně nepřesáhla 20 %. Během posledních 10 dnů pokusu byl však zaznamenán výrazný nárůst poškození membrány na hodnotu 36,45 %.



Graf 3: Vliv působení stresu na relativní výtok elektrolytů (%) u odrůdy Milva

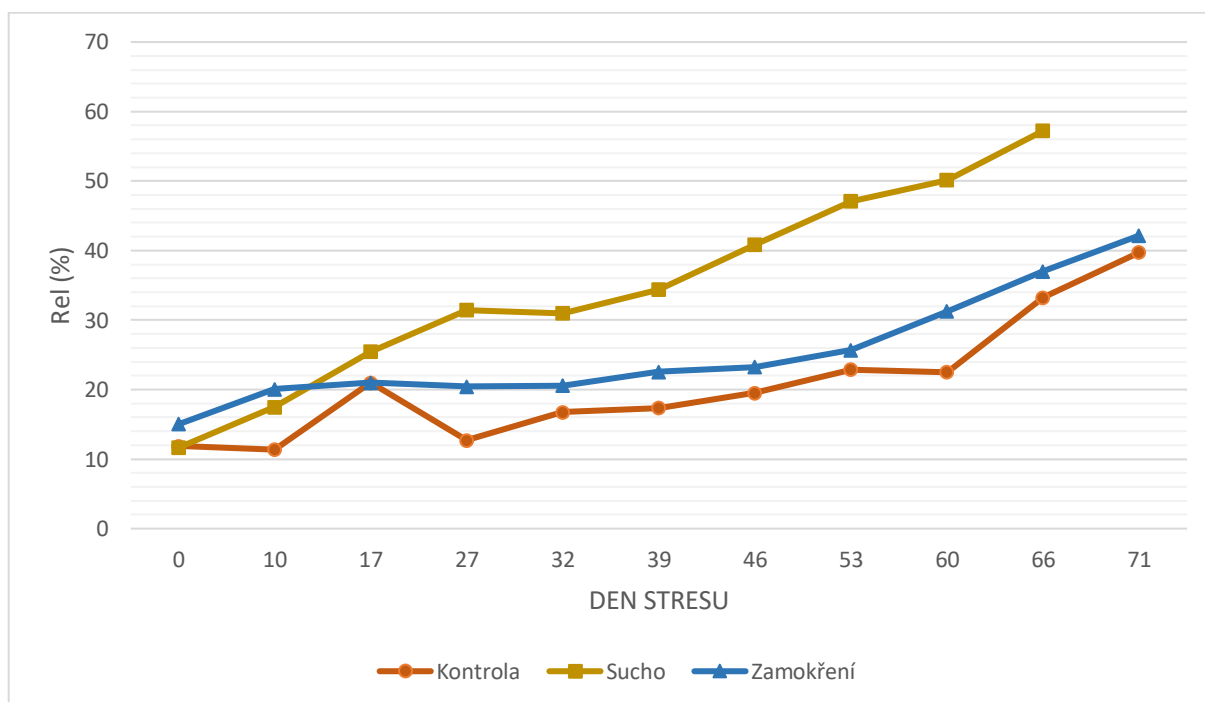
Z grafu 3 vyplývá, že nejvyšší hodnoty poškození byly naměřeny u rostlin stresovaných suchem. Úroveň poškození biomembrán se zvyšovala do 27. dne pokusu, kdy během této doby byl naměřen nárůst o 16,81 % (z počátečních 12,08 % na 28,89 %). Následně byly rostliny rehydratovány (27. až 39. den). Během rehydratace byl ve 32. dni zaznamenán pokles o 3,9 % (z 15,4 % na 11,85 %), avšak ve 39. dni pokusu byl zjištěn výrazný nárůst o 28,34 % (na 49,48 %). Při následném měření bylo opět zaznamenáno snížení buněčného poškození o 10,84 % (na 38,64 %). Poté znovu došlo k relativně vysokému nárůstu (o 9,43 %) na hodnotu 48,07 %. Zvyšování buněčných škod pokračovalo až do 66. dne pokusu, kdy došlo k jeho

ukončení z důvodu předčasného uhynutí rostlin. Ke zvyšování hodnot relativního výtoku elektrolytů tak docházelo i přes rehydrataci v 53. až 60. dni pokusu, která v této fázi buněčného poškození pouze zpomalila další negativní průběh.

Z grafu 3 je dále patrné, že u rostlin stresovaných zamokřením se hodnoty relativního výtoku elektrolytů pohybovaly v rozmezí 11,48 % (17. den) až 36,44 % (71.den). Buněčné poškození mělo zpočátku (do 10. dne) rostoucí tendenci, avšak posléze byl zaznamenán 5,46% pokles, kdy se hodnota poškození snížila z 16,94 % na 11,48 %. Následně se až do 39. dne pokusu začala míra poškození opět zvyšovat, vyjma mírného snížení ve 32. dni pokusu (o necelé 1 %). Poté byl ve 46. dni naměřen další vyšší pokles (o 5,77 %), přičemž úroveň poškození se snížila z 26,86 % na 21,09 %. Následně se míra buněčného poškození zvyšovala až na hodnotu 36,44 % (71. den).

Odrůda Laura

Relativní výtok elektrolytů u jednotlivých variant pokusu odrůdy Laura zachycuje graf 4. K nejnižšímu poškození buněčných membrán docházelo opět u kontrolní varianty, kde se hodnoty pohybovaly v intervalu mezi 11,36 % (10. den) a 39,71 % (71. den). V 10. dni pokusu byl zaznamenán nepatrný pokles o 0,52 % (z počáteční hodnoty 11,88 na 11,36 %). Vzápětí (17. den) byl zjištěn nárůst o 9,62 % (na 20,98 %), který ovšem nebyl při dalším měření potvrzen. Od 27. do 71. dne pokusu vykazovala míra poškození pozvolný rostoucí trend, pouze v 60. dni bylo naměřeno mírné snížení o 0,35 % (z 22,86 na 22,51 %).



Graf 4: Vliv působení stresu na relativní výtok elektrolytů (%) u odrůdy Laura

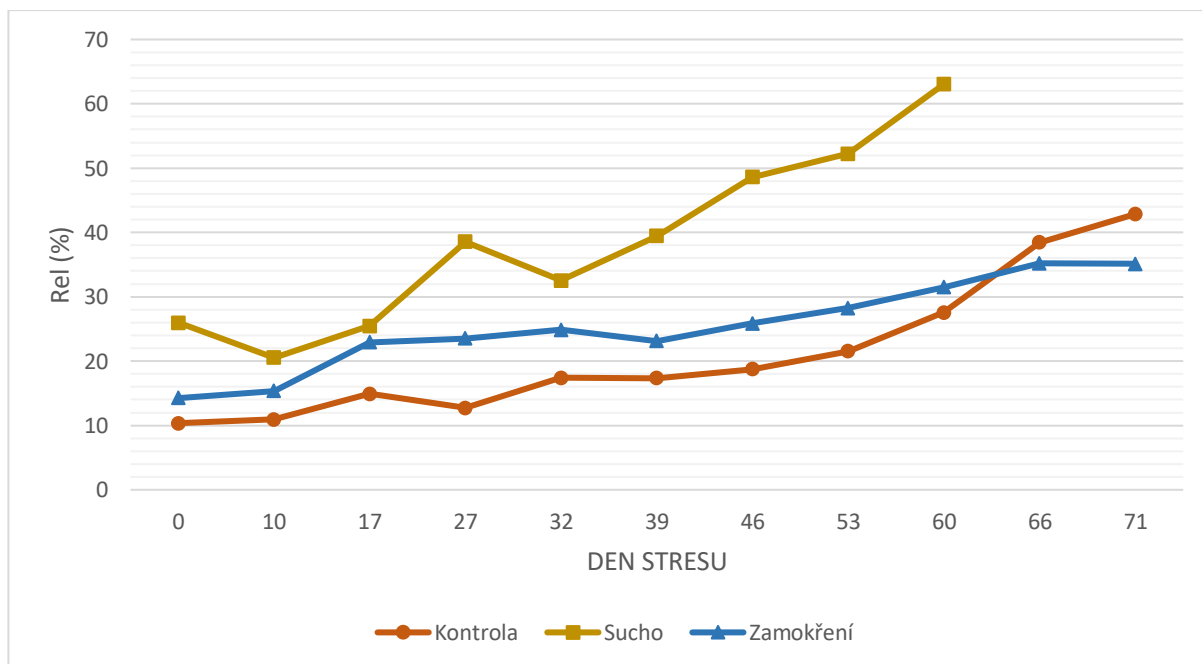
Nejvyšší úroveň poškození buněčných membrán vykazovala varianta s rostlinami stresovanými suchem, jak dokládá graf 4. Do 27. dne pokusu byl průběžně zaznamenáván téměř lineární nárůst (z počátečních 11,66 % na 31,45 %), jehož průměrná hodnota mezi jednotlivými

měřeními činila 6,6 %. Ve 27. dni pokusu byla zahájena rehydratace a při následujícím měření byl zaznamenán pokles o 0,48 % (na 30,97 %). Od 39. do 53. dne pokusu se hodnoty relativního výtoku elektrolytů průběžně zvyšovaly (průměrně o 6,37 %) až na hodnotu 47,11 %. Po rehydrataci (53. až 60. den) došlo pouze ke snížení rychlosti nárůstu buněčného poškození, kdy se hodnoty průměrně zvyšovaly o 5,06 %. Po 66. dni došlo k předčasnému uhynutí rostlin.

U rostlin stresovaných zamokřením se míra buněčného poškození pohybovala v rozmezí hodnot 15,03 % (0. den) až 42,16 % (71. den). V 10. dni pokusu byl naměřen 5,02% nárůst poškození membrán na hodnotu 20,05 % a v této přibližné úrovni setrvalo až do 32. dne pokusu. Z grafu 4 je patrné, že od 39. do 71. dne pokusu se relativní výtok elektrolytů plynule zvyšoval, přičemž nejvyšší nárůst byl zaznamenán během posledních 18 dnů.

Odrůda Marabel

Vliv působení stresu na poškození buněčných membrán odrůdy Marabel v jednotlivých variantách pokusu je zobrazen na grafu 5. I v tomto případě byly nejnižší hodnoty relativního výtoku elektrolytů naměřeny u kontrolní varianty, přičemž hodnoty se zde pohybovaly mezi 10,36 % (0.den) a 42,85 % (71. den). Do 46. dne pokusu byl zaznamenáván pozvolný nárůst (průměrně o 1,12 % mezi jednotlivými měřeními) s výjimkou 27. dne, kdy byl naměřen mírný pokles o 2,23 %. Od 53. dne pokusu však hodnoty začaly narůstat intenzivněji (průměrně o 6,03 %).



Graf 5: Vliv působení stresu na relativní výtok elektrolytů (%) u odrůdy Marabel

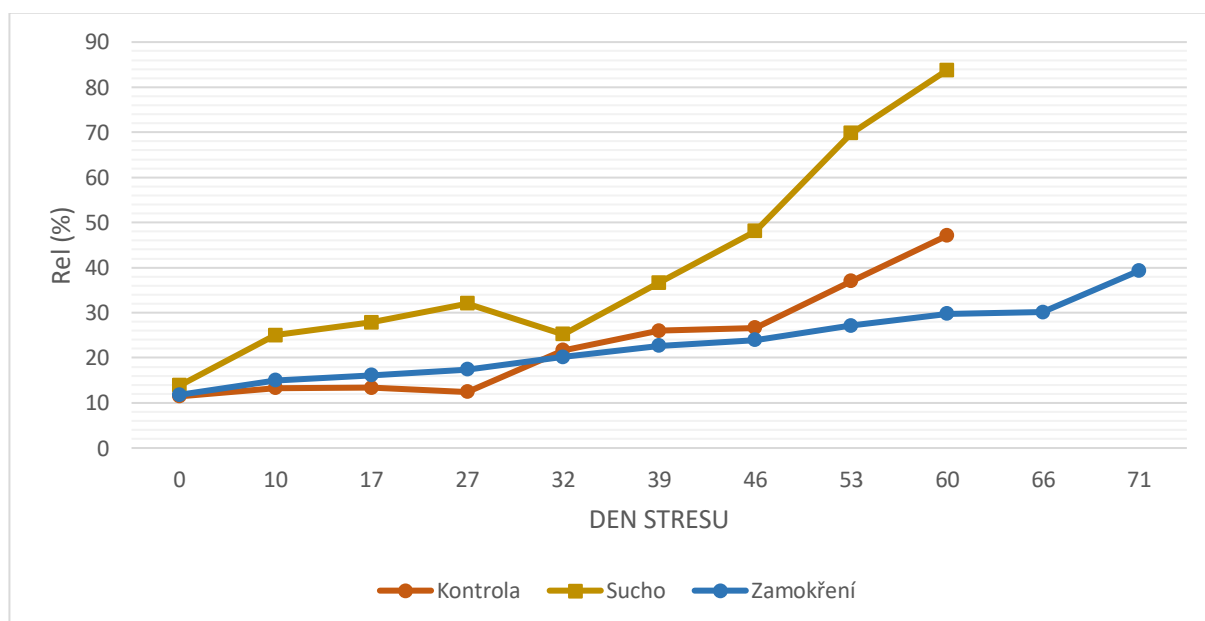
Stejně jako u předchozích odrůd i v případě odrůdy Marabel byly nejvyšší buněčné škody naměřeny ve variantě s rostlinami stresovanými suchem. Z grafu 5 vyplývá, že již při prvním měření byla zjištěna relativně vysoká úroveň buněčného poškození (25,99 %), nicméně při druhém měření (10. den) nebyly tyto hodnoty potvrzeny. Od 10. do 27. dne pokusu byl zaznamenán prudký nárůst hodnot relativního výtoku elektrolytů (o 18,03 %) z 20,52 % na

38,55 %. Během rehydratace (27. až 39. den) byl ve 32. dni zjištěn 6% pokles (z 38,55 % na 32,55 %). Následně docházelo k plynulému narůstání hladiny buněčného poškození (průměrně o 7,45 %) až na konečnou hodnotu 63,05 % v 60 dni. I přes obnovení závlivky (53. až 60. den) došlo k předčasnému uhynutí rostlin.

U rostlin stresovaných vodním nadbytkem se míra buněčného poškození pohybovala v intervalu mezi 14,25 % a 35,21 %. Z grafu 5 je patrné, že hodnoty relativního výtoku elektrolytů vykazovaly po celou dobu pokusu mírně rostoucí trend vyjma 39. dne, kdy byl zaznamenán pokles o 1,75 % (z 24,89 na 23,14 %). Nepatrné snížení (o méně než 0,1 %) bylo naměřeno i v poslední den pokusu.

Odrůda Valfi

Relativní výtok elektrolytů jednotlivých variant pokusu závislých na délce působení stresu u odrůdy Valfi zachycuje graf 6. U kontrolních rostlin se hodnoty pohybovaly v mimořádně vysokém rozmezí 11,45 % (0. den) až 47,08 % (60. den). Na grafu 6 pozorujeme počáteční příznivý průběh (do 27. dne), kdy se úroveň poškození buněčných membrán měnila jen nepatrně. V následujících 33 dnech byl však zaznamenán výrazný nárůst poškození membrány o 34,64 %. Hodnota relativního výtoku elektrolytů tak v 60. dni pokusu dosáhla až na konečných 47,08 %, a posléze rostliny této varianty uhynuly.



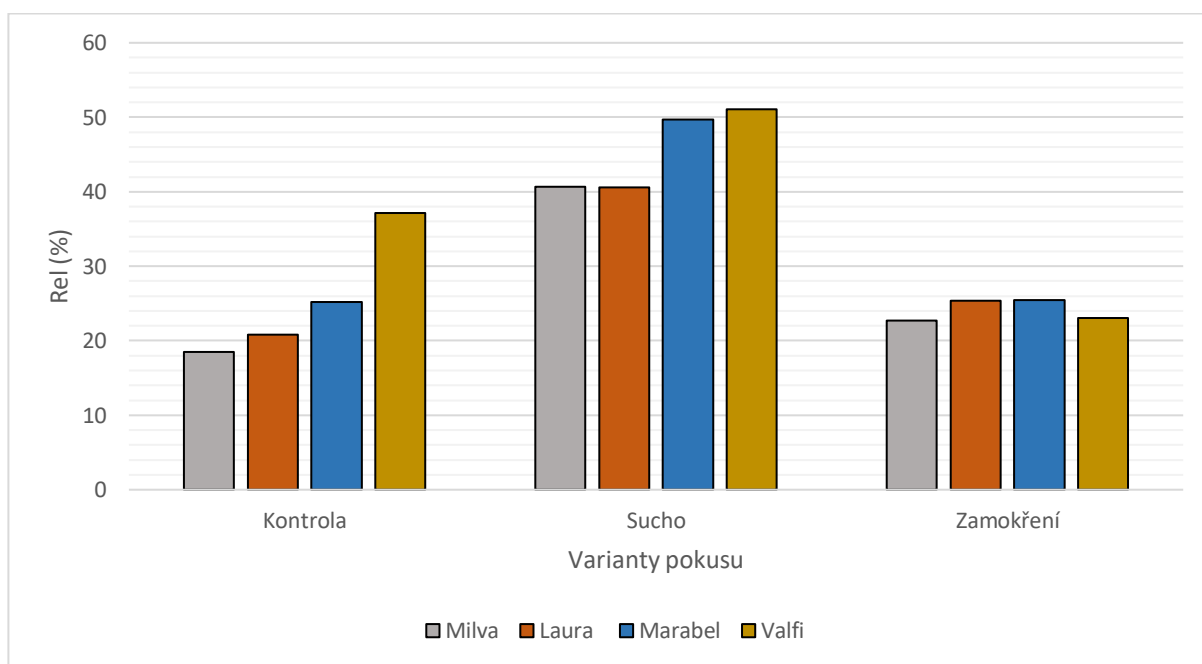
Graf 6: Vliv působení stresu na relativní výtok elektrolytů (%) u odrůdy Valfi

Z grafu 6 vyplývá, že nejvyšší úroveň poškození buněčných membrán byla znovu naměřena u rostlin stresovaných suchem. Do 27. dne pokusu byl zaznamenáván nárůst hodnot relativního výtoku elektrolytů (průměrně o 6,07 %) z počátečních 13,83 % na 32,04 %. Po zahájení rehydratace (27. až 39. den) byl ve 32. dni zachycen pokles o 6,82 % (na hodnotu 25,21). Od 32. do 60. dne pokusu docházelo k prudkému nárůstu hodnot korelujících s úrovněmi buněčného poškození (průměrně o 14,64 %) až na konečnou hodnotu 83,76 %. Poté rostliny předčasně zahynuly.

Nejnižší průměrná úroveň buněčného poškození byla naměřena u rostlin stresovaných zamokřením. Hodnoty této varianty se pohybovaly v intervalu hodnot 11,79 % (1.den) až 39,28 % (71. den). Do 66. dne pokusu vykazovaly hodnoty relativního výtoku elektrolytů mírně rostoucí téměř lineární charakter, kdy hodnota mezi jednotlivými měřeními narůstala v průměru o 2,03 %. V 71. dni pokusu byl zaznamenán vyšší nárůst buněčného poškození o 9,15 % (z 30,13 na 39,28 %).

Porovnání odrůd v závislosti na variantě

Graf 7 zobrazuje rozdíly průměrných hodnot relativního výtoku elektrolytů sledovaných odrůd brambor v závislosti na variantě pokusu. Nejnižší průměrné hodnoty buněčného poškození byly zjištěny u kontrolních rostlin, vyjma odrůdy Valfi, kde byla naměřena hodnota 37,17 %, tedy o 15,69 % vyšší než průměrná hodnota ostatních odrůd (21,48 %) v rámci této varianty. Naproti tomu nejmenší průměrná úroveň buněčného poškození této varianty (i v rámci celého pokusu) byla zaznamenána u odrůdy Milva (18,46 %).



Graf 7: Relativní výtok elektrolytů (%) vybraných odrůd v jednotlivých variantách pokusu

Z grafu 7 vyplývá, že nejvyšší hodnoty relativního výtoku elektrolytů byly naměřeny u varianty s rostlinami stresovanými suchem. Hodnoty korelující se stupněm buněčného poškození se v rámci této varianty pohybovaly mezi 40,61 % (Laura) a 51,11 % (Valfi), přičemž průměrná hodnota poškození činila 45,51 %.

Rostliny pěstované v podmínkách zamokření vykazují relativně vyrovnané hodnoty, jak dokládá graf 7. Sledované odrůdy se v rámci této varianty pohybovaly v intervalu hodnot od 22,7 % (Milva) až 24,14 % (Marabel). Průměr hodnot relativního výtoku elektrolytů této varianty činí 24,14 %.

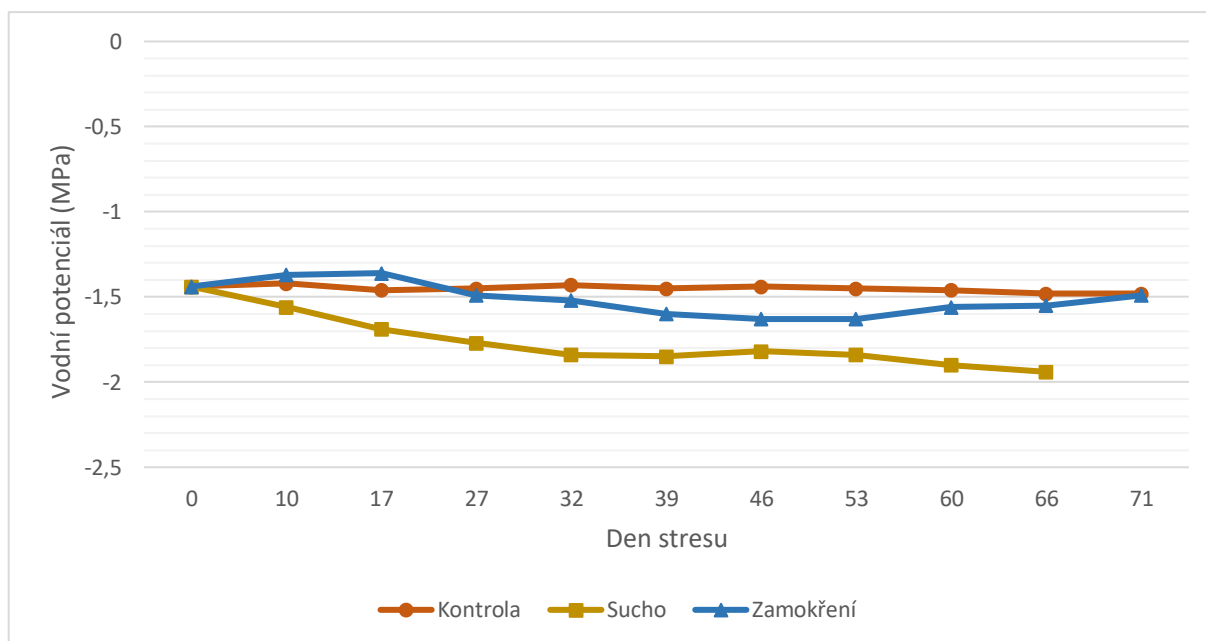
Z grafu 2 je dále patrné, že s nejvyšší citlivostí vůči suchu reagovala odrůda Marabel, kde rozdíl hodnot mezi rostlinami kontrolní varianty a rostlinami pěstovanými v podmínkách sucha

činil 24,5 %. Naproti tomu nejnižší rozdíl mezi variantami kontroly a sucha byl naměřen u odrůdy Valfi, přičemž jeho hodnota činila 24,5 %. U varianty s rostlinami stresovanými zamokřením byla nejcitlivější reakce zjištěna u odrůdy Valfi, kde rozdíl v porovnání s kontrolní variantou představoval 28,07 %. Nejvyšší tolerance vůči zamokření byla naměřena u odrůdy Marabel, kde byl zaznamenán rozdíl oproti kontrolní variantě 0,29 %.

5.3 Vodní potenciál

Odrůda Milva

Na grafu 8 jsou znázorněny rozdíly vodního potenciálu mezi jednotlivými variantami pokusu u odrůdy Milva v závislosti na délce působení stresu. Nejvyšší hodnoty vodního potenciálu byly zaznamenány u rostlin kontrolní varianty, kde se pohybovaly v intervalu hodnot od -1,42 MPa (10. den) do -1,48 MPa (66. a 71. den). Z grafu 8 je dále patrné, že tyto hodnoty vykazovaly od počátku do konce pokusu téměř konstantní tendenci.



Graf 8: Vliv působení stresu na vodní potenciál (Mpa) u odrůdy Milva

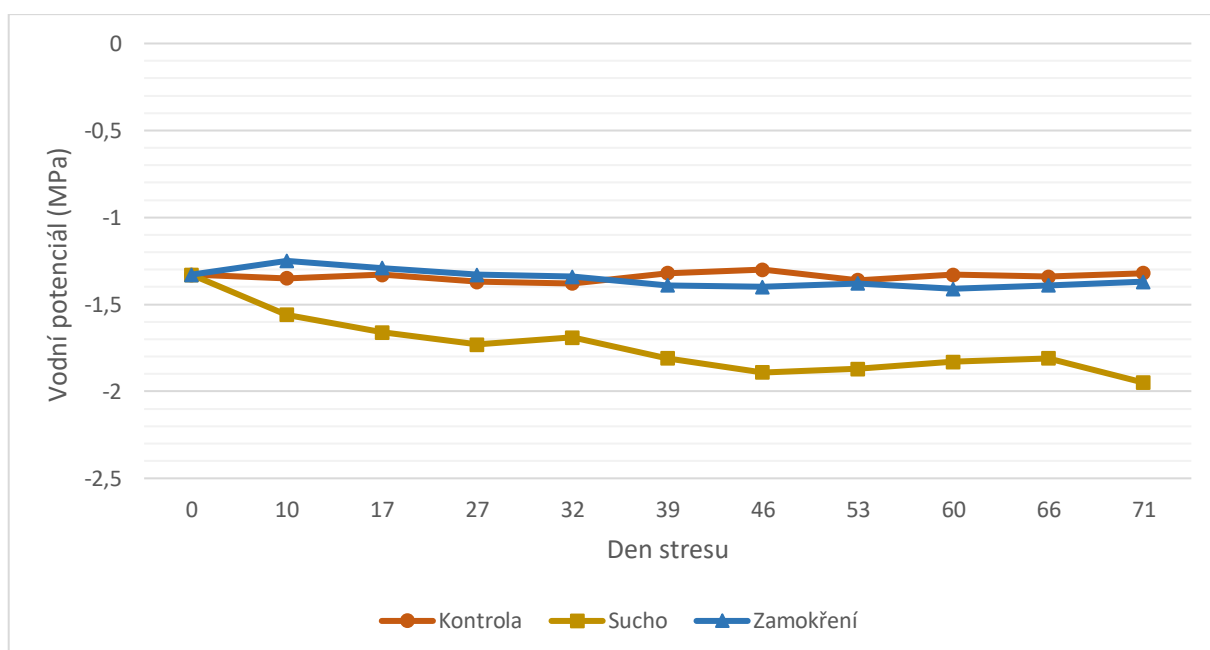
Naopak nejnižší hodnoty vodního potenciálu byly naměřeny u varianty s rostlinami stresovanými suchem, jak vyplývá z grafu 8. Při zahájení pokusu byla naměřena hodnota -1,44 MPa, která se následně snižovala až do 39. dne pokusu na hodnotu -1,85 MPa. Po rehydrataci (27. až 32. den) bylo zaznamenáno mírné zpomalení intenzity poklesu, přičemž ve 46. dni byl zjištěn nepatrný nárůst o 0,03 MPa. Od 46. do 66. dne pokusu již docházelo k plynulému snižování hodnot vodního potenciálu (průměrně o 0,04 MPa) až na konečnou hodnotu -1,94 MPa. Posléze rostliny předčasně uhynuly. Na rehydrataci v 53. až 60. dni nebyly zaznamenány žádné reakce.

U rostlin pěstovaných v podmínkách zamokření se hodnoty vodního potenciálu pohybovaly mezi -1,36 MPa (17. den) až -1,63 MPa (46. a 53. den). Zpočátku tyto hodnoty

vykazovaly mírně rostoucí tendenci (o 0,08 MPa), kdy v 17. dni pokusu byla naměřena hodnota -1,36 MPa oproti počáteční hodnotě -1,44 MPa. Od 27. do 46. dne pokusu byl průběžně zaznamenáván pokles (průměrně o 0,07 MPa) až na hodnotu -1,63 MPa. Totožná hodnota byla zjištěna i při dalším měření a od 60. dne až do konce pokusu docházelo dle grafu 8 k téměř lineárnímu zvyšování hodnot vodního potenciálu až na konečných -1,49 MPa.

Odrůda Laura

Vliv působení stresu na vodní potenciál v závislosti na variantě pokusu u odrůdy Laura zachycuje graf 9. Nejvyšší hodnoty vodního potenciálu v rámci této odrůdy byly zjištěny u kontrolních rostlin. Hodnoty se zde pohybovaly v rozmezí od -1,3 MPa (46. den) do -1,38 MPa (32. den). Úzké rozpětí hodnot vypovídá o téměř konstantním průběhu od začátku až do konce pokusu. Mírné vychýlení hodnot vodního potenciálu bylo naměřeno ve 39. a 46. dni pokusu, kdy byl zaznamenán nárůst o 0,08 MPa (z -1,38 na -1,3 MPa).



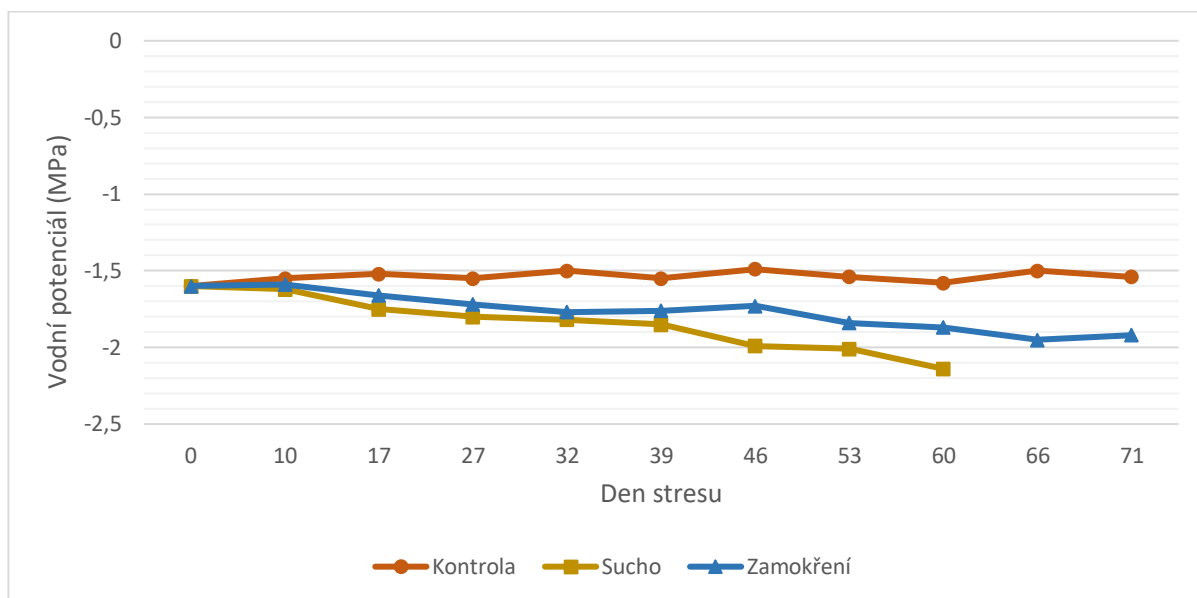
Graf 9: Vliv působení stresu na vodní potenciál (Mpa) u odrůdy Laura

Graf 8 dokládá, že nejnižší hodnoty vodního potenciálu byly opět naměřeny u rostlin vystavených vodnímu deficitu. Již při prvních měřeních byl průběžně zaznamenáván relativně výrazný pokles. Ke snižování hodnot vodního potenciálu docházelo do 27. dne (průměrně o 0,13 MPa) až na hodnotu -1,73 MPa. Ve 27. dni byla obnovena zálivka, na kterou rostliny reagovaly zvýšením vodního potenciálu (o 0,04 MPa) na hodnotu -1,69 MPa (32. den). Přestože hydratace pokračovala až do 39. dne, byl v tomto dni naměřen relativně výrazný pokles o 0,12 MPa. Snižování vodního potenciálu pokračovalo do 46. dne, po kterém bylo zachyceno jeho zvýšení o 0,02 MPa. Tento nepatrný nárůst byl dále podpořen rehydratací v 53. až 60. dni. Do 66. dne pokusu se vodní potenciál i nadále mírně zvyšoval, avšak při posledním měření byl zaznamenán pokles o 0,14 MPa na konečnou hodnotu -1,95 MPa.

U rostlin stresovaných nadbytkem vody byly zaznamenány relativně stabilní výsledky. Hodnoty vodního potenciálu se v rámci této varianty pohybovaly v intervalu hodnot od -1,25 MPa (10.den) do -1,41 MPa (60. den). Z grafu je patrné, že průběžné měření je blízké výsledkům kontrolní varianty. Průměrná hodnota vodního potenciálu varianty s rostlinami stresovanými vodním nadbytkem (-1,35 MPa) byla oproti variantě s kontrolními rostlinami (-1,34 MPa) nižší pouze o 0,01 MPa.

Odrůda Marabel

Vodní potenciál v závislosti na variantě a délce působení stresu u odrůdy Marabel zobrazuje graf 10. I v tomto případě byly průměrně nejvyšší hodnoty vodního potenciálu naměřeny u varianty s rostlinami kontrolních podmínek. Hodnoty se v rámci této varianty pohybovaly mezi -1,49 MPa (46. den) a -1,6 MPa (0.den). Nejnižší hodnota vodního potenciálu byla naměřena při zahájení pokusu. Do 17. dne však docházelo k mírnému nárůstu o 0,08 MPa. Hodnoty následujících odběrů vykazovaly téměř konstantní trend.



Graf 10: Vliv působení stresu na vodní potenciál (Mpa) u odrůdy Marabel

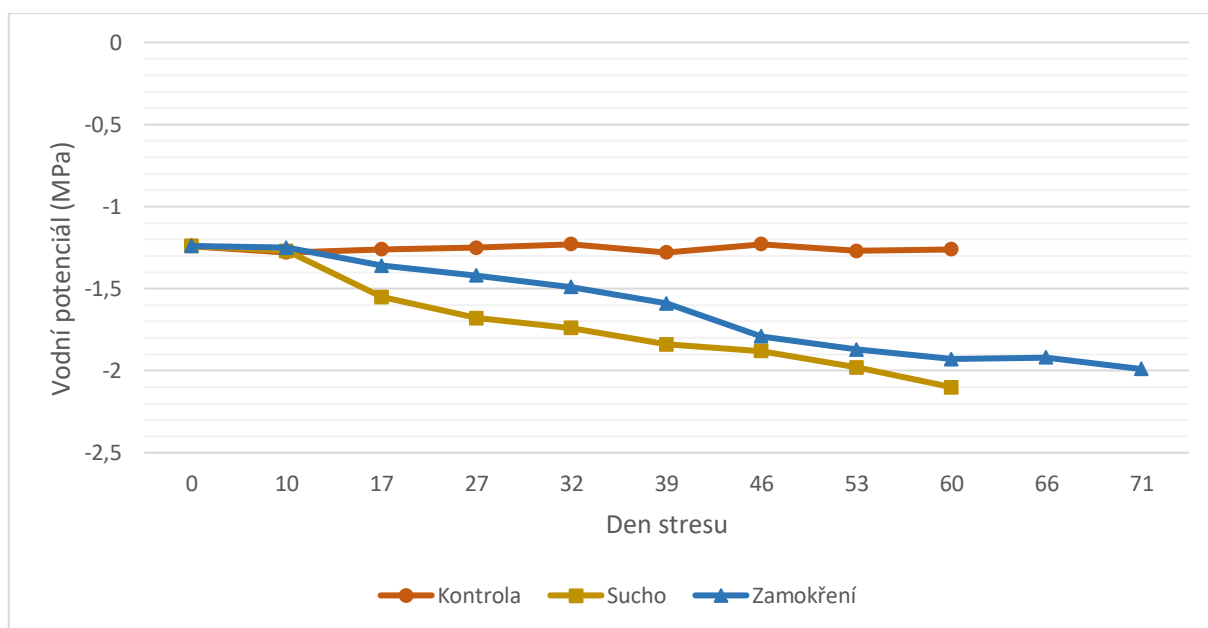
Naproti tomu hodnoty nejnižšího vodního potenciálu byly znovu zjištěny u varianty sucha. Při zahájení pokusu byla naměřena hodnota -1,6 MPa. Již od 10. dne do ukončení pokusu v 60. dni byl zaznamenáván průběžný pokles na konečnou hodnotu vodního potenciálu -2,14 MPa. Hodnoty se tak průměrně snižovaly o 0,07 MPa. Na rehydratace zde nebyla zaznamenána reakce. Pokus byl předčasně ukončen z důvodu uhynutí rostlin v 60. dni pokusu, jak je patrné z grafu 10.

Hodnoty vodního potenciálu se u varianty s rostlinami pěstovanými v podmínkách zamokření pohybovaly v intervalu hodnot od -1,6 MPa (0. den) do -1,95 MPa (66. den). K průkaznému snižování vodního potenciálu docházelo již od zahájení pokusu do 32. dne, kdy byla naměřena hodnota -1,77 MPa. Poté byl do 46. dne průběžně zaznamenáván mírný nárůst o 0,04 MPa. Následně do 66. docházelo znovu k plynulému snižování vodního potenciálu.

V poslední den pokusu byl pak naměřen mírný nárůst o 0,03 MPa na konečnou hodnotu -1,92 MPa.

Odrůda Valfi

Vliv varianty pokusu a termínu odběru na vodní potenciál u odrůdy Valfi zobrazuje graf 11. Stejně jako u předchozích odrůd i v případě Valfi byly nejvyšší hodnoty vodního potenciálu naměřeny u varianty s kontrolními rostlinami. Hodnoty se v rámci této varianty pohybovaly mezi -1,28 MPa (10. a 39. den) a -1,23 MPa (32. a 46. den). Úzké rozpětí hodnot opět vypovídá o jejich téměř konstantní tendenci. Pokus byl ovšem v 60. dni ukončen z důvodu předčasného uhynutí rostlin v 60. dni.



Graf 10: Vliv působení stresu na vodní potenciál (MPa) u odrůdy Valfi

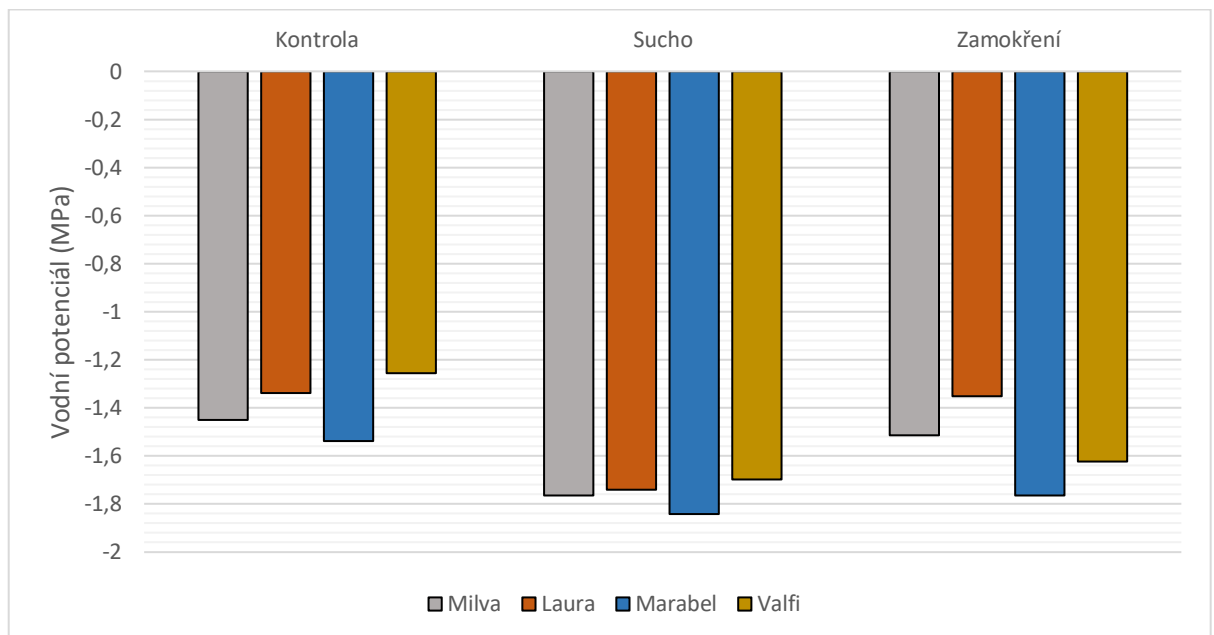
Z grafu 10 je dále patrné, že nejnižší hodnoty vodního potenciálu byly opět zjištěny u varianty s rostlinami stresovanými suchem. Nejvyšší průměrná hodnota této veličiny byla naměřena již při zahájení pokusu (-1,24 MPa). Od 10. do 60. dne docházelo k průběžnému snižování hodnot vodního potenciálu (průměrně o 0,09 MPa) až na konečnou hodnotu -2,1 MPa. Poté již rostliny uhynuly stejně jako v případě kontrolní varianty. Na provedené zálivky nebyla zaznamenána žádná reakce.

V případě rostlin stresovaných zamokřením docházelo v průběhu celého pokusu k téměř lineárnímu poklesu vodního potenciálu z počáteční hodnoty -1,24 MPa na konečných -1,99 MPa, jak vyplývá z grafu 10. Výjimkou byl pouze 66. den, kdy byl oproti předchozímu měření zaznamenán nepatrný nárůst o 0,01 MPa.

Porovnání odrůd v závislosti na variantě

Na graf 12 jsou zobrazeny rozdíly průměrných hodnot vodního potenciálu sledovaných odrůd brambor v závislosti na variantě pokusu. V rámci kontrolní varianty byla nejvyšší

hodnota vodního potenciálu zaznamenána u odrůdy Valfi (-1,26 MPa). Naopak nejnižší průměrná hodnota této veličiny byla zachycena u odrůdy Marabel (-1,54 MPa). Průměrná hodnota všech odrůd u kontrolních rostlin činila -1,4 MPa.



Graf 12: Vodní potenciál (MPa) vybraných odrůd v závislosti na variantě pokusu

Relativně stabilní hodnoty vodního potenciálu vykazují rostliny stresované suchem, jak dokládá graf 12. Průměrná hodnota vodního potenciálu v rámci této varianty činila -1,76 MPa, přičemž průměrné hodnoty této charakteristiky se pohybovaly v rozmezí od -1,69 MPa (Valfi) do -1,84 MPa (Marabel).

V případě rostlin stresovaných zamokřením byly mezi jednotlivými odrůdami v porovnání s předchozími variantami naměřeny větší rozdíly. Průměrná hodnota vodního potenciálu této varianty činila -1,56 MPa. Nejvyšší průměrná hodnota byla zaznamenána u odrůdy Laura (-1,35 MPa), naopak nejnižší hodnota byla zjištěna u odrůdy Marabel (-1,76 MPa).

Z grafu 12 vyplývá, že na základě tohoto pokusu byla nejvyšší citlivost na snižování vodního potenciálu za působení sucha zaznamenána u odrůdy Valfi, kde rozdíl průměrných hodnot mezi kontrolní variantou a variantou s rostlinami stresovanými suchem činil 0,44 MPa. Naproti tomu jako nejvíce tolerantní se jeví odrůda Marabel, kde byl zaznamenán nejnižší rozdíl 0,3 MPa. U rostlin stresovaných zamokřením byl nejvyšší rozdíl v porovnání s kontrolními rostlinami znovu zjištěn u odrůdy Valfi (0,36 MPa), naopak nejvyšší tolerance vůči zamokření byla naměřena u odrůdy Laura, kde rozdíl průměrných hodnot činil 0,02 MPa.

6 Diskuze

6.1 Vodní sytostní deficit

Z výsledků je patrné, že u rostlin brambor pěstovaných v podmínkách sucha dochází k průkaznému zvyšování vodního deficitu. Průměrné hodnoty VSD se u rostlin stresovaných suchem pohybovaly v intervalu hodnot od 36,36 % (Milva) do 44,69 % (Marabel). Jako nejodolnější vůči suchu se jevila odrůda Valfi. V porovnání s kontrolní variantou byl u této odrůdy zaznamenán nejnižší rozdíl (9,93 %). Nutno však brát v úvahu, že tento nízký rozdíl byl způsoben zejména vysokými hodnotami VSD kontrolní varianty. Relativně vysokou toleranci vůči suchu vykazala odrůda Milva (21,72 %), naopak nejvyšší citlivost byla zaznamenána u odrůdy Marabel (33,52 %). Průměrná hodnota VSD v rámci celé této varianty činila 40,4 %. Ehlers & Goss (2016) považují 40% VSD za hraniční hodnotu, kdy nastává stav křečové plazmolýzy, čímž dojde k nevratnému poškození rostlin. Ve srovnání s kontrolní variantou byly naměřené hodnoty VSD u rostlin vystavených suchu průměrně vyšší o 27,72 % (odrůda Valfi nebyla do tohoto průměru započítána z důvodu vysokých hodnot v kontrolní variantě). Zvyšování VSD při působení stresu suchem potvrzují např. Siddique et al. (2000) nebo Keyvan (2010), kteří prováděli pokusy na pšenici (*Triticum aestivum* L.). Podobné výsledky zaznamenal také Khadem et al. (2010), jenž se zabýval půsbením stresu suchem na vybrané kultivary kukuřice (*Zea mays* L.). Všechny tyto výsledky tak potvrzují Larcherovo (1988) tvrzení, že ke zvyšování vodního sytostního deficitu dochází v případě, je-li záporná vodní bilance rostlin.

Menší citlivost byla zaznamenána u rostlin stresovaných zamokřením. Průměrné hodnoty VSD se v této variantě pokusu pohybovaly mezi 9,6 % (Milva) a 14,9 % (Marabel). Nejvyšší toleranci vůči zamokření vykazala odrůda Laura (1,02 %). Nižší tolerance byla zjištěna u odrůdy Milva (5,04 %). Nejcitlivěji reagovala odrůda Valfi (16,65), přičemž tento vysoký rozdíl byl opět způsoben vysokými hodnotami VSD u kontrolní varianty. Průměrná hodnota VSD celé této varianty činila 12,98 % (odrůda Valfi znovu nebyla do tohoto průměru zahrnuta). Podle Listowského (1976) je tato hodnota VSD považována za středně intenzivní vodní stres. Rozdíl mezi průměrnou hodnotou této varianty a průměrnou hodnotou kontrolní varianty činil pouze 0,08 %. Na základě tohoto pokusu se uvedené odrůdy brambor jeví jako relativně tolerantní vůči zamokření. Hlavní roli v odolnosti brambor vůči zamokření by mohl hrát původ této plodiny. Domovinou brambor je oblast vysoko položených náhorních plošin v jihoamerických Andách. Tato oblast se vyznačuje chladným podnebím a vysokým množstvím srážek (Kutnar 2005).

6.2 Relativní výtok elektrolytů

Na základě získaných výsledků lze konstatovat, že u varianty s rostlinami stresovanými suchem docházelo k průběžnému zvyšování úrovně poškození buněčných membrán. Výsledné průměrné hodnoty relativního výtoku elektrolytů se pohybovaly v intervalu hodnot od 40,61 % (Laura) do 51,11 % (Marabel). Jako nejvíce tolerantní se jevila odrůda Valfi, kde byl v porovnání s kontrolní variantou naměřen rozdíl 13,9 %. Nízký rozdíl u této odrůdy byl však způsobem především vysokým průměrným poškozením biomembrán v kontrolní variantě.

Druhá nejvyšší tolerance byla zjištěna u odrůdy Laura (19,8 %), naopak nejcitlivěji reagovala odrůda Marabel (24,51 %). Průměr celé této varianty činil 45,51 %. Ve srovnání s kontrolní variantou, jejíž průměr činil 25,4 %, bylo zaznamenáno průměrně o 20,11 % vyšší poškození buněčných membrán. Zvyšování hodnot relativního výtoku elektrolytů za působení stresu suchem potvrzuje Valentovič et al. (2006) u kukuřice. Mousavi et al. (2007) upozorňuje, že rostliny vystavené postupně se zvyšujícím vodnímu deficitu mají dostatek času reagovat na stres, kdežto u rostlin vystavených stresu suchem náhle jsou zaznamenávány mnohem vyšší škody na buněčných membránách. U všech sledovaných odrůd bylo zaznamenáno snížení hodnot relativního výtoku elektrolytů ve 32. dni, tedy během první rehydratace. Tento jev je vysvětlován tím, že poškození na buněčných membránách ještě nepřesáhlo letální úroveň, a rostlinné buňky jsou tak schopny navrátit se do původního stavu (Ehlers & Goss 2016). Na další rehydratace již nebyly zaznamenány žádné výraznější reakce. Khadem et al. (2010) na svých pokusech s kukuřicí zjistil, že hodnoty poškození buněčných membrán nejsou v přímé korelaci s relativním obsahem vody. Je-li ve fázi přílišného poškození biomembrány zvyšován relativní obsah vody, dochází z důvodu velkého tlaku vody k plazmoptýze a škody na buněčných membránách mohou být ještě navýšeny.

U varianty s rostlinami pěstovanými v podmínkách zamokření byly zjištěny relativně podobné hodnoty s výjimkou odrůdy Valfi, která se jevila jako nejcitlivější k těmto podmínkám. Je však nutné poznamenat, že vysoký rozdíl v porovnání s kontrolní variantou byl způsoben především předčasným úhynem kontrolních rostlin, přičemž následující měření byla uvažována jako 100% poškození buněčných membrán. Pomineme-li tuto odrůdu, průměr ostatních odrůd v rámci varianty zamokřených rostlin činil 24,51 %. V porovnání s kontrolní variantou (21,48) bylo zjištěno průměrně o 3,03 % vyšší poškození. I v tomto případě tak rostliny vykazaly mnohem vyšší toleranci vůči zamokření ve srovnání se stresem způsobeným vodním deficitem. Nejvyšší toleranci vůči zamokření vykazala odrůda Marabel (0,29 %), kde bylo buněčné poškození této varianty téměř shodné s kontrolní variantou. Odrůdy Milva (4,24 %) a Laura (4,59 %) reagovaly citlivěji.

6.3 Vodní potenciál

Nejnižší hodnoty vodního potenciálu byly zaznamenány u varianty stresované suchem, jak dokládají výsledky. Hodnoty této varianty se pohybovaly v intervalu hodnot od -1,7 MPa (Valfi) do -1,84 MPa (Marabel). Nejvyšší tolerance vůči suchu byla zjištěna u odrůdy Marabel, kde rozdíl oproti kontrolní variantě činil 0,3 MPa. Podobná hodnota však byla naměřena i u odrůdy Milva (0,32 MPa). Jako méně tolerantní vůči suchu se na základě této charakteristiky jeví odrůdy Laura (0,4 MPa) a Valfi (0,44 MPa). Průměrná hodnota vodního potenciálu v rámci celé této varianty činila -1,76, a byla tak o 0,36 MPa nižší než průměrná hodnota varianty kontrolní (-1,4 MPa). Postupné snižování hodnot vodního potenciálu od zahájení pokusu bylo u rostlin stresovaných suchem potvrzeno u všech sledovaných odrůd. Snižování vodního potenciálu v listech za působení stresu suchem potvrzuje např. Siddique et al. (2000) u kukuřice, dále Rascio et al. (1988) u pšenice nebo O'Toole & Cruz (1979) u rýže (*Oryza sativa* L.). Biologickou nepřipravenost brambor vůči suchu dokládá i jejich brzké zavírání průduchů v případě snížení vodního potenciálu na relativně stále vysoké hodnoty. K zavírání průduchů

dochází u této plodiny již při hodnotách mezi -0,4 MPa až -0,6 MPa (Costa et al. 1997). Ke zvyšování hodnot vodního potenciálu nedocházelo ani přes obnovení zálivky. Mírný nárůst hodnot této charakteristiky byl po zahájení rehydratace zaznamenán pouze u odrůdy Valfi (ve 32. dni), avšak nedošlo k jeho potvrzení při dalším měření. Vyjma odrůdy Valfi tak nebyla zaznamenána korelace mezi snižováním vodního potenciálu a zvyšováním hodnot relativního výtoku elektrolytů. Ke snižování vodního potenciálu i přes provedené rehydratace mohlo také přispět odlišování z důvodu odebrání vzorků. Dle Vose & MacKerona (2000) potřebuje rostlina v povadlém stavu k obnově buněčného turgoru dostatečný počet listů.

V případě rostlin stresovaných zamokřením se hodnoty pohybovaly v rozmezí -1,35 MPa (Laura) až -1,76 MPa (Marabel). Jako odolné vůči zamokření se jevíly odrůdy Laura (0,02 MPa) a Milva (0,06 MPa). Nižší tolerance byla naměřena u odrůdy Marabel (0,22 MPa) a nejnižší pak u odrůdy Valfi (0,37 MPa). Průměr celé této varianty činil -1,56 MPa a v porovnání s průměrnou hodnotou kontrolní varianty byl nižší o 0,21 MPa. Ve srovnání s rostlinami stresovanými suchem se i v tomto případě jeví brambory odolnější vůči zamokření. Avšak na rozdíl od předchozích fyziologických charakteristik byly v této variantě naměřeny méně vyrovnané výsledky.

7 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo zjistit rozdíly ve vodním režimu rostlin brambor vlivem nedostatku a nadbytku vody. Dále měly být porovnány reakce vybraných odrůd brambor na vodní stres za použití vybraných fyziologických charakteristik.

Na základě získaných výsledků lze konstatovat následující závěry:

1. U rostlin pěstovaných v podmínkách sucha byly naměřeny vyšší hodnoty vodního sytostního deficitu, vyšší hodnoty relativního výtoku elektrolytů a nižší hodnoty vodního potenciálu než u varianty s rostlinami stresovanými zamokřením.
2. Mezi sledovanými odrůdami byly zaznamenány rozdíly v citlivosti na působení stresu, přičemž tyto rozdíly byly více znatelné u rostlin stresovaných nedostatkem vody. Byla tak potvrzena hypotéza existence rozdílů mezi sledovanými odrůdami při působení vodního stresu.
3. Všechny použité ukazatelé se jevily jako relevantní pro stanovení intenzity vodního stresu, avšak bližší korelace mezi těmito fyziologickými charakteristikami nebyla jednoznačně prokázána.
4. Při stanovení vodního sytostního deficitu vykazala nejvyšší odolnost vůči působení stresu suchem odrůda Valfi (9,93 %) a nejcitlivěji reagovala odrůda Marabel (33,52 %). Nejvyšší odolnost vůči zamokření byla zaznamenána u odrůdy Laura (1,02 %), naopak nejcitlivěji reagovala odrůda Valfi (16,65 %).
5. Při stanovení relativního výtoku elektrolytů vykazala nejvyšší toleranci vůči suchu odrůda Valfi (13,39 %), naopak nejcitlivěji reagovala odrůda Marabel (24,51 %). Proti stresu způsobenému zamokřením byla nejvyšší odolnost zaznamenána u odrůdy Marabel (0,29 %) a nejnižší odolnost u odrůdy Valfi (14,14 %).
6. Při stanovení vodního potenciálu vykazala nejvyšší odolnost proti suchu odrůda Marabel (0,3 MPa) a nejnižší odolnost byla zaznamenána u odrůdy Valfi (0,44 MPa). Vůči stresu způsobenému zamokřením reagovala s nejnižší citlivostí odrůda Laura (0,02 MPa), naproti tomu nejvyšší citlivost byla zjištěna u odrůdy Valfi (0,37 MPa).
7. Na základě získaných výsledků lze za celkově nejodolnější odrůdu vůči zamokření považovat odrůdu Laura. Naopak nejcitlivěji reagovala odrůda Valfi.
8. Odrůdu s nejvyšší tolerancí nebo citlivostí vůči suchu nelze jednoznačně určit, avšak jako relativně citlivá se jeví odrůda Laura. Naproti tomu poměrně nízká citlivost byla zaznamenána u odrůdy Milva.

8 Literatura

- Campos PS, Quartin V, Ramalho J, Nunes MA. 2003. Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. *Plants. Journal of Plant Physiology* DOI: 10.1078/0176-1617-00833.
- Costa LD, Gianquinto G, Vedove GD, Giovanardi R. 1997. Yield, water use efficiency and nitrogen uptake in potato: Influence of drought stress. *Potato Research* DOI: 10.1007/BF02407559.
- Costa LD, MacKerron. Plant and soil water status. Pages 175–187 in Haverkort AJ, MacKerron, editors. *Management of nitrogen and water in potato production*. Wageningen Pers, Wageningen.
- Crusciol CAC, Pulz AL, Lemos LB, Soratto RP, Lima GPP. 2009. Effects of silicon and drought stress on Tuber Yield and Leaf Biochemical Characteristics in Potato. *Crop Science* DOI: 10.2135/cropsci2008.04.0233.
- Čatský J. 1962. Water saturation deficit in the wilting plant. The preference of young leaves and the translocation of water from old into young leaves. *Biologia Plantarum* DOI: 10.1007/BF02933180.
- Dennis ES, Dolferus R, Ellis M, Rahman M, Wu Y, Hoeren FU, Grover A, Ismond KP, Good AG, Peacock WJ. 2000. Molecular strategies for improving waterlogging tolerance in plants. *Journal of Experimental Botany* DOI: 10.1093/jexbot/51.342.89.
- Ehlers W, Goss M. 2016. *Water dynamics in plant production*, 2nd Edition. CABI, Boston.
- Fukao T, Bailey-Serres Julia. 2004. Plant responses to hypoxia – is survival a balancing act? *Trends in Plant Science* DOI: 10.1016/j.tplants.2004.07.005.
- Gardner WR. 1968. cit. in Larcher W. 1988. *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia, Praha.
- Gil PM, Gurovich L, Schafer B, García N, Iturriaga R. 2009. Electrical signaling, stomatal conductance, ABA and Ethylene content in avocado trees in response to root hypoxia. DOI: 10.4161/psb.4.2.7872.
- Haberle J, Vlček V, Kohout M, Středa T, Dostál J, Svoboda P. 2015. *Bilance a určení dostupné zásoby vody v kořenové zóně plodin*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.
- Hnilička F, Hniličková H. 2016. *Obecná koncepce stresu*. Pages 2-27 in Hnilička F, Středa T, editors. *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresy*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Hsiao TC, Acevedo E, Fereres E, Henderson DW. 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *The royal society* DOI: 10.1098/rstb.1976.0026.
- Kennedy RA, Rumpho ME, Fox TC. 1992. *Anaerobic Metabolism in Plants*. *Plant Physiol* DOI: 10.1104/pp.100.1.1.

- Khadem SH, Galavi M, Mousavi SR, Maghaddam PR. 2010. Effect of animal manure and superabsorbent polymer on corn leaf relative water content, cell membrane stability and leaf chlorophyll content under dry condition. *Australian Journal of Crop Science* **4(8)**:642-647.
- Keyvan S. 2010. The effects of drought stress on yield, relative water content, proline, soluble carbohydrates and chlorophyll of bread wheat cultivars. *Journal of Animal & Plant Science* **3**:1051-1060.
- Klimešová J, Holková L, Středa T. Stres suchem a jeho vliv na projevy rostlin. Pages 119-147 in Hnilička F, Středa T, editors. *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresy*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Kramer PJ, Boyer JS. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, San Diego.
- Kulhavý Z, Soukup M. 2010. Zemědělské odvodnění a krajina. Pages 97–104 in Rožnovský J, Litschmann T, editors. *Voda v krajině: sborník příspěvků z konference*. Český hydrometeorologický ústav, Praha.
- Kutnar F. 2005. *Malé dějiny brambor*. Výzkumný ústav bramborářský, Havlíčkův Brod.
- Kúdela V, Ackermann P, Prášil IT, Rod J, Veverka K. 2013. *Academia*, Praha.
- Larcher W. 1988. *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia, Praha.
- Larcher W. 1995. *Physiological plant ecology*. Springer, New York.
- Levitt J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press, New York.
- Levitt J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses, second edition: water, radiation, salt, and other stresses*. Academic Press, New York.
- Lichtenthaler HK. 1988. The stress concept in plants. *Annals of the New York academy of sciences* DOI 10.1111/j.1749-6632.1998.tb08993.
- Listowský VA. 1976. *Zagadaniem fyziologii pšenici*. Moskva, Kolos, 1976.
- Loon CD. 1981 The effect of water stress on potato growth, development, and yield. *American Potato Journal* DOI: 10.1007/BF02855380.
- Lugojan C, Ciulca S. 2011. Evaluation of relative water content in winter wheat. *Journal of Horticulture, Forestry and Biotechnology* **15(2)**:173-177.
- Masarovičová E, Král'ová K, Májeková M, Vykouková I. 2011. Vodný režim rastlín v meniacich sa environmentálných podmienkach. Pages 81–94 in Bláha L, et al., editors. *Aktuální kapitoly z fyziologie rostlin a zemědělského výzkumu 2011*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.
- Meyer WS, Green GC. 1980. Water use by wheat and plant indicators of available soil water. *Agronomy Journal* **72**:779–784.
- METER Group Inc. 2018. WPC4C: Dew point potential meter, Manual. Available from http://manuals.decagon.com/Manuals/13588_WP4C_Web.pdf (accessed April 2019).

- Mousavi PSM. 2007. cit in Khadem SH, Galavi M, Mousavi SR, Maghaddam PR. 2010. Effect of animal manure and superabsorbent polymer on corn leaf relative water content, cell membrane stability and leaf chlorofyl content under dry condition. *Australian Journal of Crop Science* **4(8)**:642-647.
- Munns R, Tester M. 2008. Mechanism of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911.
- Nicolaides NC, Kyratzi E, Lamprokostopoulou A, Chrousos PG, Charmandari E. 2014. Stress, the stress system and the role of glucocorticoids. *Neuroimmunomodulation* DOI: 10.1159/000362736.
- Olšovská K, Brestič M. 2001. Function of hydraulic and chemical water stress signalization in evaluation of drought resistance of juvenile plants. *Journal of Central Agriculture*, Volume 2, **2(3-4)**:157–164.
- O'Toole J, Cruz RT. 1979. Response of leaf water potential, stomatal resistance, and leaf rolling to water stress. *Plant Physiology* DOI: 10.1104/pp.65.3.428.
- Penka M. 1985. *Transpirace a spotřeba vody rostlinami*. Academia, Praha.
- Piterková J, Tomáková K, Luhová L, Petřivalský M, Peč P. 2005. Oxidativní stres: Lokalizace tvorby aktivních forem kyslíku a jejich degradace v rostlinném organismu. *Chem. Listy* **99**:455–466.
- Prášil T. 2013. Suchostní a vlhkostní poškození. Pages 119-138 in Kůdela V, Ackermann P, Prášil IT, Rod J, Veverka K. Academia, Praha.
- Procházka J, et al. 2017. Dvacet let s odrůdami brambor firmy Europlant v České republice. Europlant, Praha.
- Rascio A, Cedola MC, Pastore D, Wittmer G. 1988. Pressure-volume curves and drought resistance in two wheat genotypes. *Journal for Plant Biology* DOI: 10.1111/j.13993054.1988.tb09202.x.
- Shao H, Chu L, Jaleel CA, Zhao C. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *ScienceDirect* DOI: 10.1016/j.crv.2008.01.002.
- Siddique MRB, Hamid A, Islam MS. 2000. Drought stress effect on water relations of wheat. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* **41**:35-39.
- Sinco. 2016. *Zahradnictví Sinco*. Available from <https://www.sinco.cz/> (accessed April 2019).
- Slatyer RO, Taylor SA. 1960. cit. in Larcher W. 1988. *Fyziologická ekologie rostlin*. Academia, Praha.
- Slatyer RO. 1967. cit in Penka M. *Transpirace a spotřeba vody rostlinami*. Academia, Praha.
- Sofa A, Scopa A, Hashem A, Abd-Allah EF. 2016. Lipid metabolism and oxidation in plants subjected to abiotic stresses. Pages 205–210 in Azooz MM, Ahmad P, editors. *Plant-Environment Interaction: responses and approaches to mitigate stress*. Wiley Blackwell, Hoboken.

- Stocker O. 1929. Das wasserdefizit von gefässpflanzen in verschiedenen klimazonen. *Planta* **7(2-3)**:382-387.
- Středa T, Haberle J, Klimešová J, Svoboda P, Středová H, Khel T. 2017. Metodika odběru a hodnocení kořenového systému polních plodin. Mendelova univerzita v Brně, Brno.
- Suzuki N, Rivero RM, Shulaev V, Blumwald E, Mittler R. 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist* DOI: 10.1111/nph.12797.
- Sychrová E. 2001. Vliv abiotických stresů na zdravotní stav rostlin. Pages 54-56 in Bláha L, et al., editors. Vliv abiotických stresů na vlastnosti rostlin. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Tolk JA. 2003. Soils, Permanent Wilting Points. *Encyclopedia of Water Science*. Encyclopedia of water science DOI: 10.1081/E-EWS 120010337.
- Triboulot MB, Pritchard J, Tomos D. 1995. Root water uptake and water movement through the plant. Pages 202–209 in Losch R, editors. *Plant water relations*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, Germany.
- Tuteja N, Gill SS, Tiburcio AF, Tuteja R. 2012. Improving crop resistance to abiotic stress, Volume 1. Wiley-Blackwell, Germany.
- Urban MO. 2016. Metody vhodné pro detekci odolnosti a citlivosti plodin vůči abiotickým stresům sucha, zasolení a teplotnímu diskomfortu. Pages 164-206 in Hnilička F, Středa T, editors. *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresy*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Valentovič P, Luxová M, Kolarovič L, Gašparíková O. 2006. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. *Plant soil environ* **52(4)**:186-191).
- Vos J, MacKeron DKL. 2000. Basic concepts of the management of supply of nitrogen and water in potato production. Pages 15–33 in Haverkort AJ, MacKerron, editors. *Management of nitrogen and water in potato production*. Wageningen Pers, Wageningen.
- Vlasáková E. 2011. Vliv teploty a sucha na obsah kyseliny abscisové v rostlinách obilnin [PhD. Thesis] Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Vokál B, et al. 2013. *Brambory: šlechtění, pěstování, užití, ekonomika*. Profi Press, Praha.
- Whitlow TH, Bassuk NL, Ranney TG, Reichert DL. 1991. An improved method for using electrolyte leakage to assess membrane competence in plant tissues. *Plant Physiology* DOI: 10.1104/pp.98.1.198.
- Yara. 2018. Hnojiva a nástroje pro komplexní výživu rostlin. Yara Česká republika. Available from <https://www.yaraagri.cz/> (accessed April 2019).

