

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Efekt aplikace stimulačních látek při vodním stresu
u brambor (*Solanum tuberosum* L.)**

Diplomová práce

Autor práce: Bc. Jiří Krucký

Obor studia: Rostlinná produkce

Vedoucí práce: Ing. Helena Hniličková, Ph.D.

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Efekt aplikace stimulačních látek při vodním stresu u brambor (*Solanum tuberosum* L.)" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 20. 7. 2020

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval paní Ing. Heleně Hniličkové, Ph.D. za vytvoření kvalitních podmínek pro vypracování mé diplomové práce. Především bych chtěl poděkovat za odborné vedení, trpělivost, čas a ochotu, kterou mi při tvorbě této práce věnovala.

Dále bych rád poděkoval panu Ing. Kamilu Krausovi za jeho pomoc a cenné rady po dobu celého výzkumu.

V neposlední řadě patří poděkování mé rodině a přítelkyni Kateřině, za významnou pomoc a morální podporu, kterou mi poskytli po dobu celého studia.

Efekt aplikace stimulačních látek při vodním stresu u brambor (*Solanum tuberosum* L.)

Souhrn

V důsledku globálních klimatických změn se vliv sucha stává stále větší hrozbou a nadále bude nabývat na významu. Sucho jako nejvýznamnější abiotický stresor v zemědělství způsobuje v rostlině vodní stres. Především u brambor (*Solanum tuberosum* L.) kvůli náchylnosti této plodiny k nedostatku vody, což má za následek výrazné omezení fyziologických procesů a redukci výnosu. V rámci technologických opatření je využívána celá řada účinných látek omezujících dopady abiotických stresorů na fyziologické projevy rostlin. Na základě výše popsanych skutečností bylo navrženým cílem práce sledovat vliv foliární aplikace Energen 3D PLUS a Prolinu na základní fyziologické procesy u brambor pěstovaných v podmínkách vodního stresu.

Dne 22. března 2019 došlo k výsadbě hlíz brambor odrůdy Ranomi. Rostliny brambor byly pravidelně zavlažovány do 23. dubna 2019 ve fenologické fázi 40 podle BBCH, na počátku zakládání hlíz. V tento okamžik dochází k ukončení závlivky u stresovaných variant a k aplikaci Energen 3D PLUS a Prolinu. Tímto dnem je pokus zahájen a označujeme jej jako **0. den**. Doba trvání experimentu se rovnala 45 dnům (*fáze předstresová, fáze stresu a fáze regenerace*) a pokus založený ve skleníkových podmínkách byl rozdělen do 5 variant: **K** (bez aplikace přípravku, se závlahou), **S** (bez aplikace přípravku, bez závlahy), **SS** (s aplikací přípravku Energen 3D PLUS, bez závlahy), **SSP** (s aplikací kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin) a **SP** (s aplikací přípravku Prolin, bez závlahy). Během pokusu byla měřena rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivost na základě gazometrických metod pomocí infračerveného analyzátoru plynů LCpro+. Parametry fluorescence chlorofylů (F_0 , F_M a F_V/F_M) byly stanoveny pomocí fluorometru OSI 1 FL. Obsah chlorofylu v listech byl sledován pomocí chlorofylmetru a také metodou podle Porry et al. (1989). Dále byl sledován obsah prolinu v listech dle Batese et al. (1973) a průměrný výnos hlíz u zkoumaných variant.

Ze získaných výsledků vyplývá, že vlivem vodního stresu byla u varianty **SS**, **SSP** a **SP** ve *fázi dehydratace* (**11. a 17. den**) zaznamenána statisticky průkazně nižší rychlost fotosyntézy, rychlost transpirace a stomatální vodivost oproti variantě **K**.

Ve *fázi rehydratace* (**45. den**) byla navýšena rychlost fotosyntézy a transpirace vlivem stimulačních látek a osmoprotektantů u variant **SS**, **SSP** a **SP**. Nejvyšší rychlost fotosyntézy a transpirace byla u varianty **SP** a společně s variantou **SSP** dosahovaly statisticky průkazně vyšších hodnot oproti variantě **K**, varianta **SS** nedosahovala statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

Ve *fázi rehydratace* (**45. den**) byla navýšena stomatální vodivost vlivem stimulačních látek a osmoprotektantů u variant **SS**, **SSP** a **SP**. Varianta **SP** dosahovala statisticky průkazně vyšších hodnot oproti variantě **K**, varianty **SS** a **SSP** nedosahovaly statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

Vliv vodního deficitu statisticky průkazně snížil maximální kvantový výtěžek PS II varianty **SSP** (**11. den, fáze dehydratace**), u variant **SS**, **SP** (**11. den, fáze dehydratace**) nebyl

zaznamenán statisticky významný rozdíl hodnot oproti variantě **K**. **Den 17.** (*fáze dehydratace*) neměl působící vodní stres vliv na maximální kvantový výtěžek PS II u variant **SS**, **SSP** a **SP**.

Ve *fázi rehydratace* (**39. den**) byl vlivem osmoprotektantu zaznamenán nejvyšší maximální kvantový výtěžek PS II u varianty **SP**. Varianta **SP** dosahovala statisticky průkazně vyšších hodnot oproti variantě **K**, varianty **SS** a **SSP** nedosahovaly statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

Vlivem vodního stresu byl u varianty **SS** ve *fázi dehydratace* (**11. den**) zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů (CCI) oproti variantě **K**, varianty **SSP** a **SP** nedosahovaly statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**. Ve *fázi dehydratace* (**17. den**) byl vlivem vodního stresu zaznamenán u variant **SS**, **SSP** a **SP** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů (CCI) a obsah prolinu oproti variantě **K**.

Ve *fázi rehydratace* byl vlivem stimulačních látek a osmoprotektantů zaznamenán u variant **SS**, **SSP** a **SP** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů (CCI) oproti variantě **K**.

Ve *fázi dehydratace* (**11. den**) neměl působící vodní stres vliv na obsah chlorofylu a, chlorofylu b, celkového chlorofylu (a+b), obsah karotenoidů a obsah prolinu u variant **SS**, **SSP** a **SP**.

Vlivem vodního stresu byl u varianty **SS** ve *fázi dehydratace* (**17. den**) zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu a oproti variantě **K**, varianty **SSP** a **SP** nedosahovaly statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

Vlivem vodního stresu byl u variant **SS**, **SSP** ve *fázi dehydratace* (**17. den**) zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu b, celkového chlorofylu (a+b) a obsah karotenoidů oproti variantě **K**, varianta **SP** nedosahovala statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

Ve *fázi rehydratace* (**25.**, **31.** a **39. den**) byl vlivem stimulačních látek a osmoprotektantů zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu a, chlorofylu b, celkového chlorofylu (a+b), obsah karotenoidů a obsah prolinu u variant **SS**, **SSP** a **SP** oproti variantě **K**.

Vlivem vodního deficitu byl u variant **SS**, **SSP** a **SP** zaznamenán statisticky průkazně nižší průměrný výnos hlíz oproti variantě **K**.

Na základě výsledků vyplývá, že hypotéza byla potvrzena. Stimulační látky a osmoprotektanty pozitivně ovlivňovaly fyziologický stav rostlin v období stresu a snižovaly tak jeho dopady na rostlinu.

Klíčová slova: brambory, vodní stres, fotosyntéza, prolin

Effect of application of stimulants in water stress in potatoes (*Solanum tuberosum* L.)

Summary

As a result of global climate change, the effects of drought are becoming an increasing threat and will continue to grow in importance. Drought as the most important abiotic stressor in agriculture causes water stress in plants. Especially in potatoes (*Solanum tuberosum* L.) due to the susceptibility of this crop to water shortage, which results in a significant reduction in physiological processes and a reduction in yield. As part of technological measures, number of active substances are used to reduce the effects of abiotic stressors on the physiological manifestations of plants. Based on the facts described above, the aim of this work was to monitor the effect of foliar application of Energen 3D PLUS and Proline on the basic physiological processes in potatoes grown under water stress conditions.

On March 22, 2019, Ranomi potato tubers were planted. Potato plants were regularly irrigated until April 23, 2019 in phenological phase 40 according to BBCH, at the beginning of tuber establishment. At this point, the watering of stressed variants was terminated and Energen 3D PLUS and Proline were applied. The experiment started on this day, otherwise known as **Day 0**. The duration of the experiment was 45 days (*pre-stress phase*, *stress phase* and *regeneration phase*) and the experiment based on greenhouse conditions was divided into 5 variants: **K** (without application of the product, with irrigation), **S** (without application of the product, without irrigation), **SS** (with Energen 3D PLUS, without irrigation), **SSP** (with a combination of Energen 3D PLUS and Proline) and **SP** (with Proline, without irrigation). During the experiment, the rate of photosynthesis, transpiration and stomatal conductivity were measured on basis of gasometric methods using an infrared gas analyzer LCpro+. Chlorophyll fluorescence parameters (F_0 , F_M and F_v/F_M) were determined using an OSI 1 FL fluorometer. The chlorophyll content in the leaves was monitored using a chlorophyllmeter and a method of Porry et al. (1989). Furthermore, the content of proline in the leaves was monitored according to Bates et al. (1973) and the average yield of tubers in the investigated variants.

The results obtained show that, due to water stress the **SS**, **SSP** and **SP** variants in the *dehydration phase* (**Day 11** and **Day 17**) showed a statistically significant lower rate of photosynthesis, transpiration rate and stomatal conductivity compared to the **K** variant.

In the *rehydration phase* (**Day 45**), the rate of photosynthesis and transpiration was increased due to stimulants and osmoprotectants in the **SS**, **SSP** and **SP** variants. The highest rate of photosynthesis and transpiration was in the **SP** variant and together with the **SSP** variant they reached statistically significant higher values compared to the **K** variant, the **SS** variant did not achieve statistically significant differences in comparison with the **K** variant.

In the *rehydration phase* (**Day 45**), stomatal conductivity was increased due to stimulants and osmoprotectants in the **SS**, **SSP** and **SP** variants. The **SP** variant achieved statistically significant higher values compared to the **K** variant, the **SS** and **SSP** variants did not achieve statistically significant differences compared to the **K** variant.

The effect of water deficit was statistically proved to reduce the maximum quantum yield of PS II variant **SSP** (**Day 11**, *dehydration phase*), no statistically significant difference

of values were recorded for the **SS**, **SP** variants (**Day 11**, *dehydration phase*) compared to the **K** variant. **Day 17**. (*dehydration phase*) water stress did not affect the maximum quantum yield of PS II in the **SS**, **SSP** and **SP** variants.

In the *rehydration phase* (**Day 39**), the highest maximum quantum yield of PS II was recorded for the **SP** variant due to the osmoprotectant. The **SP** variant achieved statistically significantly higher values compared to the **K** variant, the **SS** and **SSP** variants did not achieve statistically significant differences compared to the **K** variant.

Due to water stress the **SS** variant in the *dehydration phase* (**Day 11**) showed a statistically significant higher chlorophyll content (CCI) compared to variant **K**, the **SSP** and **SP** variants did not achieve statistically significant differences compared to variant **K**. In the *dehydration phase* (**Day 17**) due to water stress, a statistically significant higher chlorophyll content (CCI) and a proline content were recorded in the **SS**, **SSP** and **SP** variants compared to the **K** variant.

In the *rehydration phase* due to stimulants and osmoprotectants, a statistically significant higher content of chlorophylls (CCI) was recorded in variants **SS**, **SSP** and **SP** compared to variant **K**.

In the *dehydration phase* (**Day 11**) water stress did not affect the content of chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll (a+b), carotenoid content and proline content in variants **SS**, **SSP** and **SP**.

Due to the water stress the **SS** variant in the *dehydration phase* (**Day 17**) showed a statistically significant higher chlorophyll a content compared to the **K** variant, the **SSP** and **SP** variants did not achieve statistically significant differences compared to the **K** variant.

Due to water stress the **SS**, **SSP** variants in the *dehydration phase* (**Day 17**) showed a statistically significant higher content of chlorophyll b, total chlorophyll (a+b) and carotenoid content compared to variant **K**, variant **SP** did not achieve statistically significant differences compared to variant **K**.

In the *rehydration phase* (**Day 25**, **Day 31** and **Day 39**), statistically significant higher contents of chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll (a+b), carotenoid content and proline content were recorded in stimulatory substances and osmoprotectants in variants **SS**, **SSP** and **SP** compared to variant **K**.

Due to the water deficit the **SS**, **SSP** and **SP** variants had a statistically significant lower average yield of tubers compared to the **K** variant.

Based on the results the hypothesis was confirmed. Stimulants and osmoprotectants positively affected the physiological state of plants during the periods of stress and thus reduced its effects on the plant.

Keywords: potatoes, water stress, photosynthesis, proline

Obsah

1. Úvod	11
2. Vědecká hypotéza a cíle práce	12
3. Literární rešerše.....	13
3.1 Brambor hlíznatý (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	13
3.1.1 Historie pěstování brambor ve světě.....	13
3.1.2 Historie pěstování brambor v ČR.....	15
3.1.3 Biologická charakteristika	16
3.1.3.1 Botanická a morfoložická charakteristika bramboru	16
3.1.3.2 Vývoj a systematika bramboru.....	17
3.1.3.3 Chemické složení hlíz bramboru.....	20
3.2 Stres u rostlin.....	23
3.2.1 Obecná definice stresu	23
3.2.2 Stresové faktory – stresory	24
3.2.2.1 Rozdělení stresových faktorů.....	24
3.2.2.2 Působení stresových faktorů.....	25
3.2.3 Stresové reakce	28
3.3 Vliv deficitu vody na rostliny	31
3.3.1 Vliv vodního stresu na růst	32
3.3.2 Vliv vodního stresu na fotosyntézu	35
3.3.3 Vliv vodního stresu na transpiraci a stomatální vodivost.....	37
3.3.4 Vliv vodního stresu na obsah fotosyntetických pigmentů	39
3.3.5 Vliv vodního stresu na fluorescenci chlorofylů	40
3.3.6 Vliv vodního stresu na obsah prolinu	41
3.3.7 Vliv vodního stresu na obsah ROS (reaktivní formy kyslíku).....	43
4. Metodika	45
4.1 Charakteristika rostlinného materiálu	45
4.2 Charakteristika pokusných přípravků	45
4.3 Založení pokusu.....	46
4.4 Metodika měření	49
4.4.1 Měření výměny plynů	49
4.4.2 Měření fluorescence chlorofylů	49
4.4.3 Stanovení obsahu fotosyntetických pigmentů	50
4.4.3.1 Stanovení obsahu chlorofylů pomocí Chlorofylmetru	50
4.4.3.2 Stanovení chlorofylu v listu podle Porry et al. (1989)	50
4.4.4 Stanovení obsahu prolinu.....	50
4.4.5 Stanovení výnosu hlíz.....	51

4.4.6	Zpracování výsledků.....	51
5.	Výsledky	52
5.1	Parametry výměny plynů	52
5.1.1	Rychlost fotosyntézy	52
5.1.2	Rychlost transpirace.....	54
5.1.3	Stomatální vodivost	55
5.2	Fluorescence chlorofylů	57
5.3	Stanovení obsahu fotosyntetických pigmentů	58
5.3.1	Stanovení obsahu chlorofylů pomocí Chlorofylmetru	58
5.3.2	Stanovení chlorofylu v listu podle Porry et al. (1989).....	60
5.4	Stanovení obsahu prolinu.....	66
5.5	Hodnocení porostu brambor.....	67
5.6	Stanovení výnosu hlíz.....	68
6.	Diskuze	70
6.1	Parametry výměny plynů	70
6.1.1	Rychlost fotosyntézy	70
6.1.2	Rychlost transpirace.....	71
6.1.3	Stomatální vodivost	73
6.2	Fluorescence chlorofylů	74
6.3	Stanovení obsahu fotosyntetických pigmentů	75
6.3.1	Stanovení obsahu chlorofylů pomocí Chlorofylmetru	75
6.3.2	Stanovení chlorofylu v listu podle Porry et al. (1989).....	75
6.4	Stanovení obsahu prolinu.....	77
6.5	Stanovení výnosu hlíz.....	78
7.	Závěr.....	79
8.	Literatura.....	81

1. Úvod

Změny klimatu vedou k působení řady biotických a abiotických stresorů s významným narušením ekosystémů. V důsledku globálních klimatických změn se vliv sucha jako nejdevastujícího abiotického stresového faktoru stává stále větší hrozbou (Jackson 2001; Mahajan & Tuteja 2005; Pervez et al. 2009).

Na Zemi má 35 % pevniny aridní nebo semiaridní podmínky a srážky jsou v těchto oblastech pro zemědělství zcela nedostačující. Ani v oblastech s dobrou zásobeností vodou nelze vyloučit delší periody sucha vlivem nepravidelnosti a nerovnoměrnosti srážek, a proto musíme ve všech zemědělských regionech počítat s krátkodobým i s dlouhodobým výskytem nedostatku vody, tedy sucha. Přibližně třetina světové orné půdy trpí nedostatečnou dostupností vody pro zemědělství, kdy u 12 % z této plochy roční úhrn srážek nepřekročí přes 250 mm. V zemědělských regionech postižených suchem dosahují ztráty výnosu zpravidla do 50 %, ale i více (Larcher 2003; Jenks & Hasegawa 2005; Ghassemi-Golezani & Mardfar 2008; Athar & Ashraf 2009).

Produkční proces rostlin je v přirozeném prostředí systematicky nebo periodicky ovlivněn jedním, často však větším množstvím limitujících faktorů prostředí (Brestič & Olšovská 2001; Piterková et al. 2005). Tyto stresory zpomalují životní funkce rostlin, poškozují jednotlivé orgány a v krajním případě dochází k uhynutí rostliny. Mezi nejčastější limitující faktory prostředí patří nedostatek vody (Boyer 1982; Švihra 1984; Pospíšilová et al. 2000).

Zkoumanou plodinou v této práci je brambor hlíznatý (*Solanum tuberosum* L.) – odrůda Ranomi. Pěstování brambor na území Čech má bohatou historii, kdy první záznamy jsou již zpočátku 17. století přisuzovány církevnímu řádu františkánů (Kutnar 2005; Strnadová 2010). Největší rozsah pěstování brambor byl v Čechách zaznamenán před druhou světovou válkou, v letech 1951-1955 činila osázená plocha 647 000 ha brambor a v roce 2019 byla celková plocha pouhých 22 894 ha (Houba et al. 2007; Jun & Novák 2008; Český statistický úřad 2019).

Sucho je nejdůležitější abiotický stresor v zemědělství způsobující vodní stres v rostlině (Cattivelli et al. 2008). Zvláště u brambor, u kterých nedostatek vody vede ke snížení počtu hlíz (Eiasu et al. 2007), velikosti hlíz (Schafleitner et al. 2007) a také kvality hlíz (Mackerron & Jefferies 1988).

Při vodním stresu dochází k významným fyziologickým změnám v rostlině (Hasanuzzaman et al. 2014; Shahzad et al. 2016). Mezi významné z nich patří i změna v rychlosti výměny plynů, fluorescence chlorofylů, obsahu chlorofylu v listech nebo obsahu prolinu v rostlinách (Bandurska & Jozwiak 2010; Anjum et al. 2011). Měřením a následným vyhodnocením těchto jevů u vybraného genotypu brambor v různých fázích působení stresu se zabývá i tato diplomová práce.

2. Vědecká hypotéza a cíle práce

Vodní deficit je v současné době velmi aktuální téma a nadále bude nabývat na významu. Vodní stres výrazně ovlivňuje fyziologické procesy a redukuje výnos. V rámci technologických opatření je využívána celá řada účinných látek omezujících dopady abiotických stresorů na fyziologické projevy rostlin.

Na základě výše popsaných skutečností bylo navrženým cílem práce sledovat vliv foliární aplikace Energenu 3D PLUS a Prolinu na základní fyziologické procesy u brambor pěstovaných v podmínkách vodního stresu.

Hypotézou experimentu je, že stimulační látky a osmoprotektanty pozitivně ovlivňují fyziologický stav rostlin v období stresu a snižují tak jeho dopady na rostlinu.

3. Literární rešerše

3.1 Brambor hlíznatý (*Solanum tuberosum* L.)

3.1.1 Historie pěstování brambor ve světě

Pěstování brambor ve světě má poměrně dlouhou a bohatou historii. Původ brambor není dosud zcela vyjasněný, ale dle dostupných informací jej můžeme rozdělit do tří významných etap. Za první zásadní etapu je považováno objevení a využívání brambor obyvateli Jižní Ameriky. Další podstatnou etapou je introdukce brambor do Evropy v 16. století. Za třetí význačnou etapu pokládáme maximální rozvoj a rozšíření bramborářství po Evropě v prvních třech desetiletích 20. století, kdy byl kladen důraz na produkci konzumních brambor a na produkci brambor pro průmyslové využití (Goodrich 1863; Hruška et al. 1974; Glendinning 1975; Bradshaw & Ramsay 2009; Bentley 2016).

Salaman (1949); Jackson et al. (1980); Ames & Spooner (2008) se domnívají, že brambory byly pěstovány ve dvou klimaticky rozdílných oblastech Jižní Ameriky, kdy jednou z nich byly vysoko položené horské pláně v Peru a Bolívii, druhou pak nízká pobřeží úzkého Chile s přilehlým ostrovem Chiloé. Spooner et al. (2005); De Jong et al. (2011); Srivastava et al. (2016); Hardigan et al. (2017) uvádějí jako původ pěstování brambor oblast kolem jezera Titicaca v nadmořské výšce od 2000 do 4000 m. n. m. na hranici současné Bolívie a Peru v pohoří And.

Ostrov Chiloé a souostroví Chonos jsou považovány za další centrum původu a diverzifikace brambor (*Solanum tuberosum* subsp. *tuberosum*), kde zemědělci udržují krajové odrůdy pro další generace a zmiňované odrůdy představují zdroj genetické variability pro použití ve šlechtitelských programech (Contreras et al. 1993; Raker & Spooner 2002; Mullins et al. 2006; Bradshaw & Ramsay 2009).

Období renesance přineslo Evropě nejenom novou historickou epochu, individualismus, návrat k antice, ale i velké objevitelské cesty mořeplavců. Jednou z nich je objevení Nového světa – Ameriky v roce 1492, kdy loď Kryštofa Kolumba postupně přivázely do Evropy nejenom zlato, ale i doposud nepoznané rostliny. Spolu s jinými rostlinami se z Ameriky do španělských královských zahrad dostaly i brambory (Bradshaw & Bonierbale 2010; Barra et al. 2013).

Na dnešním území Peru v roce 1532 začínají novodobé dějiny brambor. Po střetnutí evropských dobyvatelů, vedených španělským conquistadorem Franciskem Pizarrdem, s původními Inky ovládli Španělé území náležející Inkům. Brambory již byly hlavní potravinou původních obyvatel a hlízy byly zpracovávány do polévek nebo při tvorbě chleba. Brambory pro ně znamenaly nejenom obživu, ale také prostředek výměnného obchodu. Jak vysoce byly brambory ceněny původními obyvateli Jižní Ameriky, ukazují mnohé nalezené památky z pohřebišť na pobřeží Peru a severního Chile, kde byly společně s mumii nalezeny i vyschlé hlízy brambor. V severním Peru jsou zachovány pohřební urny a kultovní nádoby v podobě tvarů brambor (Brown 1993; Kutnar 2005; Ames & Spooner 2008; Smith 2011).

Již dávno před tím, než do Nového světa připluli španělští dobyvatelé, se zelenala na náhorních plošinách And bramborová pole. Brambory měly své nezastupitelné místo ve vyspělém zemědělství indiánských kultur. Tamní rolníci dobře znali jejich hodnotu

a věděli, že je v dobách neúrody chrání před hladem (Vasquez-Robinet et al. 2008; Bradshaw & Ramsay 2009). Domorodí Indiáni, žijící v oblasti And a na území dnešní Kolumbie, Ekvádoru, Peru a části Chile, pěstovali brambory, které nazývali papas (De Jong et al. 2011).

Brown (1993) publikoval, že španělský dobyvatel a kronikář Peru Pedro de Cieza de León informoval jako jeden z prvních o pěstování brambor v roce 1553 v Seville, kde sepsal svá pozorování získaná během cest v Andách. Zmiňované papas byly přirovnávány k lanýžům. Brambory byly buď přímo konzumovány či uchovávány v podobě sušeného prášku, tzv. chuño. Inkové z nich rovněž připravovali alkoholický nápoj podobný pivu a brambory byly také využívány pro medicínské účely, jejichž důležitost podtrhuje i několik bramborových božstev. Objevené archeologické nálezy dokazují, že hlavní kultivovaný druh brambor *Solanum Tuberosum* L. pocházel z And v Peru a Bolívii už před více než 10 000 lety (Coombs et al. 2004; Ames & Spooner 2008; Srivastava et al. 2016).

Do Evropy byly brambory přivezeny z Peru přes Španělsko v 60. letech 16. století (*Solanum andigenum*), kdy španělský král Filip II. dostal darem první větší zásilku brambor z Cuzca. Odtud se postupně rozšířily jako vzácná zahradní okrasná a léčivá barevně kvetoucí rostlina s hlízami rohlíčkovitého tvaru a červenou slupkou (Glendinning 1983; Zimmerer & Bell 2015).

O něco později, v 80. letech 16. století zásluhou anglického mořeplavce Francise Drakea, doputovaly kulturní brambory (*Solanum tuberosum*) z Chile do Anglie. Jednalo se o bílé kvetoucí rostliny s kulatými hlízami a světlou slupkou, které se později staly základem evropských odrůd brambor (Rich 1983; Kaczmarczyk 2011; Bentley 2016).

Noví vládcí Jižní Ameriky pohlíželi na nedávno běžné zemědělské plodiny více jako na zajímavé rostlinné kuriozity. Veškerý jejich význam zemědělské plodiny byl zapomenut a trvalo mnoho desetiletí, než se brambory staly sociálně-kulturním a hospodářským fenoménem nejenom v zemědělství, ale i v celé evropské společnosti. Další plodiny původem z Ameriky, například tabák, kukuřice či rajče, zdomácněly v Evropě mnohem dříve, ale brambory stále sloužily jako okrasná bylina ve šlechtických a klášterních zahradách a na stůl se dostávaly jejich různě upravované hlízy spíše výjimečně jako cizokrajná zelenina a vzácná pochoutka. Podobně se také zpočátku šířily ze Španělska a Británie i do ostatních oblastí Evropy prostřednictvím darů mezi spřátelenými panovnickými dvory, vysokou aristokracií a církevními řády a zůstávaly dále zvláštností botanických zahrad. Do zemědělství se brambory ve větším měřítku vrátily kolem poloviny 17. století na Britských ostrovech a zejména v Irsku, kde se jim dařilo především díky místnímu klimatu podobnému jejich pravlasti, vysoko položeným údolím And v Peru (Ames & Spooner 2008; Bradshaw & Bonierbale 2010; Smith 2011; De Jong 2016).

Haas et al. (2009) se domnívají, že své významné postavení ve výživě obyvatelstva, které brambory v průběhu doby získaly, může ilustrovat katastrofální hladomor, který postihl Irsko ve 40. letech 19. století, jehož příčinou byla neúroda brambor. Vlivem neobvykle chladného a vlhkého počasí došlo k rozšíření houbových chorob brambor, kdy hlavní roli sehrála plíseň bramborová (*Phytophthora infestans*) původem z Ameriky (Glendinning 1983; Schoina & Govers 2015; Li et al. 2017).

3.1.2 Historie pěstování brambor v ČR

Na území Čech jsou první záznamy o pěstování brambor v prvních desetiletích 17. století, kdy jejich import do Čech je přisuzován církevnímu řádu františkánů, kteří je pěstovali ve svých zahradách jako vzácnou zeleninu. Právě jejich zásluhou se objevily v roce 1632 na stole Viléma Slavaty z Chlumu a Košumberka, pána z Jindřichova Hradce (Pařez & Kuchařová 2001; Kutnar 2005; Strnadová 2010).

Po polovině 18. století se v Čechách začínají objevovat první pole osázená bramborami. Nejdříve v okolí hustě obydlených hornických měst na Jáchymovsku, Vlašimsku a Příbramsku. Znalosti o pěstování a užití brambor jako nové plodiny se do zemí Koruny české bezpochyby dostávaly z několika směrů – od sousedů ze Saska, Bavorska či Rakouska (Rybáček et al. 1988; Vokál et al. 2013).

Pruský král Bedřich II. Veliký ve 40. letech 18. století rozpoznal jejich význam a nařídil pěstovat brambory v tehdejší Prusku (Seppel 2017). Hlaváč (1964); Šmálik (1987); Kutnar (2005) uvádějí, že mnoho autorů přisuzuje všeobecné rozšíření brambor do Českého království válkám prusko-rakouským, přesněji vpádu Prusů, obecně nazývaných Branibory a odtud vzniklému zkomolení jejich dnešního názvu.

Dle Vokála et al. (2003; 2013) je podobnost obou slov spojována chybně, neboť pro novou plodinu se vžilo nejprve české pojmenování zemská jablka a další jeho obdoby zemčata, zemáky pocházející z překladu německého Erdapfel, z něhož vznikly také zkomoleniny erterple či erpetle. Název brambory se obecněji uplatňuje ve spisovném jazyce teprve od 19. století a s největší pravděpodobností je odvozen ze staročeského označení hlízy bambol, přitom však ještě dlouho souběžně s ním přetrvávají někdejší označení.

Větší rošíření ploch se uvádí až od počátku 19. století, kdy bylo především zásluhou jejich pěstování odstraněno dříve velmi časté nebezpečí hladu a skorbutu. I když většina sklizně brambor sloužila vždy ke konzumu a pro krmné účely, začaly se brambory stále více využívat i v zemědělských lihovarech, o něco později byly ve škrobárnách zpracovávány na bramborový škrob. Až do 40. let 19. století se zdálo, že nic nezastaví brambory na jejich vítězné cestě českými zeměmi. Jejich jediným nepřitelem byla divoká prasata a jiná lesní zvěř. Na obzoru se však objevil nový škodlivý organizmus, který české bramborářství zasáhl nevídanou silou. Poměrně rychle se rozšiřující pěstování brambor bylo zbržděno výskytem plísňe bramborové, která se epidemicky rozšířila nejen na území Čech, ale i v celé Evropě (Hruška et al. 1974; Kutnar 2005).

Houba et al. (2007); Jun & Novák (2008); Strnadová (2010) se domnívají, že největší rozsah pěstování brambor byl v Čechách zaznamenán před druhou světovou válkou, v 1. polovině 20. století. V poválečném období docházelo postupně ke snižování ploch i jejich produkce. V letech 1951-1955 bylo na našem území osázeno 647 000 ha brambor, v letech 1961-1965 došlo k poklesu plochy až na 489 000 ha a k dalšímu výraznému poklesu dochází v roce 1980, kdy osázené plochy dosahovaly pouhých 130 043 ha. Vývoj ploch se dále snižoval a v roce 1990 plochy klesly na 109 664 ha, v roce 2000 na 69 236 ha, v roce 2010 na 27 079 ha a v roce 2019 činila celková osázená plocha jen 22 894 ha (Český statistický úřad 2019).

3.1.3 Biologická charakteristika

3.1.3.1 Botanická a morfologická charakteristika bramboru

Brambor (*Solanum tuberosum* L.) se řadí do větve asteridů vyšších dvouděložných rostlin, čeledi lilkovité (*Solanaceae*) a rodu lilek (*Solanum*). Kulturní brambor je víceletá rostlina v našich podmínkách nepřezimující, proto se musí každoročně vegetativně množit z nově vytvořených hlíz. Z pupenů hlízy vyrůstají klíčky, které dále rostou a tvoří stonky, na jejichž podzemní části vyrůstají přímětné neboli adventivní kořeny a stolony. Tloušťtím vcholového internodia stolonů začíná tvorba hlíz (Šmálik 1987; Černý 2003; Diviš & Zlatohlávková 2007; Vokál et al. 2013).

Hlízy jsou hospodářsky významným orgánem bramboru, plní nejenom funkci zásobního orgánu, ale slouží i k vegetativnímu rozmnožování (Kováč et al. 2001; Bradeen & Haynes 2011). Vegetativní rozmnožování je pomocí sadbových hlíz (Houba et al. 2007) a využívá se při udržovacím šlechtění, u něhož je snaha o udržení a množení kultivarů brambor (Volf et al. 1988). V zemědělské výrobě u nás i ve většině zemích světa se kulturní brambor rozmnožuje pouze vegetativně (Kováč et al. 2001).

Diviš & Zlatohlávková (2007) popisují brambor hlíznatý jako bylinu, která může být rozmnožována vegetativně, ale i generativně (semeny). Dle Volfa et al. (1988); Houby et al. (2007) se generativní rozmnožování používá především v novošlechtění, což je tvorba nových kultivarů na základě křížení různých kultivarů nebo i druhů brambor. Tato sklizeň často bývá nevyrovnaná především ve tvaru a velikosti hlíz, obsahu škrobu i jakosti. Generativní množení se využívá téměř výhradně v novošlechtění, ale existují země jako Čína nebo USA, ve kterých se tento způsob používá i v množitelské praxi (Vokál et al. 2003).

Janča & Zentrich (1994) uvádějí, že nadzemní část trsu bramboru je tvořena přímou lodyhou, která může dorůst výšky až jednoho metru. Maximální tloušťky dosahuje stonek pod listy a směrem ke květenství se opět zužuje. Na průřezu bývá nepravidelně hranatý, trojboký a někdy i kulatý. List bramboru je přisedlý a přetřhaně lichozpeřený se třemi až pěti páry vejčitých listů, se kterými se střídají mezilístky (Bradeen & Haynes 2011).

Dle Hrušky et al. (1974) na konci lodyhy, z paždí posledního nebo bočního listu, vyrůstá květní stopka, na které je uspořádáno květenství ve dvojvijanu. Květ se skládá z pěti kališních lístků, pěti korunních lístků, pěti tyčinek s krátkými nitkami a prašníky a z pestíku. Korunní lístky mohou být bílé s pruhy již od základů lístků nebo bílá barva vytváří ve středu koruny hvězdu. Intenzitu barvy, od tmavě modrofialové, světle modrofialové, blankytně modré po tmavě nebo světle červenofialovou a bílou, ovlivňuje prostředí.

Plodem je kulatá nebo oválná, zelená nebo žlutozelená, na povrchu tmavě žíhaná, dvojpozdrá, 20-40 mm v průměru velká bobule rostoucí na nadzemní části rostliny. V dužnaté části bobule jsou bílá semena vejčitého tvaru o velikosti 1-2 mm. Podzemní část trsu tvoří bazální část stonků vyrůstající z mateční hlízy. Z uzlů na podzemní části stonku vyrůstají kořeny a z axilárních pupenů stolony. Zduřelým koncem oddenku – stolonu, jenž vzejde z úžlabního pupenu je hlíza. Hlíza je zkrácený modifikovaný vegetační vrchol podzemního oddenku nebo jeho větve (Rybáček et al. 1988; Vokál et al. 2013).

3.1.3.2 Vývoj a systematika bramboru

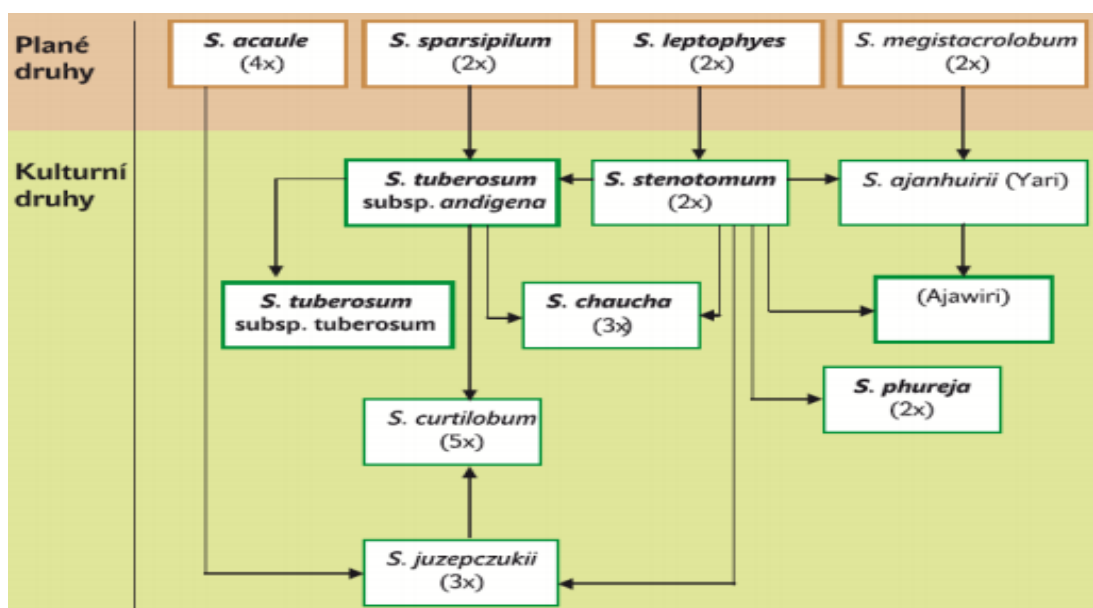
Dle Bradshaw & Mackay (1994) proběhla evoluce kulturních brambor ve třech hlavních etapách:

- domestikace planých hlízotvorných, diploidních druhů v Jižní Americe v období před 7 000 lety,
- vznik kultivované tetraploidní formy v Jižní Americe a její introdukce do Evropy v roce 1570,
- adaptace na růstové podmínky dlouhého dne severní Evropy koncem 18. století, postupný přechod od botanické kuriozity mezi běžně pěstované polní plodiny s vysokou potravinářskou hodnotou, rozšíření brambor z Evropy do mnoha jiných částí světa.

Během těchto etap vedla přirozená genetická variabilita, způsobená mutacemi a pohlavními rekombinacemi, společně s vědomou a nevědomou selekcí člověkem a přirozenou selekcí v novém prostředí, k evoluci kulturních brambor (Vokál et al. 2013).

Srivastava et al. (2016) rozčlenili brambory na 6 kulturních druhů, kdy jeden z hlavních kulturních druhů *Solanum andigenum*, pocházel z And v okolí jezera Titicaca, kde rostou kultivary adaptované na podmínky krátkého dne. Druhý významný druh *Solanum tuberosum*, tetraploid ($2n = 4x = 48$ chromozomů) s adaptací na dlouhý den, pocházel z oblasti Chile a je považován za předchůdce evropských kulturních odrůd (Barra et al. 2013).

Dodds (1962) rozdělil kulturní druhy brambor do pěti neformálních skupin: Stenotomum, Andigena, Chaucha, Phureja a Tuberosum. Dále určil dva hybridní druhy *S. × curtilobum* a *S. × juzepczukii*, ke kterým další autoři přidali *S. × ajanhuiri*, čímž vzniklo osm skupin druhů. Hawkes (1990) dal skupinám Andigena a Tuberosum status poddruhů a ostatním šesti skupinám status druhů, čímž uvádí celkem sedm kulturních druhů (Obrázek 1). Spooner et al. (2007) s využitím molekulárních dat dokumentují čtyři druhy: kulturní *S. tuberosum* a hybridní druhy vzniklé křížením domestikovaných a planých příbuzných druhů *S. × ajanhuiri* (diploid), *S. × juzepczukii* (triploid) a *S. × curtilobum* (pentaploid).



Obrázek 1 – Evoluční vztahy kulturních druhů bramboru (Hawkes 1990)

Taxonomie planých hlízotvorných druhů rodu *Solanum* je velmi složitá a neustále upravovaná (Bradshaw & Bonierbale 2010). Hawkes (1990) rozlišil 219 planých hlízotvorných druhů a rozdělil je do 19 sérií podsektce *Potatoe*, sekce *Petota*, podrod *Potatoe*, rod *Solanum* (Tabulka 1). Série I–IX zařadil do supersérie *Stellata* a série X–XIX do supersérie *Rotata*. Uvádí, že sled podsekcí, supersérií a sérií odráží přibližný evoluční sled a sestavil možný scénář evoluce planých druhů bramboru. Předpokládal, že (diploidní) plané druhy pocházejí z Mexika a rozšířily se do Jižní Ameriky, odkud se nově vyvinutá skupina vrátila do Severní Ameriky. Údaje o výskytu a ploidii však ukazují na jihoamerický původ (Hijmans et al. 2007), tím pádem záležitost zůstává zatím nevyřešena. Hawkes (1990) rovněž rozlišil dalších devět blízké příbuzných nehlízotvorných druhů, které rozdělil do dvou sérií podsektce *Estolonifera*, ty ale byly v novějších taxonomických přehledech vyloučeny ze sekce *Petota*, proto sekce zahrnuje pouze hlízotvorné druhy.

Nejnovější shrnutí Spoonera & Salase (2006) rozlišuje 188 planých druhů bramboru pro sekci *Petota*, které jsou rozděleny do čtyř vývojových větví na základě plastidové DNA, než do původních 19 sérií (Tabulka 1). První vývojová větev zahrnuje diploidní druhy z USA, Mexika a Střední Ameriky, kromě *S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum*, *S. verrucosum*. Druhá vývojová větev zahrnuje *S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum*, třetí pak všechny zástupce jihoamerické série *Piurana* a některé jihoamerické druhy rozdělené do dalších sérií. Čtvrtá vývojová větev pak obsahuje všechny zbývající jihoamerické druhy (včetně kulturních brambor) a polyploidní druhy z USA, Mexika a Střední Ameriky a *S. verrucosum*.

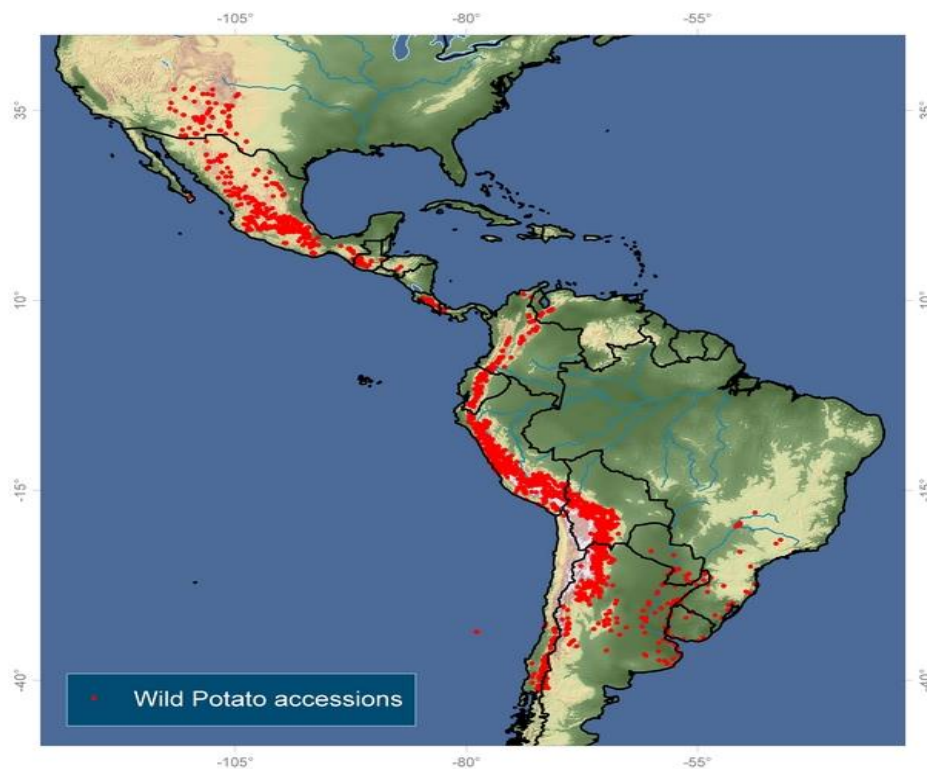
Tabulka 1 – Klasifikace planých hlízotvorných druhů rodu *Solanum* (sekce *Petota*) podle Bradshawa & Bonierbala (2010)

Supersérie	Série	Počet druhů	Ploidie	Číslo vyváženosti endospermu EBN	Oblast výskytu	Vývojová větev podle DNA plastidů
Supersérie Stellata						
I	Morelliformia	1	2x	1	Mex	1
II	Bulbocastana	2	2x	1	Mex	1
III	Pinnatisecta	11	2x	1	Mex	2
IV	Polyadenia	2	2x	1	Mex	1
V	Commersoniana	2	2x	1	JA	4
VI	Circaeifolia	3	2x	1	JA	4
VII	Lignicaulia	1	2x	1	JA	4
VIII	Olmosiana	1	2x	1	JA	4
IX	Yungasensa	9	2x	2	JA	4
Supersérie Rotata						
X	Megistacroloba	11	2x	2	JA	4
XI	Cuneoalata	3	2x	2	JA	4
XII	Conicibaccata	40	2x, 4x, 6x	2,2,4	JA, Mex	4
XIII	Piurana	15	2x, 4x	2	JA	3
XIV	Ingifolia	2	2x	2	JA	4
XV	Maglia	1	2x	2	JA	4
XVI	Tuberosa	96	2x, 4x	2	JA	4
XVII	Acaulia	4	4x, 6x	2, 4	JA	4
XVIII	Longipedicellata	7	4x	2	Mex	4
XIX	Demissa	8	6x	4	Mex	4

Pozn.: JA = Jižní Amerika,
Mex = jihozápadní USA, Mexiko a Střední Amerika

Klasifikace na základě plastidové DNA rozděluje podobné druhy do různých vývojových větví a nemusí přesně odpovídat skupinám vytvořeným na základě jaderné DNA. Počet druhů se může v budoucnu dále snižovat a složení vývojových větví na základě chloroplastové DNA se může měnit, jakmile budou k dispozici podrobné údaje o sekvenci jaderné DNA (Bradshaw & Bonierbale 2010). Pro šlechtitele je důležitý především původ a příbuznost genomů planých a kulturních brambor, včetně taxonů hybridů a jejich dostupnost pro šlechtění. Plané druhy tvoří polyploidní řadu od diploidů ($2n = 2x = 24$) po hexaploidy ($2n = 6x = 72$), přičemž 123 druhů je pouze diploidních a 43 druhů je pouze polyploidních (Hijmans et al. 2007).

Plané hlízotvorné druhy rodu *Solanum* jsou rozšířeny (Obrázek 2) od jihozápadu USA (38° s.š.) po střední Argentinu a sousední Chile (41° j.š.), jak dokumentuje Hawkes (1990), Spooner & Hijmans (2001). Na jihozápadě USA a ve Střední Americe se plané druhy obvykle vyskytují ve středních až vysokých nadmořských výškách. V Jižní Americe se nacházejí podél Andského pohoří, od Venezuely po severozápad Argentiny, a také v nížinách Chile, Argentiny, Uruguaye, Paraguaye a jihovýchodní Brazílie. Adaptabilní rozpětí u různých druhů je velké a zahrnuje oblasti And s vysokou nadmořskou výškou nad 3000 m až do vegetační hranice 4500 metrů, kde jsou běžné mrazy i suché polopouštní podmínky a pouště, oblasti mírného pásma, deštné pralesy a pobřežní planiny (Bradshaw & Bonierbale 2010; Srivastava et al. 2016). Plané druhy si vytvořily rezistenci vůči širokému spektru škůdců a chorob, ale zatím se nepodařilo prokázat, zda lze provést prognózu zdrojů rezistence podle taxonomických a biogeografických proměnných (Jansky et al. 2008), a také jsou důležitým zdrojem pro šlechtění bramboru vzhledem k širokému zeměpisnému rozšíření a rozpětí ekologické adaptace (Hawkes 1994).



Obrázek 2 – Oblast rozšíření planých druhů bramboru (https://research.cip.cgiar.org/genebankdb/modules/wpsa_old/, Wild Potato Species Atlas)

3.1.3.3 Chemické složení hlíz bramboru

Dle Vokála et al. (2003) jsou hlízy jediným využitelným orgánem bramborového trsu. Jejich vnitřní i vnější kvalita a hodnota jsou tedy rozhodujícím faktorem pro všechny užitkové směry pěstování. Hodnota hlíz je dána především jejich chemickým složením, které z nich ve skutečnosti vytváří potravinu a surovinu.

V hlízách bramboru je obsaženo velké množství vody, podobně jako v ostatních sklizňových produktech okopanin. Voda běžně představuje 70-82 % hmotnosti hlíz v závislosti na jejich stupni vývoje a zralosti, na podmínkách stanoviště, zvolené odrůdě, ročníkových poměrech nebo na uplatněné pěstitelské technologii (Kováč et al. 2001; Rivero et al. 2003; Bárta et al. 2008).

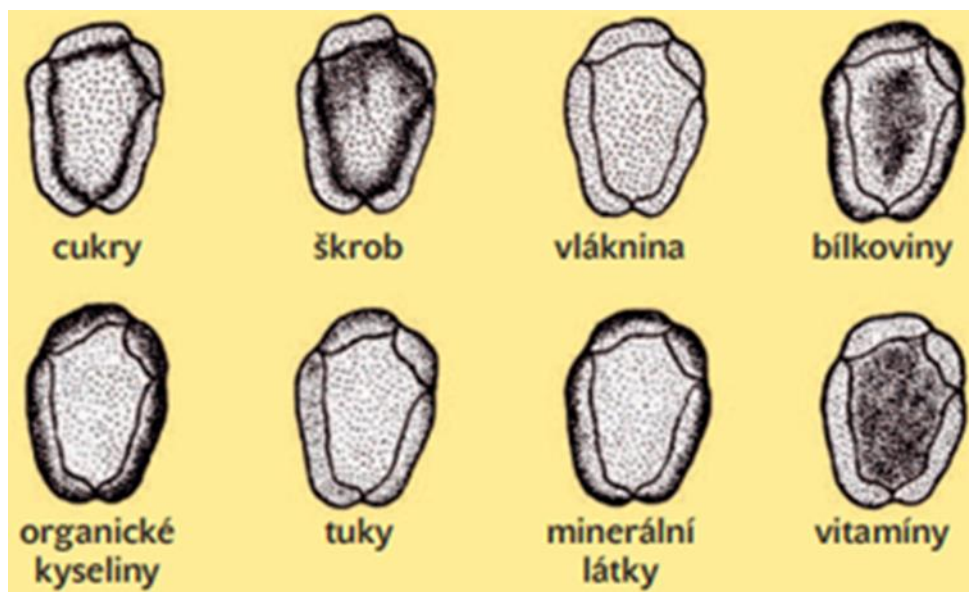
Významným odrůdovým znakem je stolní hodnota vařených hlíz, která je charakterizována moučnatostí, konzistencí hlíz a jejich strukturou, vlhkostí a změnou barvy (tmavnutím). Důležitý je varný typ, který vyjadřuje převažující uplatnění jednotlivých odrůd. Z tohoto pohledu jsou odrůdy konzumních brambor rozděleny do třech až čtyřech základních skupin:

- varný typ A – nízký obsah škrobu, lojovité, pevné, příjemně vlhké, nerozvařivé, vhodné pro přípravu salátů a příloh,
- varný typ B – střední obsah škrobu, slabě moučnaté, polopevné, příjemně vlhké až sušší, vhodné pro přípravu pokrmů všeho druhu – univerzální,
- varný typ C – vysoký obsah škrobu, moučnaté, poloměkké, středně vlhké až sušší, vhodné pro přípravu bramborových těst a kaší (Vokál et al. 2003; Prugar et al. 2008; Hrabě et al. 2011),
- varný typ D – silně moučnaté, rozvařivé, většinou nebývají považovány za stolní brambory (Hrabě & Komár 2003).

Mezi skupinami ještě existují přechodné typy AB, BA, BC a CB (Vokál et al. 2003).

Rybáček et al. (1988) uvádějí, že obsah sušiny a zastoupení jednotlivých látek chemického složení hlíz bramboru (Tabulka 2) není zcela homogenní (Obrázek 3). Rozhodující složkou sušiny hlíz je polysacharid škrob, uložený v hlíze ve formě škrobových zrn, která jsou tvořena amylozou a amylopektinem (Vokál et al. 2003). Podle Míčky & Vokála (1995) je obsah škrobu výrazně geneticky fixován (podíl odrůdy na celkové variabilitě činí 65 %), přičemž odrůdy s delší vegetační dobou mají vyšší škrobnatost.

Hlízy odrůd určených k přímému konzumu a na výrobky z brambor obsahují v původní hmotě většinou 12-18 % škrobu (přibližně 18-24 % sušiny), hlízy odrůd určených pro zpracování na škrob většinou obsahují 18-24 % škrobu (přibližně 23-30 % sušiny). Limitní hodnotou obsahu škrobu u brambor pro zpracovatelský průmysl je 18 % v čerstvé hmotě. Bramborový škrob je nepostradatelnou surovinou pro celou řadu průmyslových odvětví a pro lidský organizmus je stravitelný až po tepelné úpravě hlíz. V hlízách škrob představuje hlavní zásobní látku mající zejména energetický význam, ale zároveň je i výchozím zdrojem pro tvorbu ostatních organických látek při klíčení hlíz (Voral 1996; Lister & Munro 2000; Vokál et al. 2013).



Obrázek 3 – Rozložení látek v hlízách bramboru není zcela homogenní (Vokál et al. 2013)

Škrob není jediným sacharidem součástí bramborových hlíz. Jsou zde obsaženy i monosacharidy jako glukóza či fruktóza a také disacharid sacharóza (Tabulka 2). Obsah cukrů je u vyzrálých hlíz do 0,5 %, ale může být i vyšší. Obecně obsah cukrů v hlízách souvisí s jejich fyziologickým stavem a u sklizených hlíz také s podmínkami jejich skladování. Při normálních teplotách (10-20 °C) obsahují vyzrálé hlízy minimum cukrů. Během nízkých teplot, především při skladování se obsah cukrů zvyšuje, při 0 °C se množství cukrů již projevuje nasládlou chutí hlíz. Mezi sacharidy patří i látky podílející se na stavbě buněčných stěn a mezibuněčných prostor. Souhrnně jsou tyto látky označovány jako vláknina potravy, kterou reprezentují hrubá vláknina, celulóza, hemicelulózy, pentozany a pektiny (Čížek et al. 2009).

Tabulka 2 – Základní chemické složení hlíz bramboru (Bárta et al. 2008; Bradshaw & Ramsay 2009)

Složka (látky)	Vyjádření v čerstvé hmotě (%)	Vyjádření v sušině (%)
Voda	68–83	-
Sušina	17–32	100
Škrob	11–26	60–80
Celkový cukr (glukóza, fruktóza, sacharóza)	0,5	2,1
Vláknina	1–2	4–10
Dusíkaté látky (N × 6,25)	1–3	6–15
Bílkoviny (koagulovatelné)	0,5–2	3–8
Volné aminokyseliny (asparagin, glutamin, prolin)	0,1–1	0,5–4
Lipidy (tuk)	0,1	0,4
Popeloviny	1,1	4,6

Další energetickou složkou bramborové hlízy jsou dusíkaté látky. Dusíkaté látky v hlízách zaujímají asi 2 % původní hmoty hlíz, patří do nich bílkoviny a nebílkovinné dusíkaté látky. Bílkoviny mohou představovat široké rozpětí (30-80 %) dusíkatých látek bramborových hlíz, v průměru jsou v hlízách zastoupeny kolem 1 % původní hmoty (asi 5 % sušiny). Nebílkovinné dusíkaté látky jsou zastoupeny především asparaginem a glutaminem (23 % dusíkatých látek), ostatní volné aminokyseliny představují 15 %; ostatní N-látky zaujímají 12 % (Bárta & Čurn 2004; Bárta & Bártová 2007; Bárta et al. 2008). Obsah tuku v hlízách bramboru je velmi nízký, asi 0,1 % původní hmoty, a prakticky neovlivňuje jejich energetickou bilanci. Podíl tuků na nutriční hodnotě hlíz je velmi malý a v samotném tuku převažují nenasycené mastné kyseliny nad nasycenými (Vokál et al. 2013).

Mninerální látky (Tabulka 3) mají velký význam a v hlízách jsou zastoupeny v průměru kolem 1,1 % čerstvé hmoty. Draslík má význam nejvýraznější a představuje 30-50 % z těchto látek. Důležité je i zastoupení prvků jako jsou fosfor, síra a sodík. Ostatní prvky (vápník, hořčík, železo, mangan, měď, zinek) mají zastoupení nižší, ale taktéž významné (Čížek et al. 2009).

V bramborové hlíze je i celá řada látek (Tabulka 3), které doplňují nutriční hodnotu brambor a vyskytují se v menším zastoupení než výše uvedené látky. Podílejí se na chuti a vůni hlíz, ale mají také svůj význam pro zdraví konzumenta díky všeobecně vysoké spotřebě brambor. K pozitivně působícím látkám můžeme řadit antioxidanty. Jedná se o poměrně širokou skupinu látek zahrnující některé vitamíny – vitamín C a vitamín E, ale také karotenoidy, polyfenoly a prvek selen. Zastoupení antioxidantů v lidské výživě má pozitivní dopady na zdraví – regulují akumulaci cholesterolu v krevním séru, zpomalují aterosklerotické procesy, zvyšují rezistenci cévních stěn proti jejich lámavosti, podílejí se na snížení rizika koronárních srdečních onemocnění a redukují volné radikály (Vokál et al. 2003; Love & Pavek 2008; Stushnoff et al. 2008).

Tabulka 3 – Detailní obsah vybraných látek v hlíze bramboru (upraveno podle Bradshawa & Ramsaye 2009)

Látka	Obsah v mg/ 100 g čerstvé hmoty
Vitamin C	8-54
Vitamin B1	0,02-0,2
Vitamin B2	0,01-0,07
Vitamin B6	0,13-0,44
Vitamin E	~ 0,1
Listová kyselina	0,01-0,03
Karotenoidy	0,05-2
Tokoferoly	až do 0,3
Polyfenoly	123-441
Fosfor	30-60
Draslík	280-564
Vápník	5-18
Hořčík	14-18
Železo	0,4-1,6
Zinek	~ 0,3
Dusičnany	< 500
Steroidní glykoalkaloidy	< 20

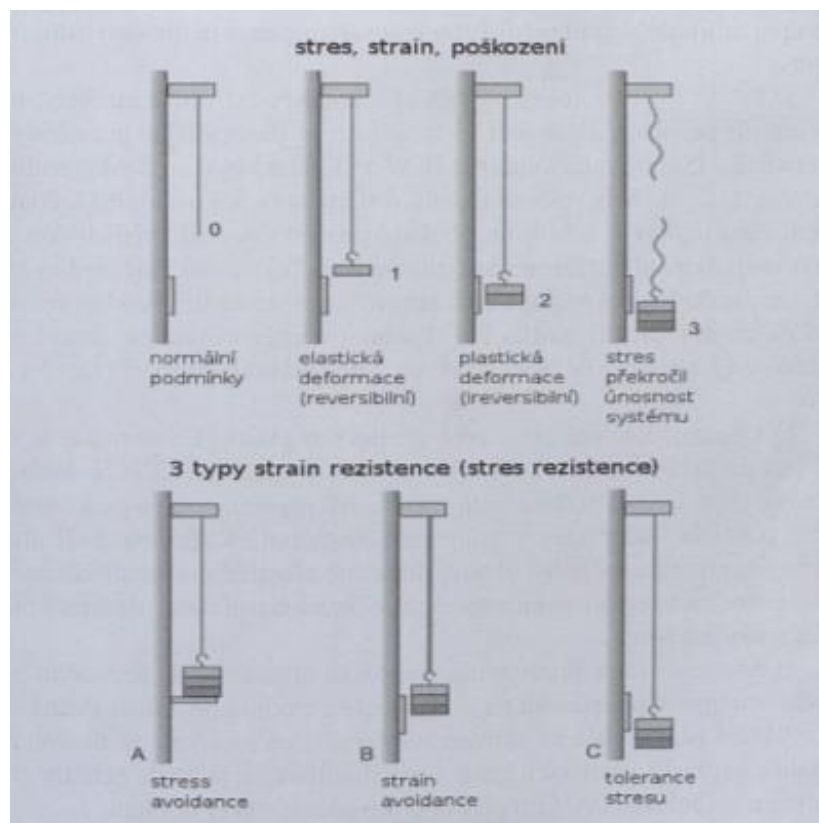
3.2 Stres u rostlin

3.2.1 Obecná definice stresu

Původní obecnou definici stresu pro živé organismy zformuloval Selye (1936) a lze jej shrnout do následujících dvou vět: „Všechny faktory mohou působit jako stresory a vyvolávat stres i specifický účinek,“ a „Existují reakce pro stresor specifické a nespecifické.“

Lichtenthaler (1996); Kranner et al. (2010) definují stres jako nepříznivý stav nebo látku, která ovlivňuje nebo blokuje metabolismus, růst nebo vývoj rostliny. Podle Levitta (1980) je stres působení přírodních faktorů potencionálně nepříznivých pro živý organismus, což můžeme vysvětlit ve dvou různých metodách odpovídajících dvěma základním koncepcím. První koncepce je využívána v mechanice ve smyslu síly působící na těleso a popisuje stres jako faktor vnějšího prostředí, který je schopen vyvolat potenciálně škodlivý účinek v živém organismu. Druhou ze základních koncepcí vyjadřuje biologický stres a biologické napětí jako změnu v podmínkách vnějšího prostředí, která může zpomalit nebo nepříznivě ovlivnit růst a vývoj rostlin. Salisbury & Ross (1992) uvádějí, že právě biologické napětí je změnou nebo omezenou funkcí.

Z Obrázku 4 vyplývá, že organismus je napínán silou, kterou ve své práci Schulze et al. (2005) označují pod pojmem stres (tlak), což je stav rostliny za podmínek tlaku na ní vyvíjeného stresu (Lichtenthaler 1998; Larcher 2001). Dle Cramera et al. (2011) se jedná o fázi reversibilní, označovanou pojmem elastická deformace (elastic strain). Pokud síla i nadále přetrvává a působí větší měrou, dochází již k nevratnému poškození organismu (plastická deformace = plastic strain).



Obrázek 4 – Fyzikální koncept stresu (upraveno dle Levitta 1980)

Schulze et al. (2005) označují změnu těla organismu v důsledku působení stresu pod názvem „strain“, neboli napětí či síla vyvolávající deformaci. Dle Levitta (1982) a Bluma (2016) je pojem strain definován jako fyziologická změna, která je reakcí na působení environmentálního stresu, kdy tato reakce nemusí vždy vést k redukci růstu nebo reprodukci rostliny. Podle těchto autorů můžeme strain (deformace, napětí) rozdělit na reversibilní (elastický) nebo ireversibilní (plastický). Projevem obou typů napětí je permanentní zátěž, která se na organismu projevuje poškozením nebo až jeho smrtí (Gordon 1992; Cramer et al. 2011).

V současném pojetí fyziologie stresu však bývá pojem strain nahrazován označením stresová reakce stresu. Podle dynamického konceptu stresu prochází organismus pod stresem sledem charakteristických fází, které lze označit pod názvem stresová reakce, které závisí na intenzitě a době trvání stresu (Mckersie & Leshem 1994a; Lichtenthaler 1998; Skirycz & Inzé 2010).

V biologických systémech není obvykle pojem stres vysvětlován jednotně, neboť dle Sharpa & Daviese (1989); Gaspara et al. (2002); Kaury et al. (2019) je stres změněný fyziologický stav způsobený různými faktory, který má tendenci měnit metabolickou rovnováhu. Nilsen & Orcutt (1996) se domnívají, že stres je obvykle používán pro souhrnné označení stavu, ve kterém se rostlina nachází pod vlivem stresového faktoru. Podle Orcutta & Nilsena (2000); Testera & Bacica (2005); Cramera (2010) je stres dynamickým komplexem mnoha reakcí. Dle Gaspara et al. (2002) je možné chápat stres jako stresor, tedy faktor prostředí, který je schopen způsobit onemocnění či poranění, nebo jako poplachovou reakci na výjimečné podmínky či jako fyziologický stav, který může zapříčinit změny životních funkcí organismu.

Naopak Ashraf & Harris (2005) uvádějí odlišnou definici stresu, kdy dle těchto autorů má stres přesnou definici fyzikální vědy, popisující na jednotku plochy, která jedná na základě materiálu, navozující napětí a vede k morfologickým, vývojovým a metabolickým změnám. Larcher (2001) dále konstatuje, že stres může být chápán jako významná odchylka od optimálních podmínek pro život, nebo se může jednat o funkční stav či dynamickou odpověď celého daného organismu.

3.2.2 Stresové faktory – stresory

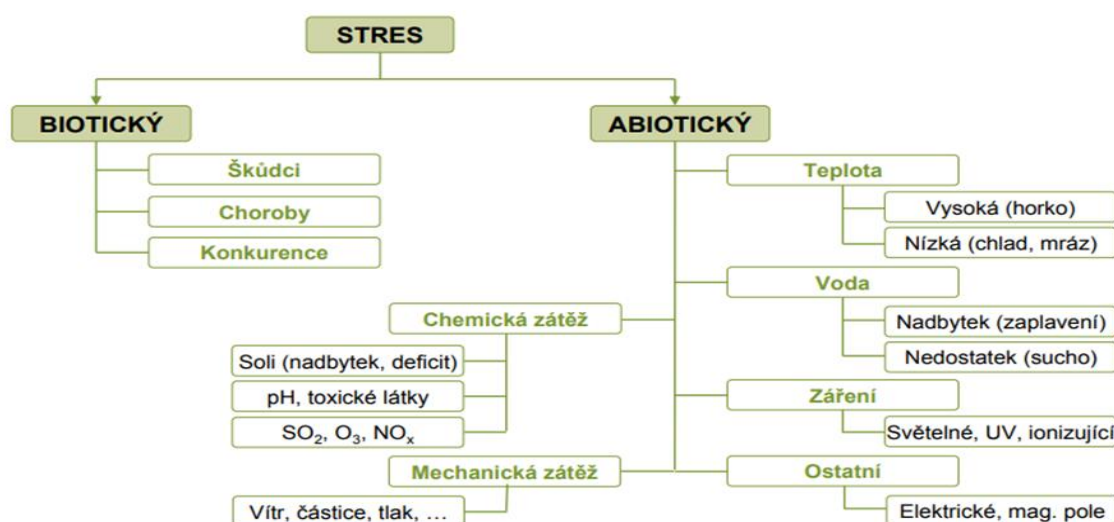
3.2.2.1 Rozdělení stresových faktorů

Životní prostředí rostlin je charakterizováno proměnlivými vnějšími podmínkami, které jsou buď pro jejich růst, vývoj a rozmnožování vhodné anebo jsou méně vhodné a nutí rostliny měnit se a přizpůsobit se stávajícím podmínkám prostředí. Méně vhodné, často negativní životní podmínky označujeme pojmem stresové faktory nebo stresory (Hnilička & Hniličková 2016).

Chapin et al. (2002;2011) pod pojmem stresor uvádějí vnější sílu, která vychyluje systém z jeho dynamické rovnováhy. Stresory působící na rostliny mohou být vlivy biotické, tedy vlivy živých organismů včetně člověka., nebo vlivy abiotické, kam patří teplotní extrém, slanost, nadbytek těžkých kovů, dostupnost vody a stres z nedostatku živin. Jedná se o hrozby, které ohrožují celosvětové zemědělství a omezují dosažení maximálního výnosu (Sivasankar et al. 2012; Hasanuzzaman et al. 2014; Bhau et al. 2016).

Dle Hniličky & Hniličkové (2016) rozdělujeme stresové faktory podle zdroje působení na abiotické (pesticidy, intenzivní světlo, sucho, teplo, chlad, nadbytek vody nebo toxické kovy) nebo biotické, kam například řadíme negativní působení okolních organismů, okus, útok patogenů a antropogenní působení. Tyto faktory obvykle nezpomalují pouze životní funkce rostlin, ale mohou následně nepříznivě ovlivňovat výši a kvalitu získávaného produktu, v krajním případě vést až k odumření jedince či celé populace (Hussain et al. 2018).

Cerkal (2011) uvádí obdobné dělení stresových faktorů – stresorů jako Chapin et al. (2002; 2011) nebo Hnilička & Hniličková (2016), které působí na rostliny. Rozděluje stresové faktory na biotické, mezi které jsou zahrnuty škůdci, choroby a konkurence. A dále na abiotické stresory, které jsou představovány nízkou a vysokou teplotou, nadbytkem i nedostatkem vody, zářením, chemickou a mechanickou zátěží. Poslední skupinou stresových faktorů zapadajících do kategorie abiotických stresorů jsou tzv. ostatní stresory. Mezi ostatní stresory lze zahrnout vliv elektrického a magnetického pole, jak je uvedeno na Obrázku 5.



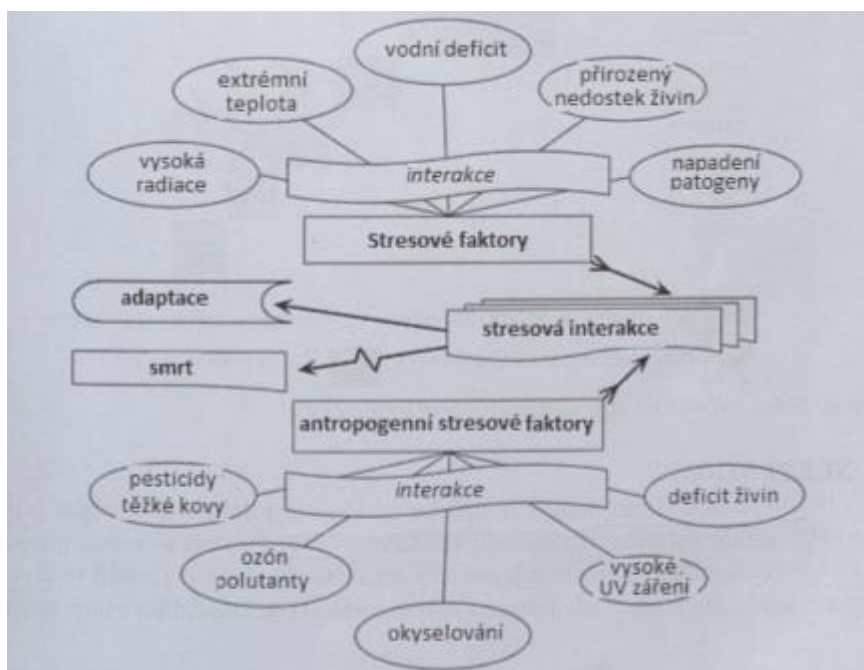
Obrázek 5 – Rozdělení stresových faktorů (Cerkal 2011)

3.2.2.2 Působení stresových faktorů

V přirozených i uměle vytvořených ekosystémech na rostliny nepůsobí jednotlivé stresory odděleně, ale vždy v kombinaci, proto v porovnání s živočišnou stresovou fyziologií je stresová fyziologie rostlin komplikovanější. Komplikovanost je dána také tím, že stresorem mohou být ohroženy pouze některé z rostlinných orgánů, nikoliv celá rostlina (Hnilička & Hniličková 2016).

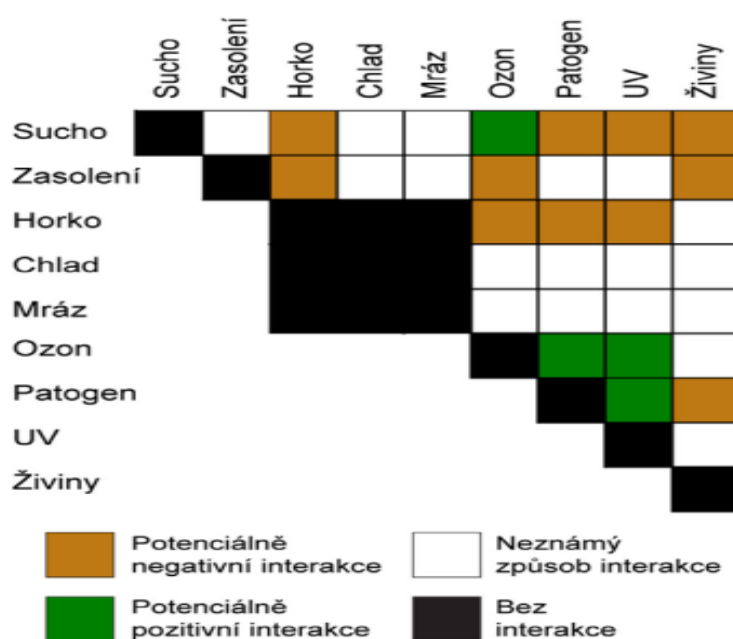
Mittler (2006); Sreenivasulu et al. (2007) se zmiňovanou problematikou zabývali a uvádí, že mnohdy je vliv stresorů na rostliny hodnocen jednotlivě (Nejad et al. 2010; Wang et al. 2016; Anjum et al. 2017), avšak v přirozených podmínkách působí na rostliny obvykle více faktorů současně (Pandey et al. 2015; Prash & Sonnewald 2015), příkladem může být vyšší intenzita slunečního záření, vysoká teplota nebo vodní deficit. Stresové faktory mohou odděleně vyvolat odlišné reakce v porovnání s jejich kombinací, viz Obrázek 6. Obdobný závěr

dle Mittlerera (2006) potvrzuje práce Schulze et al. (2005); Shulaeva et al. (2008) nebo Hussaina et al. (2018).



Obrázek 6 – Interakce mezi stresovými faktory (Alexieva et al. 2003)

Vliv jednotlivých stresových faktorů a jejich možné kombinace jsou uvedeny na Obrázku 7. Ze stresové matice vyplývají různé typy kombinací biotických a abiotických zemědělsky významných stresových faktorů a jejich potenciálních interakcích na zemědělskou produkci. Rozdílné interakce jsou odlišeny barevně. Barevné změny indikují potenciální efekt působení na rostlinu. Efekt vzájemných kombinací stresorů závisí na jejich relativní hodnotě (silný versus slabý), na rostlinném druhu, stáří rostliny, na vývoji patogenů a hostitele (Mittler 2006; Choudhury et al. 2017).



Obrázek 7 – Stresová matice (Mittler 2006)

Jak již bylo zmíněno, stresová fyziologie rostlin je v porovnání se stresovou fyziologií živočichů výrazně komplikovanější. Komplikovanost u stresové fyziologie rostlin je způsobena značnou mezidruhovou variabilitou a heterogenitou vnitřního prostředí, zejména fyzikálně-chemickými vlastnostmi rostlinné buňky. Dalším významným faktorem je přisedlý způsob života, kdy se rostliny nemohou přemístit z jednoho místa na místo jiné a danému stresu se vyhnout (Larcher 2003; Hasanuzzaman et al. 2014; Hnilička & Hniličková 2016).

Stres rostlin povětšinou nepředstavuje ustálený stav, ale jedná se o dynamický komplex mnoha reakcí, jak je doloženo na Obrázku 8, které jsou odvozené na základě působení abiotických či biotických stresorů na rostliny (Skirycz & Inzé 2010; Cramer 2010). V počátečních fázích mohou být tyto změny a reakce vratné, ale později se mohou stát trvalými. Děje se tak i přesto, že působení stresu je dočasné, vitalita rostliny se stejně snižuje až do doby, dokud stres působí. Když je dosaženo limitu schopnosti rostliny přizpůsobit se stresu, přechází latentní poškození do chronického onemocnění nebo nevratného poškození (Larcher 2001; Ahuja et al. 2010). Dle Lichtenthalera (1996) mohou stresory působit omezeně, tedy pouze na určitou část rostliny. Bláha & Pazderů (2013) se domnívají, že na stesy nejcitlivější z rostlinných orgánů jsou kořeny. Citlivost kořenů je dána především jejich rychlým přenosem informací do dalších orgánů rostliny. Vlivem působení stresorů může být v kořenech rostlin vyvolána lokální stresová reakce, která se sekundárně projeví na celé rostlině (Lichtenthaler 1998).

Rostlina	Rostlinný orgán	Metabolit	Úroveň
Sucho			
<i>Arabidopsis thaliana</i> wt	listy, nadzemní orgány	ABA, aminokyseliny, karbohydráty, deriváty organických kyselin, polyamid putrescin, cukerné metabolity, metabolity uhlíku (škrob, hexosy, sacharosa, fumarát, malát, prolin a celkové aminokyseliny)	akumulace/zvýšení
<i>Arabidopsis thaliana</i> (alx8, fry1-1, nc3-2, msi-cs)	listy, nadzemní orgány	ABA, aminokyseliny, karbohydráty, deriváty organických kyselin, polyamid putrescin, cukerné metabolity, metabolity uhlíku (škrob, hexosy, sacharosa, fumarát, malát, prolin a celkové aminokyseliny)	akumulace/zvýšení
<i>Triticum aestivum</i>	klíčnicí rostliny, listy, zralé obilky	ABA, kyselina fumarová, prolin	akumulace/zvýšení/vyšší
<i>Aegilops</i> sp.	klíčnicí rostliny, listy, zralé obilky	ABA, kyselina fumarová, prolin	akumulace/zvýšení/vyšší
<i>Zea mays</i>	xylémový roztok	ABA, kys. fazelová, p-kumarová, kávová; 6-benzylaminopurin trans-zeatin, trans-zeatin ribosid, kyselina ferulová	zvýšení snížení
<i>Gossypium hirsutum</i>	listy	Prolin, volné amino-kyseliny, celkové a redukující cukry, polyfenoly chlorofyly, karotenoidy, škrob	zvýšení snížení
<i>Pisum sativum</i>	listy	prolin, valin, threonin, homoserin, myoinositol, trigonellin, aminobutyryl	vyšší
<i>Nicotiana tabacum</i> transgenní P _{SARK} -IPT	listy	glycerát	zvýšení
<i>Medicago sativa</i>	hlízký	sukcinát, sacharosa, chlorofyly, karotenoidy, ABA, oxidované lipidy	akumulace
<i>Brassica napus</i>	listy	ABA	vyšší
<i>Populus nigra</i>	sazenice	isopren	snížení
<i>Cynodon dactylon</i> <i>Zoysia japonica</i>	listy	5-hydroxyvalin	zvýšení

Obrázek 8 – Metabolické adaptace rostlin na abiotické faktory vnějšího prostředí (sucho) podle Ahuja et al. (2010)

Působení abiotických a biotických faktorů v přirozených ekosystémech má vliv na aklimatizaci a adaptaci jednotlivé rostliny (Morgan 1990; Polle & Rennenberg 1993; Cramer 2010). V ekosystémech agrolesnických (umělých) jsou procesy domestikace limitovány genetickou rozmanitostí a podporou specifických rysů, které navyšují výnos (Orcutt & Nilsen 2000).

V průběhu svého ontogenetického vývoje jsou rostliny rostoucí v obou typech ekosystémů neustále ovlivňovány celou řadou proměnlivých faktorů (Koyro et al. 2012). Podle Schulze et al. (2005) je však důležité si uvědomit, že pokud jsou jednotlivé faktory vnějšího prostředí zastoupeny v růstovém rozsahu rostlin, můžeme hovořit o tzv. „normálním fyziologickém stavu“. Zmíněný „normální fyziologický stav“ je spíše výjimečný a rostliny na tyto odchylky reagují (Seki et al. 2003).

Dle Hniličky & Hniličkové (2016) jsou uvedené odchylky považovány za reakce na nevhodné nebo dokonce škodlivé množství a intenzitu faktorů prostředí (stres), které mohou být podle Larchera (2001) způsobeny velmi malými nebo naopak velmi vysokými energetickými vstupy, velmi rychlou nebo naopak velmi pomalou přeměnou živin či mohou být výsledkem neudržitelných a nezvyklých vnějších vlivů.

Z uvedeného vyplývá, že reakce rostlin na působení stresorů a jejich míra následného poškození jsou dány na jedné straně intenzitou působení stresoru a na straně druhé citlivostí rostlin (Tattersall et al. 2007; Pinheiro & Chaves 2011). Z tohoto pohledu rozdělujeme stresy dle účinku na akutní a chronické (Cramer et al. 2011). Na základě následnosti působení členíme stresy na:

a) predispoziční stres – jedná se o mírný stres, který oslabuje rostliny a redukuje jejich schopnost adaptace a tolerance (Manion 1981). U lesních dřevin můžeme tento typ stresu definovat tak, že dochází k přemnožení svého hmyzu, defoliátorů a patrně také hub, a to jak na listovém aparátu, tak i agresivních parazitických dřevokazných hub na kořenech (Mrkva 1999).

b) Inicující (startující) stres – typ stresu, který spouští chřadnutí rostlin a může se projevat opadem listů, vadnutím rostliny nebo napadením patogenními organismy způsobující až uhynutí rostliny,

c) přispívající stres – typ stresu, vyvolávající vzájemné zesílení jednotlivých faktorů, což vede k poškození rostlin a často až k jejich odumření (Manion 1981).

Vzhledem ke komplikovaným vzájemným vztahům v přírodě nelze zcela jednoznačně a jednoduše určit intenzitu a projevy stresu na rostliny. Úroveň působení stresu může být nízká, krátkodobá s malým efektem nebo nízká působící dlouhodobě. V tomto případě už stres přechází do chronického stavu. Na straně druhé může být efekt stresu silný a již v krátkém časovém horizontu bude působit na rostliny negativně (Pinheiro & Chaves 2011; Hnilička & Hniličková 2016).

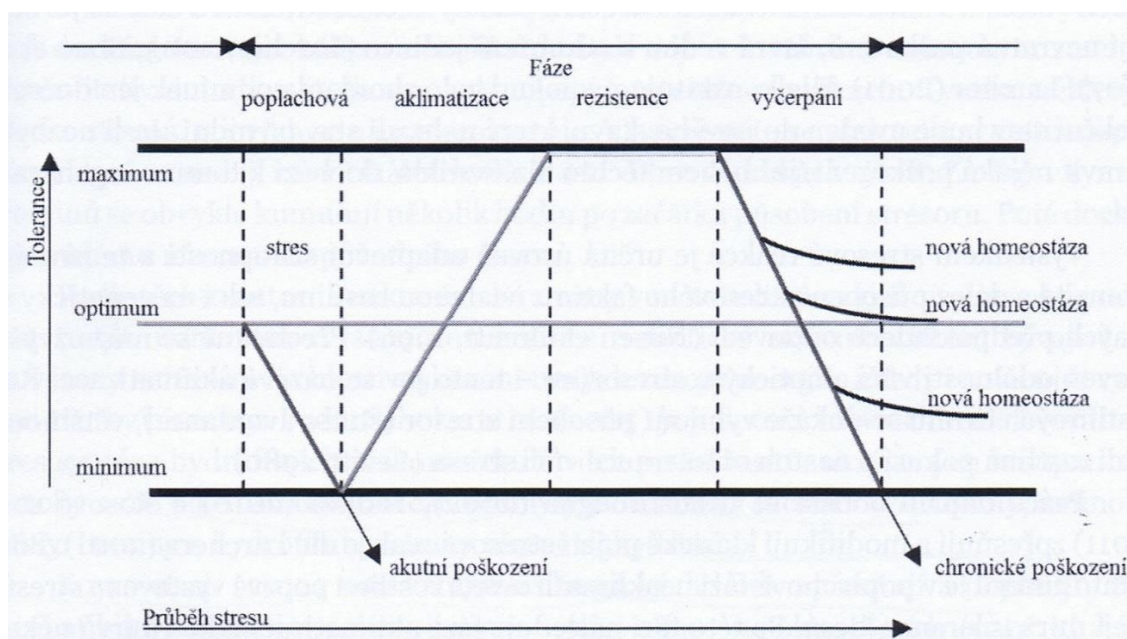
3.2.3 Stresové reakce

Podle Bartelové & Sunkary (2005) rostliny reagují na vnější podněty celou řadou reakcí, které jsou odpovídající danému podnětu, a z tohoto důvodu označovány jako stresové reakce.

Uvedené reakce rostlin jsou spouštěny podněty, které mají chemickou nebo fyzikální povahu a v buňce pro ně vhodný receptor. Prakticky většina dnes známých receptorů jsou specializované proteiny obsažené především v plazmatické membráně, ale i v jiných částech rostlinné buňky, například v cytosolu, jádře nebo buněčné stěně. K přenosu signálu dochází z receptoru ke konečným efektorům, zpravidla proteinům, na kterých některá fyziologická funkce přímo závisí (příkladem jsou enzymy primárního a sekundárního metabolismu, transportní faktory ovlivňující expresi genů nebo transportní proteiny v membránách). Zmíněný přenos podle současných znalostí není realizován jedním lineárním řetězcem mezičlánků – druhotných přenašečů (second messenger), ale složitou sítí většího množství paralelních cest (Trewavas & Malho 1997; Hnilička & Hniličková 2016).

Při překročení určité meze tolerance rostliny vlivem působení vnějších faktorů, nastává stresová reakce. Objevují se první poruchy struktur jednotlivých funkcí a následně i samotných orgánů rostliny. Ke stresové reakci tedy dochází v momentě, kdy se rostlina nachází pod vlivem stresorů. Dochází ke změnám v procesech fyziologických, bio-chemických, ale také ve vývojových, růstových a anatomických procesech. Stresová reakce se tak stává závodem mezi adaptačním mechanismem s destrukčními procesy v protoplazmě, které vedou ke smrti jedince (Piterková et al. 2005; Atkinson et al. 2013; Suzuki et al. 2014).

Larcher (1987;1995) a Atwell et al. (1999) rozdělují stresovou reakci do 4 fází. Prvotní fází, při které dochází k narušení buněčných struktur a funkcí, je fáze poplachová. V případě, že intenzita působení stresového faktoru nepřekročí letální úroveň, dochází k mobilizaci kompenzačních mechanismů a nastává fáze aklimatizace. Následuje fáze rezistence, která směřuje ke zvýšení odolnosti vůči působícímu stresu. Při dlouhodobějším působení stresu může dojít k vyčerpání rostlinného organismu (fáze vyčerpání) a následně až k odumření rostliny, jak je patrné z Obrázku 9.



Obrázek 9 – Schématický model průběhu jednotlivých stresových reakcí a odpovědí organismu (upraveno dle Kosové et al. 2011)

Z výše uvedeného schématického modelu vyplývá, že bezprostředně po začátku působení stresoru nastává tzv. poplachová fáze, která vyvolává stresovou reakci a dle Shaa et al. (2007) vede ke změně metabolismu u rostlin. Podle Larchera (2003) uvedené působení stresoru rostlina kompenzuje regenerací, taktéž restituční fází, která se uskutečňuje na základě činnosti různých obranných reakcí. Atwell et al. (1999) konstatují, že v důsledku narušení buněčných struktur a funkcí v poplachové fázi, dochází u rostlin k příznakům snížení vitality a postupně se začínají aktivovat obranné stresové mechanismy. Dle Larchera (2001) v této fázi převažují procesy katabolické nad anabolickými.

Lichtenthaler (1996; 1998); Cudlín et al. (2001) shodně označují fázi aklimatizace jako restituční fázi nebo fázi obnovy či fázi aklimační. Podle uvedených autorů si rostlina v této fázi vytváří nový „fyziologický standard“, tedy úroveň fyziologických procesů, který je optimem při dané stresové zátěži. Jedná se o standard odpovídající maximální odolnosti rostliny vůči danému stresoru.

Dle Larchera (2003) po fázi poplachové nastupuje fáze rezistence. Vlivem obranných mechanismů dochází ve fázi rezistence k otužení organismu (hardening) a v případě pokračujícího stresu může nastat obnovení stability (adjustment). Do fáze regenerace se rostliny dostávají, pokud se stresová zátěž sníží před vyčerpáním adaptačního potenciálu. Typickým faktorem této fáze stresové reakce je vytvoření nového fyziologického standardu rostliny či u odrůd plastických se jedná o původní stav, který je dán regeneračními schopnostmi rostliny, mírou vyčerpání, charakterem a rozsahem poškození rostliny (Lichtenthaler 1998).

Fáze vyčerpání je poslední fází stresové reakce, jak dokládá schéma na Obrázku 9. Podle Borowitzky (2018); Shaa et al. (2007) nastává fáze vyčerpání v případě, kdy nedojde k obnovení stability v důsledku stále trvajících stresu nebo příliš silného stresu. Uvedení autoři také uvádějí, že ve fázi vyčerpání dochází k narušení obrany vůči hostitelům a následně se již objevují nevratná poškození, která vedou k odumření jedince. Larcher (2001) dále uvádí, že pokud bylo zhoršení podmínek pouze dočasné, bude funkční stav uveden do stavu nového, který nahradí stav původní. Je-li potřeba opravit některá z poškození, jež vznikla během těchto fází stresové reakce, dochází k tomu ve fázi regenerační.

Podle Nilsena & Orcutta (1996) je výsledkem stresové reakce určitá úroveň adaptační schopnosti, která závisí na délce a intenzitě působení stresového faktoru na danou rostlinu, tak i na geneticky vázaných předpokladech odpovědi. Podle Samaca & Tesfaye (2003); Shinozaki et al. (2003); Testera & Bacica (2005) se dočasně může navýšit úroveň odolnosti vůči abiotickým stresorům (aklimatizace). Dle Levitta (1980) má řada rostlinných druhů schopnost se vyhnout působení stresorů (stress avoidance), ve většině případů se však rostlina pokusí o nastolení tolerance vůči stresu.

Cobbett & Goldsbrough (2002); Yadav (2010); Kosová et al. (2011); Borowitzka (2018) upřesňují a modifikují klasické pojetí stresové reakce dle Larchera (2001). Podle těchto autorů je neaklimatizovaná rostlina poprvé vystavena stresům v poplachové fázi a její míra tolerance klesá. Po této fázi následuje fáze aklimatizační, která trvá několik dnů a jejím cílem je postupné obnovení homeostáze. Souběžně se míra tolerance zvyšuje. Následnou udržovací fází lze charakterizovat jako udržení nastolené homeostáze, přičemž míra tolerance rostliny ke stresu se neustále vyrovnává v závislosti na vnějších podmínkách. V případě, že působení stresu po určitou dobu přetrvává, dochází k fázi vyčerpání, která vede až k postupnému odumření

rostliny. Pokud stresové faktory přestanou působit ještě před odumřením organismu, rostlina obnoví homeostázu, kterou měla před působením stresoru (Giordano 2013).

Podle Farmera (2001); Kongy et al (2018) mohou rostliny vysílat signál o působení stresorů také na základě vylučování látek do půdy a do ovzduší. Tímto signálem mohou napadené rostliny „varovat“ rostliny okolní před případným nebezpečím, což umožňuje nastartovat zvýšenou metabolickou aktivitu a v momentě působení stresoru je schopnost takto „varovaných“ rostlin přizpůsobit se stresům výrazně rychlejší než u rostlin vystavených stresovým faktorům přímo.

3.3 Vliv deficitu vody na rostliny

Nedostatek vody (naopak i přebytek) indukuje u rostlin vodní stres (Švihra 1984; Brestič 2001; Flexas et al. 2004). Boyer (1982); Araus et al. (2008); Pervez et al. (2009) uvádějí, že vliv deficitu vody neboli sucha, je nejdevastujícím abiotickým stresovým faktorem v přirozených i uměle vyvořených ekosystémech. Období chudé srážkami, během kterého se obsah vody v půdě sníží natolik, že rostliny trpí jejím nedostatkem, označujeme pod názvem sucho nebo vodní stres (Larcher 2001). Blum (2005) popisuje nástup vodního stresu jako období, kdy poptávka rostliny po vodě není uspokojena a rostlina se dostává do vodního deficitu. K vyvolání vodního deficitu dochází působením různých faktorů, může se jednat o vliv nízké či vysoké teploty, zasolení nebo sucha s nedostatkem srážek (Hall 2012; Shabala & Munns 2012). Vodní deficit je zásadně limitujícím faktorem fyziologické aktivity rostlin a tvorby biomasy (Al-Tabbal et al. 2005).

Podle Bartelsové & Sunkary (2005) má sucho podstatný vliv na snížení aktivity všech enzymů v rostlině a zároveň zpomaluje samotný růst rostliny. Mezi vlivy, které mají hlavní význam na nedostatku vody pro rostliny, jsou klimatické poměry, průběh počasí a v neposlední řadě podnebí, ve kterém se rostlina nachází (Mahajan & Tuteja 2005). Larcher (2001) rozděluje podnebí do dvou základních částí, kdy pod pojmem aridní podnebí uvádí místa, kde z dlouhodobého hlediska a s časovou pravidelností trpí rostliny nedostatkem vody a roční výpar převyšuje celkové roční srážky. Protikladem je humidní podnebí, kam patří oblasti s nadbytečným množstvím srážek (Mazín 2017).

Přibližně třetina světové orné půdy trpí nedostatečnou dostupností vody pro zemědělství a prakticky ve všech zemědělských regionech se vlivem sucha pravidelně snižují výnosy plodin (Bruce et al. 2002; Malik et al. 2006; Ghassemi-Golezani & Mardfar 2008; Athar & Ashraf 2009). Podle Larchera (2003) je okolo 12 % z této plochy natolik suché, že roční úhrn srážek nepřekročí 250 mm. Rozsáhlé suché oblasti leží zejména mezi 15 ° a 30 ° severní i jižní šířky a na závětrných stranách vysokých horských pásem zadržujících srážkové větry. Ve vnitrozemí, vzdáleném od oceánu, se klima postupně mění od oblastí s humidním podnebí, přes semiaridní přechodné oblasti s příležitostnými nebo pravidelnými obdobími sucha, až k oblastem aridním (Larcher 2001).

Zatímco je v současnosti kolem 80 % celosvětově využitelných vodních zdrojů spotřebováno k zavlažování v zemědělství (Condon et al. 2004), v průběhu několika desetiletí bude rostoucí světová populace vyžadovat více vody pro domácí, komunální, průmyslové

a environmentální potřeby (Hamdy et al. 2003). Očekává se, že se tento trend zvýrazní v důsledku globálních klimatických změn a zvýšené aridity (Vorosmarty et al. 2000).

3.3.1 Vliv vodního stresu na růst

Jaleel et al. (2008a); Farooq et al. (2009b); Li et al. (2011) uvádějí, že vodní stres je v rostlinách charakterizován sníženým vodním potenciálem listů a tlakem turgoru, uzavřením stomatu a sníženým růstem a zvětšením buněk. Dle těchto autorů stres suchem dále snižuje růst rostlin ovlivňováním různých fyziologických i biochemických funkcí, jako je fotosyntéza, syntéza chlorofylu, metabolismus živin, absorpce a translokace iontů, nebo dýchání.

Dle Sinclair et al. (2010) se vliv vodního deficitu na rostlinách projevuje při uzavírání průduchů, jehož následkem nastává snížení příjmu CO₂ a omezení fotosyntézy, zvýšení dýchání a snížení obsahu sušiny. Podle Bláhy & Hniličky (2007) sucho způsobuje zpomalení růstu, ovlivňuje příjem a transport kyslíku a oxidu uhličitého, hromadění prolinu, toxických látek, stavbu kutikuly, počet průduchů a mění koncentraci kyseliny abscisové (ABA).

Haberle et al. (2008) se domnívají, že zásadním faktorem sucha je, zda nastalo v průběhu vegetace nebo rostlina trpí nedostatkem vody od počátku vegetace. Pokud nastal nedostatek vody v průběhu vegetace, působí mnohem silnější stres na metabolismus rostliny. Rostlina má hlouběji kořenící systém, menší počet průduchů, menší listovou plochu a pevnější kutikulu. Opakem je případ dlouhodobého sucha působícího od začátku vegetace, které vede k inhibici tvorby kořenového systému. Zprvu dochází u kořenového systému k prodlužování do větších hloubek, ale na úkor tvorby postranních kořenů a kořenového vlášení (Bláha & Hnilička 2007). Podle Bhargava & Sawanty (2013) jde o typickou reakci zejména u jednoletých rostlin. Při neustále pokračujícím vodním stresu nastává redukce kořenového systému, přestává se vytvářet kořenové vlášení, a nakonec se úplně zastaví růst kořenů, což vede k úhynu kořene (Mckersie & Leshem 1994b; Salehi-Lisar & Bakhshayeshan-Agdam 2016).

Mezi fyziologické účinky vodního stresu patří snížení intenzity vegetativního růstu, kdy stres způsobený suchem způsobil významné snížení rychlosti rozpínání listů a celkové snížení plochy listu. Dalším účinkem nedostatku vody je blednutí listů do světle zelené nebo nažloutlé barvy a vytváření nižšího počtu listů. Listy jsou svou velikostí menší než za ideálních podmínek. Při vodním stresu také dochází k opadu listů, což může být v některých situacích i výhodou. Rostlina totiž následně nedisponuje velkou plochou, na které může probíhat výpar, a to vede k zamezení ztráty vody (Apel & Hirt 2004; Luo et al. 2007; Zheng et al. 2016).

Bartels & Sunkar (2005); Bhargava & Sawant (2013); Salehi-Lisar & Bakhshayeshan-Agdam (2016) uvádějí, že existují druhy rostlin, které jsou schopny si vytvořit obranný mechanismus proti vodnímu stresu. Podle Kūdely et al. (2013) můžeme tento mechanismus odolnosti při vodním deficitu rozdělit do dvou základních skupin, kdy do první skupiny zahrnujeme způsob obrany před vznikem nedostatku vody v rostlině a druhou skupinu tvoří způsob obrany před poškozením pletiv v rostlině v důsledku sucha. V obraně první skupiny, tedy před vznikem vodního deficitu, jsou dvě možnosti obrany. První možností je dokončení životního cyklu rostliny dříve, než nastane nedostatek vody. Druhá možnost je schopnost rostliny si zachovat vysoký obsah vody snížením ztráty vody (uzavírání průduchů, shazování listů, zvýšení počtu trichomů) nebo zvýšením příjmu vody rozrůstáním kořenů nebo

tvorbou zásobních pletiv naplněných vodou. U druhé skupiny mechanismu rezistence, tedy u obrany před poškozením pletiv rostlin v důsledku nedostatku vody, může rostlina zmírnit vliv sucha zmenšením velikosti buněk nebo akumulací osmoprotektantů, mezi které patří některé aminokyseliny (prolin, glycin betain, kyselina gama-aminomáselná) a polysacharidy (manitol, trehalóza, sorbitol, fruktany), které udržují turgor.

Podle Bhargava & Sawanty (2013) nastává inhibice růstu vlivem ztráty buněčného turgoru v důsledku nedostatečné dostupnosti vody rostoucím buňkám. Dostupnost vody do buněk je nízká kvůli špatné hydraulické vodivosti od kořenů k listům způsobené uzavřením stomatu. Blum (2005) uvádí, že osmotické přizpůsobení je jedním ze způsobů, kterým se rostliny vypořádávají se stresem ze sucha. V průběhu vodního stresu se zvyšuje hladina prolinu a betainu. Hladina volného prolinu v listových pletivech rostlin se během nedostatku vody dokáže zvýšit deseti až stonásobně. Zvýšené hladiny prolinu a betainu během vodního stresu mohou sloužit jako cytosolová osmotika (Ho & Sachs 2008; Peleg et al. 2011). Podle Rainse (2008) je funkcí těchto látek ochrana bílkovin před dehydratací. V případě, že jsou prolin a betain osmoticky aktivní, kromě ochrany proteinů před dehydratací, zabráňují ztrátě vody z buněk a hrají důležitou roli při údržbě turgoru (DaCosta & Huang 2006).

Významnou rolí vody je udržování turgidity. Turgor má důležitou úlohu při růstu a prodlužování buněk u rostlin. Snížení turgoru během vyvíjejícího se květenství vede ke snížení počtu pupat, což může způsobit přerušování reprodukčních schopností rostliny. Další z významných úloh turgoru je regulace otevírání průduchů, květních obalů a pohybu listů. Nejprve dochází k redukci prodlužování listů a následně k redukci fotosyntézy. Růst je tedy na snižování turgoru citlivější než fotosyntéza. Při ztrátě turgoru se mimo jiné mění i prostorové umístění kanálů a membránových enzymů, které vedou k úbytku tloušťky membrán (Pritchard et al. 1991; Mundree et al. 2002; Ishibashi et al. 2011; Beneragama & Kumara 2018).

Nejcitlivější reakce k nedostatku vody probíhá při prodlužování buněk a jejich růstu. Zprvu růst začíná zvětšováním objemu buňky absorpcí vody do vakuol a pokračuje zvětšováním plochy povrchu buněčné stěny. Prodlužování růstu buněk deficitem vody je inhibováno ve fázi, kdy na primární buněčné stěně probíhá proces vkládání nových stavebních látek mezi staré, tzv. plošný růst buněčných stěn. Už při nepatrných ztrátách vody dochází ke zpomalení růstu, které jsme schopni naměřit (Hsiao & Xu 2000, Larcher 2001). Podle Gloser & Prášila (1998) tak nastává již v momentě, kdy turgor klesne jen o 0,1 až 0,2 MPa. Úplné zastavení růstu nastává při poklesu turgoru na prahovou hodnotu, která obvykle leží mezi 0,3 až 0,4 MPa. K zastavení růstu tedy dojde dříve než ke zjevnému vadnutí listu či k ovlivnění hlavních metabolických procesů včetně fotosyntézy. To je hlavním důvodem, proč se v rostlinách hromadí nevyužitá asimiláty. Růst buněk dále souvisí s rozpínavostí buněčné stěny. Rozpínavost a prostor buňky závisí na vodním potenciálu, proto se u nově vyvíjející buňky při nedostatku vody budou stěny rozpínat méně a velikost buňky bude v těchto podmínkách menší (Pritchard et al. 1996; Hsiao & Xu 2000; Kirnak et al. 2001).

Gloser & Prášil (1998); Mahajan & Tuteja (2005) uvádějí, že při snížení vodního potenciálu buněk na hodnotu – 0,2 až – 0,8 MPa, dochází k rychlým změnám aktivity enzymů. Snižuje se aktivita enzymu nitrátreduktázy. Na druhé straně stoupá činnost aktivity enzymů alfa amylázy, ribonukleázy a hydrolázy. Snížením aktivity některých enzymů, podílejících se na fixaci CO₂, dochází ke snížení fotosyntetické účinnosti. Dále se snižuje syntéza proteinů i cytokininů a zpomaluje se buněčné dělení (Chaves & Oliveira 2004).

Větší pokles vodního potenciálu k hodnotám okolo $-1,0$ MPa způsobuje u mnoha druhů rostlin tvorbu aminokyseliny prolinu. Dále dochází k tvorbě cukrů, alkoholů a dalších sloučenin. Při stále pokračujícím nedostatku vody se začínají projevovat další metabolické změny, a to především u fotosyntézy a transportních pochodů v buňce. Značně nízké hodnoty mají výrazně zpomalující účinky na fotosyntézu, v některých případech dochází i k zastavení fotosyntézy. Ve stavu, kdy hodnoty vodního potenciálu klesnou pod $-1,5$ MPa, je stres velmi silný a rostlina v důsledku snížení turgoru ve svých buňkách reaguje vadnutím listů (Mundree et al. 2002; Larcher 2003; Luo et al. 2007).

Podle Tardieu & Tuberosy (2010) je reakce rostlin na vodní stres tvorbou celé řady látek, které zvyšují osmotický tlak v buňkách. Především dochází ke zvyšující se koncentraci kyseliny abscisové (ABA). Orcutt & Nilsen (2000) publikovali, že důsledkem vodního stresu a tím zvýšení hladiny ABA je mnoho fyziologických změn, mezi které patří například inhibice či stimulace kvetení, inhibice klíčení, dormance, zvýšení hydraulické vodivosti kořene, opad (listů, květů a plodů), zvýšená tvorba trichomů, snížení vitality pylu a uzavírání průduchů. Dle Chavese & Oliveiry (2004) se snaží rostliny uzavíráním průduchů, na kterém se podílí kyselina abscisová (ABA) a pH xylémové tekutiny, zamezit deficitu vody a udržet vodní potenciál na nejvyšší možné úrovni. Tardieu & Davies (1993); Wilkinson & Davies (2010); Bhargava & Sawant (2013) uvádějí, že ABA je fytohormonem, který je v době nedostatku vody vytvářen v kořenových špičkách a následně transportován do nadzemní části, kde reaguje na změny vodního potenciálu v listech uzavíráním průduchů.

Tardieu & Tuberosa (2010) se domnívají, že nedostatek vody u vyšších rostlin ovlivňuje zejména průduchy, jejichž uzavíráním zpomaluje výměnu CO_2 , čímž je snížena rychlost fotosyntézy a asimilace uhlíku. Příkladem nám může být rychlost fotosyntézy u stálezelených keřů a polokeřů v oblasti mediteránu, kdy v období sucha dosahuje jejich rychlost fotosyntézy pouhých 20 až 67 % ve srovnání z období dešťů (Sánchez-Gómez et al. 2006; Aranda et al. 2005).

Hejnák (2003b) uvádí, že stres způsobený suchem je statisticky významný limitující faktor růstu i ostatních fyziologických procesů u starých (Norimberský) i nových (Amulet a Krona) odrůd jarních ječmenů. Z jím uvedených výsledků (Hejnák 2003a; 2003b; Hejnák & Křižková 2004) je pak evidentní, že sucho způsobuje značné omezení fotosyntézy a prodloužení růstu stonku v průběhu fáze sloupkování. Dle Brestiče & Olšovské (2001) sucho, respektive vodní deficit, vede u rostlin k narušení vodní bilance a k nesouladu mezi příjmem vody a požadavky na ni v průběhu ontogeneze a k indukci početných biochemických a fyziologických reakcí, na něž pak rostliny reagují různými fyziologickými změnami, například růstovými či metabolickými. Švihra & Talapka (1995); Brestič (1996) uvádějí, že při vodním deficitu nebo během silného vodního stresu jsou ve fázi po odkvětu transportní procesy u jarních ječmenů limitovány a asimiláty se koncentrují ve stoncích, nikoliv v zrnech. Dle Pospíšilové et al. (2000) může dokonce i nízký pokles vodního potenciálu vést k vážným fyziologickým poruchám syntetických procesů, struktury proteinů a aktivity enzymů.

3.3.2 Vliv vodního stresu na fotosyntézu

Fotosyntéza je složitým souborem procesů, jehož výzkum má dlouhou historii. Metabolické přeměny uvnitř rostlin lze rozdělit na anabolické, které jsou spojené s výstavbou struktur, a na katabolické, související s odbouráváním a rozkladem látek (Gest 2002; Ben-Shem et al. 2003). Při metabolických přeměnách se energie nejen získává, ale také přenáší a využívá. Většina rostlin patří mezi autotrofní organismy, u kterých je zdrojem energie záření (fotoautotrofie) nebo některé anorganické látky (Larcher 2003). Podle Mishry (2004) přicházejí fotoautotrofní rostliny k energii při fotosyntéze, kdy svou energii získávají fixací energie záření. Proces fotosyntézy probíhá u všech zelených vyšších a nižších rostlin, které se nacházejí na zemi nebo v oceánech (Taiz & Zeiger 2006).

Biochemické, fyziologické a molekulární procesy významně ovlivňují vývoj, ale i přesto má fotosyntéza klíčovou úlohu při postupném růstu a vývoji rostlin. Fotosyntéza je jediným procesem na Zemi, při kterém autotrofní organismy využívají světelnou energii k tvorbě organických látek, které jsou využívány jako živiny pro ostatní organismy (Ashraf & Harris 2013). Podle Scotta (2013) rostliny vytváří více než 99 % biomasy na Zemi, což přisuzuje schopnosti rostlin fotosyntetizovat.

Hall & Rao (1999) se domnívají, že lze fotosyntézu velmi zjednodušeně charakterizovat následující sumární rovnicí (viz Obrázek 10).



Obrázek 10 – Sumární rovnice fotosyntézy podle Hall & Rao (1999)

Ze vztahu (Obrázek 10) vyplývá, že fotosyntetické procesy v rostlinách mohou zůstat aktivní pouze při dostatečně vysoké intenzitě ozáření (přijmutím 8 fotonů) a kontinuálním příjmu molekul CO_2 a H_2O . Na úrovni celého listu se fotosyntéza projevuje tvorbou asimilátů (glukózy), tedy zvýšením hmotnosti sušiny, difúzním tokem CO_2 do listu a zároveň dochází k uvolnění O_2 do atmosféry. Světelná energie je rostlinami zachycována ve světelných reakcích fotosyntézy (cyklická fosforylace probíhající v PS I a necyklická fosforylace probíhající v PS I i PS II) a CO_2 je asimilován a redukován v temnotních reakcích (Calvinův cyklus). Produkty fotosyntetické fixace CO_2 , jimiž jsou zvláště transportní sacharidy, jsou prodýchány nebo využity na stavbu rostlinných struktur (Taiz & Zeiger 1991; Hall & Rao 1999; Atkin et al. 2000; Roháček 2011).

Taiz & Zeiger (2006); Blankenship (2014) popisují fotosyntézu jako oxidačně-redukční proces, u kterého dochází k oxidaci vody a redukci oxidu uhličitého (CO_2) na sacharidy. Jedná se o anabolický děj, ve kterém jsou z látek anorganických syntetizovány látky organické, které jsou tvořeny uvnitř buněk obsahujících chlorofyl. Děje se tak za přítomnosti CO_2 , vody, chlorofylu a světla jako zdroje energie. Při fotosyntéze je energie záření absorbována a přeměňována na energii chemických vazeb. Součástí fotosyntézy jsou fotochemické procesy, které se uskutečňují za přítomnosti světla. Dále jsou součástí fotosyntézy enzymatické procesy, nevyžadující světlo a procesy difúze, které umožňují výměnu CO_2 a kyslíku mezi chloroplasty

a vnějším vzduchem. Každý z těchto dílčích procesů je limitován vnitřními a vnějšími faktory, což se může odrazit na celkovém procesu fotosyntézy.

Fotosyntéza probíhá ve specializovaných buněčných organelách – chloroplastech s dvojitou biomembránou, které obsahující uzavřený membránový systém thylakoidů obsahující fotosynteticky aktivní pigmenty. Lumen thylakoidů obsahuje asi 1/8 objemu organely a zbytek vyplňuje stroma. Základním požadavkem pro průběh fotosyntézy je absorpce záření v chloroplastech. Stupeň využití záření je závislý na koncentraci chlorofylu, nebo přesněji na koncentraci fotosynteticky aktivních pigmentů. Především při intenzivním osvětlení může být koncentrace pigmentů rozhodujícím faktorem, který fotochemický proces omezuje. V případě, že dojde k nedostatku chlorofylu, u rostlin se projevuje výskyt tzv. chlorózy, což většinou rychlost fotosyntézy značně zpomaluje. Tyto podmínky mohou nastat na začátku rozvoje listů nebo na podzim, kdy listy žloutnou. Chloróza listů se také objevuje při porušení minerální výživy, za sucha, po infekci a jako následek vystavení škodlivým plynům. Fotochemický proces začíná, když chloroplasty zachytí fotosynteticky využitelné záření. V reakcích světlem řízených jsou zapojeny dva odlišné systémy pigmentů. Do prvního systému patří fotosystém I, skládající se z řady pigmentů, které mají přesné strukturní uspořádání. Převyšující složkou mezi nimi je chlorofyl a (poměr chlorofylu a ke chlorofylu b je 6:1 až 10:1). Vyšší podíl chlorofylu b (poměr a:b je 1,2:1 až 2:1) obsahuje fotosystém II, který tvoří druhou skupinu pigmentů (Heldt et al. 1973; Larcher 2001; Zouni et al. 2001; Kamiya & Shen 2003).

Podle Liu et al. (2004b) můžeme rozdělit fotosyntézu do dvou fází. První z nich je fáze světelná, která probíhá na thylakoidních membránách chloroplastů, kde dochází k zachycení sluneční energie a její následné přeměně na energii chemickou. Druhou fází fotosyntézy je fáze temnostní, kdy v Calvinově cyklu probíhá fixace a redukce CO₂ za vzniku sacharidů, které jsou základní stavební jednotkou většiny molekul, ze kterých se následně tvoří celé tělo rostlin (Scott 2013).

Nedostatek vody (sucho) či naopak její přebytek jsou nejčastějšími faktory vnějšího prostředí limitujícími fotosyntézu (Chaves 1991; Cornic & Massacci 1996; Hussain et al. 2018). Podle Mahajana & Tuteja (2005); Eldakaka et al. (2014) může vodní stres limitovat průběh fotosyntézy dvěma různými způsoby, stomatální a nestomatální inhibicí. Při vodním stresu dochází ke snížení fotosyntézy, buď vlivem omezování příjmu CO₂ v důsledku uzavírání průduchů (Tardieu & Tuberosa 2010) nebo přímým vlivem na fotosyntetickou kapacitu mesofylu listů (Apel & Hirt 2004; Farooq et al. 2009b). Výskyt různorodosti průduchů může ovlivnit proces stanovení vnitřní koncentrace CO₂ měřením výměny plynů a ovlivní tak hodnocení stomatálního a nestomatálního omezení fotosyntézy (Chaves 1991; Cornic & Massacci 1996; Ghannoum 2009).

Stomatální a nestomatální inhibice působí na průběh fotosyntézy souběžně. Důsledkem vodního stresu při stomatální inhibici je uzavírání průduchů, které má za následek pokles přívodu CO₂ do mezofylu listů (Sharkey & Seeman 1989; Pinheiro & Chaves 2011). Nestomatální inhibice zahrnuje fyziologické a metabolické změny, které mají za následek narušení fixace uhlíku v procesu fotosyntézy, a to z důvodu snížené aktivity upevňovacího enzymu Rubisco a poškození syntézy ATP v chloroplastu (Bota et al. 2004). U některých druhů rostlin bylo zjištěno, že k inhibici nestomatální dochází i prozatímním působením zvýšené koncentrace CO₂ v mezibuněčném prostoru, což je důvodem uzavření průduchů (Mahajan & Tuteja 2005; Eldakak et al. 2014).

Uzavírání průduchů je reakcí, která má nejbližší ke stresu suchem a jedná se o dominantní omezení fotosyntézy u mírného a středního sucha v důsledku snížení obsahu enzymu Rubisco (Hnilička & Hniličková 2016). Průduchy sehrávají významnou roli ve výměně vody jako vodní páry mezi rostlinou a atmosférou a umožňují prevenci proti dehydrataci pletiv a nefunkčnosti vodivých pletiv (Brestič & Olšovská 2001). Brestič (1996); Hejnák (2004) uvádějí, že rychlost čisté fotosyntézy je limitována vodivostí průduchů. Nejvíce vody potřebuje rostlina na úhradu výparu (transpirace), aby pletiva nevysychala a nepřehřívala se. Pokud výdej vody transpirací je větší než její příjem kořeny, rostlina vadne a zavírají se průduchy regulující vedle transpirace také vstup CO₂ do listu a tím i rychlost fotosyntézy (Hejnák 2003a; Wahid & Rasul 2005; Sales et al. 2013).

Při silném stresu z vodního deficitu probíhá dehydratace mezofylových buněk, což způsobuje významnou inhibici základních metabolických procesů fotosyntézy. Nedochází pouze ke škodám na fotosynteticky aktivních pigmentech (Anjum et al. 2003a), neboť vodní stres postihuje i thylakoidní membrány v chloroplastu, což je také důvodem, proč se u rostlin podstupující vodní stres očekává snížení rychlosti fotosyntézy (Reddy et al. 2004; Ashraf & Harris 2013). Během stresu ze sucha vede omezená mezibuněčná koncentrace CO₂ k hromadění snížených složek fotosyntetického přenosu elektronů, které mohou potenciálně redukovat molekulární kyslík, což vede k produkci ROS (reaktivní formy kyslíku), které jsou škodlivé pro fotosyntetický aparát (Fu & Huang 2001; Basu et al. 2016). I přes možné mechanismy rostlin, jak chránit fotosyntetický aparát před stresem, mají velká sucha za následek poškození fotosyntetického aparátu (Wang et al. 2012).

3.3.3 Vliv vodního stresu na transpiraci a stomatální vodivost

Gibson (2015) popisuje transpiraci jako výdej vodních par z povrchu rostlinných orgánů. Podle Larchera (2001); Taiza & Zeigera (2006) rostliny ztrácejí vodu dvěma možnými způsoby. Prvním způsobem je vypařování (transpirace), druhým ze způsobů výdeje vody je gutace, kde se jedná o výdej vody kapalnou formou a její podíl na celkové vodní bilanci rostliny je zcela zanedbatelný. K vypařování vody dochází z celého vnějšího povrchu rostliny a ze všech vnitřních povrchů, které přicházejí do styku se vzduchem. U rostlin nižších transpirují volně vnější povrchy stélky, zatímco u vyšších rostlin musí vnější transpirace probíhat přes pokožku kutinizovanou (kutikulární transpirace) a suberizované povrchy (peridermální transpirace). Uvnitř rostlinných orgánů se voda vypařuje z povrchů buněk hraničních s mezibuněčným vzdušným prostorem. U možnosti vypařování tímto způsobem, voda přechází z fáze kapalné do fáze plynné uvnitř rostliny a odchází průduchy ve formě vodní páry (stomatární transpirace).

Druh rostliny a tloušťka kutikuly jsou hlavní faktory ovlivňující množství výdeje vody přes kutikulu. Rostliny stínomilné, které se pyšní tenkými vrstvami kutikuly, mají možnost touto formou ztratit až 30 % z celkového množství vypařené vody. Zatímco rostliny suchých oblastí jako jsou pouště, neztrácí výparem přes kutikulu skoro žádnou vodu. K transpiraci dochází z největší části přes průduchy (stomata). Stomatální vodivost je mírou dostupnosti CO₂ pro biochemický a fotochemický aparát fotosyntézy a reguluje tok CO₂ podle jeho koncentrace uvnitř listu. Výdej vody vypařováním je okolo 5 % přes pokožku listů a z 95 % je tvořen přes zmiňované průduchy listů. Stomata jsou tvořena malými póry v epidermis, která jsou obklopena

dvěma svěřacími buňkami. Pod každým z průduchů se nachází substomatální dutina, jejíž funkcí je výdej vodní páry z průduchových pórů. Pokud chceme, aby byl pohyb vodní páry přes substomatální dutinu snadný, závisí to na konstrukci průduchů a druhu rostliny. Jednou z důležitých vlastností je jejich nastavitelnost, jelikož otevírání a zavírání slouží k regulaci rychlosti transpirace (Forbes & Watson 1992; Larcher 1995; Šantrůček 1998; Roy et al. 2008; Pinheiro & Chaves 2011).

Při nedostatku srážek v humidních oblastech rostliny začínají omezovat otevírání průduchů a zkracují i dobu jejich otevření. Na počátku vodního stresu se transpirace snižuje v poledních hodinách, načež se potom opět obnovuje. Při přetrvávajícím nedostatku vody se opětovně odpolední zvýšení transpirace přestává objevovat, a později dochází k otevírání průduchů pouze v hodinách ranních, kdy působí vliv relativního ochlazení. Nakonec, ale stále ještě v době, kdy rostliny mají dostatek obsahu vody, zcela ustává stomatální transpirace a dochází u rostlin k transpiraci pouze přes kutikulu. Opakem jsou rostliny aridního podnebí, které díky hluboko pronikajícímu kořenovému systému a vlivu specializovaných pletiv, která vodu zadržují a jsou důvodem, proč rostliny nemusí zpomalovat transpiraci (Luo et al. 2007; Daszkowska-Golec & Szarejko 2013; Drake et al. 2013). Rostliny suchých oblastí mají zpravidla specializovaná pletiva, v nichž mohou uchovávat vodu, a z toho důvodu nemusí záhy snižovat rychlost transpirace. Jedná se o postupné adaptování rostlin k suchým stanovištím. Keře vyskytující se v pouštních oblastech mají potřebu spotřebovávat v období sucha 20 až 40 % množství vody vydané v období vlhka, zatímco u bylin a polokeřů se může tato hodnota vystoupat dokonce na 60 až 80 % (Larcher 2003).

Denní spotřeba vody závisí na rostlinném druhu a faktorech vnějšího prostředí. Příkladem nám může být dospělá rostlina kukuřice (*Zea mays* L.), která je schopna vyčerpat za den až 1 l vody. Převážná část vody z tohoto množství je využita na transpiraci. U většiny kulturních plodin platí, že na vytvoření 1 g sušiny spotřebují 500 ml vody. Stálezelené stromy a keře s tvrdými listy, kam patří vavřín ušlechtilý (*Laurus nobilis*), olivovník evropský (*Olea europaea*) nebo dub (*Quercus* spp.) vyskytující se v oblastech s pravidelně se opakujícím letním suchem, mohou být omezujícím faktorem spotřeby vody velmi účinně. Snižují ji na 10 až 20 % množství spotřebovaného v období dostupnosti vláhy. Nejúčinnější zpomalení rychlosti transpirace je patrné u rostlin z čeledi tlusticovitých (*Crassulaceae*), jejichž průduchy jsou v období nedostatku vody zcela uzavřeny po celý den a otevírají se pouze v noci (Larcher 2001; Calder et al. 2003).

Snížení intenzity transpirace, vyvolané nedostatkem vody, podstatně mění obvyklý průběh fyziologických procesů v listech. Je doprovázeno například nadměrným zvýšením teploty listů, porušením koloidního systému protoplazmy, potlačením fotosyntézy nebo zesílením dýchání. Za určitou hranici nabývají tyto změny patologického charakteru. Stávají se nezvratnými, způsobují odumírání listů a později i smrt rostliny (Rubin 1966).

Rychlost transpirace, stomatální vodivost, relativní obsah vody a vodní potenciál listů jsou důležitými atributy popisující rostlinné vodní vztahy (Farooq et al. 2009b). Sales et al. (2013) zaznamenali výrazné snížení vodního potenciálu listů cukrové třtiny při působení vodního stresu ve srovnání s dalšími abiotickými stresovými faktory. Liu et al. (2004a) uvedli, že stres ze sucha výrazně snížil vodní potenciál kořenů, listů a lusků sóji ve srovnání s kontrolou. Podle Cramera et al. (2007); Tattersalla et al. (2007); Cramera (2010) dochází vlivem deficitu vody ke snížení stomatální vodivosti u kulturních plodin. Siddique et al. (2001);

Tezara et al. (2002); Reddy et al. (2004); Nayyar & Gupta (2006); Campos et al. (2011) se shodně domnívají, že vystavení rostliny stresu ze sucha, podstatně snižuje relativní obsah vody, tlak v turgoru, vodní potenciál listů a míru rychlosti transpirace v řadě druhů rostlin. Stručně řečeno, stres ze sucha způsobuje poruchy ve vztazích rostlin a vody (Hussain et al. 2018).

3.3.4 Vliv vodního stresu na obsah fotosyntetických pigmentů

Fotosyntetické pigmenty jsou důležitou podmínkou fotosyntézy a naprosto nezbytnou součástí fotosystému I (PS I) a fotosystému II (PS II). Jak již bylo uvedeno v kapitole s fotosyntézou, fotosyntetické pigmenty mají funkci fotoreceptorů, tedy zachycovačů energie světelného záření a jsou přítomny na vnitřní straně thylakoidních membrán. Do fotosyntetických pigmentů řadíme chlorofyly, karotenoidy a fykobiliny (Zouni et al. 2001; Larcher 2003; Taiz & Zeiger 2006).

Chlorofyly jsou nejdůležitější fotosyntetické pigmenty rostlin, přičemž tvoří asi 1 % sušiny jejich zelených částí. Chlorofyly absorbují fialové a modré světlo s maximem mezi 440 a 480 nm a oranžovočervené světlo s maximem mezi 650 a 680 nm. Nejrozšířenější a nejdůležitější jsou modrozelený chlorofyl *a* a žlutozelený chlorofyl *b*. Chlorofyl *a* je přítomen ve všech fotosyntetizujících organismech produkujících O₂, chlorofyl *b* pak v listech vyšších rostlin a zelených řas. Karotenoidy se rozdělují na bezkyslíkaté žlutooranžové karoteny a kyslíkaté žlutozelené xantofyly. Bezkylikaté žlutooranžové karoteny mají maximum absorpce v rozmezí vlnových délek 410 až 485 nm, z nichž se v největším množství vyskytuje β-karoten doprovázený různým množstvím α-karotenu. Kyslíkaté žlutozelené xantofyly nejvíce pohlcují záření o vlnových délkách 450-500 nm a v zelených listech je z xantofylů nejběžnější lutein, violaxantin a zeaxantin. Fykobiliny jsou pigmenty nacházející se spolu s chlorofylem a β-karotenem u sinic (*Cyanophyta*) a červených řas (*Rhodophyta*). Nejznámějšími pigmenty fykobilinů jsou červený fykoerytrin absorbující záření o vlnové délce 450-480 nm a modrozelený fykocyanin pohlcující záření o vlnové délce 570 až 620 nm. Zachycenou energii světelného záření přenášejí fykobiliny stejně jako karotenoidy na chlorofyly. Rostliny světlomilné využívají lépe světlo červené, stínomilné rostliny přizpůsobené rozptýlenému světlu pak využívají lépe spektrum modrofialové barvy (Nátr 1998; Hall & Rao 1999; Atkin et al. 2000; Tanaka & Tanaka 2003; Roháček 2011).

Snížení obsahu fotosyntetických pigmentů vyvolané suchem bylo již dříve oznámeno u několika druhů rostlin, příkladem jsou rostliny *Nerium oleander* (Demming-Adams et al. 1988) a *Boea hygroscoxia* (Navari-Izzo et al. 2000). Vlivem sucha může u rostlin docházet ke snížení obsahu chlorofylu, což může být příčinou tvorbu chlorózy listů (Heldt et al. 1973; Larcher 2001).

Silný stres vodním deficitem je doprovázen dehydratací mezofylových buněk, jehož následkem dochází k významným škodám fotosynteticky aktivních pigmentů (Anjum et al. 2003a; Ashraf & Harris 2013). Luo et al. (2007) uvádějí, že při mírném suchu se koncentrace chlorofylů a karotenoidů významně snížily ve srovnání s kontrolou. Podle těchto autorů čím silnější je stres ze sucha, tím větší je snížení koncentrace fotosyntetických pigmentů.

Chlorofyly jsou nepostradatelným katalyzátorem fotosyntézy, která je významně ovlivněna vodním stresem. Al-Tabbal et al. (2005) publikovali, že při výzkumu na pšenici tvrdé

byl celkový obsah chlorofylu ($a+b$), chlorofylu a a chlorofylu b negativně ovlivněn vodním stresem. Sucho způsobilo obecné snížení obsahu fotosyntetických pigmentů, včetně chlorofylu a , u odrůd pšenic citlivých na sucho (Loggini et al. 1999).

3.3.5 Vliv vodního stresu na fluorescenci chlorofylů

Mnoho látek anorganického i organického původu po osvětlení zářením o jedné vlnové délce vyzáří světlo jiné vlnové délky (Prášil 2003). Světlo můžeme popsat jako proud fotonů o určité vlnové délce a energii. Každý pohlcený foton může způsobit jednoduchý fotochemický děj pouze v případě, že nese dostatečné množství energie. Zmíněná energie následně pohání primární fotochemické reakce, které iniciují fotosyntetickou přeměnu zářivé energie na chemickou. Kvantum červeného světla, které je absorbováno v molekule chlorofylu, vyvolá přechod elektronu ze základního stavu do excitovaného (Roháček et al. 2008). Přechod excitované molekuly do základního stavu vyvolané absorpcí kvanta záření označujeme jako záření emitované, tedy fluorescenci. U fotosyntetizujících organismů je molekulou emitující fluorescenci zejména chlorofyl a , který v roztoku emituje až 30 % absorbovaného záření a chlorofyl v listech emituje méně než 3 %. Chlorofyl a , nacházející se v chloroplastech mezofylových buněk, pohlcuje záření v modré a červené oblasti slunečního spektra. Fluorescence chlorofylu má svůj původ v chloroplastech zelených částí rostlin (Buschman et al. 2000) a dle Bunphana et al. (2019) je chlorofyl nezbytný pro fotosyntézu rostlin.

Při fotosyntéze je využita pouze část energie, která je zachycena molekulami chlorofylu v listech. Část energie, která byla pohlcena, ale nebyla využita, je vyzářena do okolí v podobě tepla nebo je zpětně znovu vyzářena ve formě světla. Podle intenzity fotosyntézy se dozvídáme důležité informace o zdravotním stavu rostliny a její stanovení můžeme určit na základě fluorescence chlorofylů. Pomocí variabilního fluorescenčního poměru a maximální fluorescence (F_v/F_M) se stanovuje fluorescence chlorofylů. Zmíněný poměr označujeme jako maximální kvantový výtěžek fluorescence. Variabilní fluorescence chlorofylu poskytuje informace zejména o procesech probíhajících v reakčních centrech fotosystému II, můžeme také získat informace o využitelnosti světelné energie ve fotosystému II a funkčním stavu v určitých podmínkách. Záření vstřebávané světlosběrnými komplexy nebo anténním komplexem vnitřního jádra fotosystémů může být využito pro separaci elektrického náboje, vyzářeno nebo uvolněno ve formě tepla. Velikost fluorescence závisí na separaci elektrického náboje. Čím více energie je využito pro separaci elektrického náboje v reakčních centrech obou fotosystémů, tím je fluorescence nižší (Maxwell & Johnson 2000; Kamiya & Shen 2003; Bresson et al. 2015).

Vlivem nedostatku vody se snižuje účinnost fotosyntézy, úměrně tomu se zvýší množství energie vyzářené jako fluorescence. Nepřímá úměra mezi účinností fotosyntézy a účinností fluorescence chlorofylu způsobuje, že výtěžek fluorescence je variabilní. Po odstranění stresu se postupně zvyšuje rychlost reakcí, které přímo navazují na světelnou fázi fotosyntézy. Především dochází k aktivaci enzymů, které se podílejí na fixaci uhlíku a na otevírání průduchů. Aktivací fotosyntézy dochází k poklesu účinnosti fluorescence, fluorescence se „zháší“. Fotochemické zhášení je tedy přímo úměrné účinnosti fotosyntézy a nepřímo úměrné změně fluorescenčního výtěžku. Současně s aktivací fotosyntézy se často

zvysuje ucinnost ruznych procesu, které přeměňují zachycenou energii na teplo. Tyto procesy se nazývají nefotochemické zhášení (Lichtenthaler & Mische 1997; Prášil 2003; Roháček et al. 2008).

Metoda na měření fluorescence chlorofylů je součástí novodobé biofyzikální techniky pro získávání kvalitativních a kvantitativních informací o účinnosti fotochemických a nefotochemických procesů uvnitř chloroplastu. Zmíněná metoda na měření fluorescence chlorofylů se využívá při zjišťování vlivu abiotických a biotických faktorů na funkčnost fotosyntetického aparátu rostlin a na úroveň stresu, kterému jsou rostliny vystaveny (Havaux & Lannoye 1983; Nedbal et al. 2000; Roháček 2002). Metoda na měření fluorescence chlorofylů je dle Klema (2006) využívána především v rostlinné fyziologii a morfologii. Tato metoda má své uplatnění v mnoha odvětvích, například v rostlinolékařství, kde je využívána k detekci zaplevelení v meziřádcích hustě setých plodin nebo plodin širokořádkových. Maxwell & Johnson (2000); Zouni et al. (2001) uvádějí jako jednu z velkých výhod, že díky metodě na měření fluorescence chlorofylů lze odhalit poškození na rostlině ještě před vzniklými viditelnými projevy. Metoda měření fluorescence chlorofylů napomáhá k sledování změn fotosyntézy od mikroskopické úrovně chloroplastů v jednobuněčných řasách až po velká rostlinná společenstva a také může být využívána na všech fotosynteticky aktivních organismech, jejichž součástí jsou nejen zelené rostliny, ale i sinice a řasy.

Při působení nedostatku vody na rostliny dochází k uzavírání průduchů, omezuje se přísun CO₂, produkty světelné fáze fotosyntézy nejsou dostupné a může dojít až k poškození fotosyntetického aparátu. Po krátkém působení vodního stresu nedochází ihned k výraznému poklesu variabilního fluorescenčního poměru a maximální fluorescence, nýbrž po pár dnech je již pokles znatelný, především díky výraznému poklesu vodního potenciálu v rostlině. Díky využití metody měření fluorescence chlorofylů je dokázáno, že pokles fotosyntetické aktivity nemusí být vždy způsoben uzavíráním reakčních center PS II, ale může k němu dojít nárůstem nefotochemického zhášení, které z 15 % může stoupnout až na 47 %, což vede k možnostem ochrany PS II před poškozením přebytečnou energií. K poklesu maximálního kvantového výtěžku efektivity PS II v důsledku působení nedostatku vody dochází mnohem výrazněji u dospělých rostlin než u rostlin mladých. Vzniká tak v důsledku nefotochemického zhášení, které je u starších rostlin zřetelně intenzivnější. Můžeme předpokládat, že všechny stresové vlivy snižující rychlost fotosyntézy budou zároveň zvyšovat velikost fluorescence (Kamiya & Shen 2003; Liu et al. 2004b).

3.3.6 Vliv vodního stresu na obsah prolinu

Rostliny se vyrovnávají s působením různých abiotických stresorů pomocí osmoticky aktivních látek. Osmoprotektanty neboli kompatibilní soluty jsou osmoticky aktivní látky, které rostliny syntetizují jako odpověď na vodní stres (Peleg et al. 2011; Tahir et al. 2019). Podle Unyayara et al. (2004); Hayata et al. (2012) jsou to vysoce rozpustné organické sloučeniny s nízkou molekulovou hmotností, které jsou obvykle netoxické i při vysokých buněčných koncentracích. Bougouffa et al. (2014) uvádějí, že kompatibilní soluty jsou látky kompatibilní s buněčným metabolismem akumulující se v cytoplazmě, aby docházelo k vyrovnání vnějšího osmotického tlaku. Osmoprotektanty snižují osmotický potenciál buněk a jsou schopny zabránit

denaturaci proteinů, ke které může dojít vlivem iontové nerovnováhy (Otieno et al. 2005; Burg & Ferraris 2008; Afkari et al. 2009). Tyto osmoticky aktivní látky pomáhají rostlinám vykazovat ochrannou reakci proti suchu (Reddy et al. 2004; Shao et al. 2005; Farooq et al. 2009b) a také pomáhají rostlinám udržovat růst, rychlost fotosyntézy a asimilaci za stresujících podmínek (Subbarao et al. 2000). Morgan (1990) uvádí, že osmotické přizpůsobení je rozhodující pro oddálení dehydratačního stresu za podmínek omezených vodou. Větší akumulace osmoticky aktivních látek je obecně spojena se snášenlivostí sucha (Blum 2005), protože usnadňují udržování turgoru listů pro zlepšení vodivosti stomaty pro efektivní příjem CO₂ (Kiani et al. 2007) a podporují schopnost kořenů vsřebávat vodu (Chimenti et al. 2006).

Kompatibilní soluty interagují s proteiny, udržují jejich hydrataci, ale nemění jejich strukturu. Mají primární roli v udržení turgoru během působení stresu suchem (Zhang et al. 1999; Chaves et al. 2009) a mohou se podílet také na stabilizaci proteinů a buněčných struktur (Bartels & Sunkar 2005; Singh et al. 2015; Tahir et al. 2019). Biosyntéza a akumulace kompatibilních solutů je adaptivní reakcí rostlin na sucho (Munns 2002). Rhodes et al. (1989); Staszková & Táborský (2005); Peleg et al. (2011) uvádějí, že v rostlinách byly identifikovány kompatibilní soluty zahrnující cukry (například trehalózu, sacharózu nebo fruktózu), cukerné alkoholy (např. galaktinol a manitol), aminokyseliny (např. prolin, hydroxyprolin, arginin, glutamin, asparagin, threonin, γ -aminomáselná kyselina) a aminy (glycin betain).

V případě, že jsou rostliny vystaveny stresovým podmínkám, hromadí řadu metabolitů, zejména aminokyselin. Aminokyseliny jsou tradičně považovány za prekurzory a složky proteinů a hrají důležitou roli v metabolismu a vývoji rostlin (Hayat et al. 2012; Hussain et al. 2018). Pravděpodobně nejrozšířenější osmolyt, který se vyskytuje nejen v rostlinách, ale i v jiných organismech, je prolin (McCue & Hanson 1990; Delauney et al. 1993). O významnosti prolinu v organismu svědčí i to, že existuje několik biochemických cest jeho syntézy (Yang et al. 2000). Základní biosyntetická cesta vzniku prolinu vychází z kyseliny glutamové. První reakci (přeměnu kyseliny glutamové na γ -glutamylfosfát) katalyzuje enzym glutamátkinasa, který je inhibován prolinem. Na počátku 90. let minulého století se zjistilo, že glutamátkinasa je součástí bifunkčního enzymu Δ 1-pyrrolin-5-karboxylátsynthetasy (Zhang et al. 1995). Fyziologické a biochemické působení prolinu v rostlinném organismu je mnohostranné (Karolewski 1996). Sucho jeho obsah zvyšuje často již za několik hodin po nástupu stresu (Fedina & Popova 1996; Ronde et al. 2000). Prolin může vstoupit do energetického metabolismu rostlin a tím napomoci k překonání stresové zátěže (Staszková & Táborský 2005).

Podle Delauney & Verma (1993); Yamady et al. (2005) může mimo osmotické úpravy hrát prolin významnou roli i v osmoticky stresovaných rostlinných tkáních, při ochraně integrity plazmatické membrány (Mansour 1998), jako zdroj uhlíku a dusíku (Ahmad & Hellebust 1988; Peng et al. 1996) nebo jako lapač hydroxylových radikálů (Smirnoff & Cumbes 1989; Hong et al. 2000). Velké množství údajů naznačuje pozitivní korelaci mezi akumulací prolinu a stresem rostlin. Prolin se hromadí především v mladších listech a hraje velmi přínosnou roli v rostlinách vystavených různým stresovým podmínkám (Perez-Perez et al. 2009; Trovato et al. 2019). Kromě toho, že prolin působí jako vynikající osmolyt, hraje během stresu tři hlavní role, jako chelátor kovu, antioxidační obranná molekula a signální molekula pro jiné adaptivní reakce na abiotické a biotické stresory (Verbruggen & Hermans 2008; Hayat et al. 2012). Podle Liang et al. (2013) metabolismus prolinu ovlivňuje signální dráhy zvýšením tvorby reaktivních

forem kyslíku (ROS) v mitochondriích prostřednictvím elektronového transportního řetězce, a zvýšená produkce ROS v důsledku metabolismu prolinu, se podílí na hypersenzitivní reakci u rostlin.

Bylo zjištěno, že akumulace volného prolinu je jednou z bezprostředních reakcí rostlin na vodní stres u pšenic (Tan & Halloran 1982; Rascio et al. 1994). U kukuřice se hladiny prolinu zvýšily až 100krát v reakci na vodní stres (Voetberg & Sharp 1991), zatímco v čiroku se volný prolin významně nehromadil, dokud nebyly rostliny silně stresovány a viditelně zvadlé (Waldern et al. 1974). Al-Tabbal et al. (2005) uvádějí ve své práci, že obsah prolinu v rostlinách pěstovaných ve vodním stresu po celou dobu vegetace vzrostl až o 64 % nad kontrolou. Hromadění prolinu v listech během stresu ze sucha bylo dobře zdokumentováno u jarní pšenice (Van-Heerden & De-Villiers 1996) a kukuřice (Ober & Sharp 1994).

Pokud je prolin exogenně dodáván v nízkých koncentracích, dochází ke zvýšení odolnosti vůči stresu suchem. Některé studie však naznačují toxické účinky prolinu, je-li dodáván exogenně ve vyšších koncentracích (Hayat et al. 2012; Trovato et al. 2019). Příznivá role prolinu při zvyšování tolerance vůči suchu byla sledována u rýže (Hsu et al. 2003) a hrachu (Alexieva et al. 2001). Ve studii Rajagopala & Sinhy (1980) exogenně aplikovaný prolin udržoval turgiditu v listech ječmene a pšenice, které byly vystaveny stresu. Rostliny pšenice vykazovaly zvýšenou akumulaci prolinu, což mělo za následek zlepšenou toleranci vůči deficitům vody (Vendruscolo et al. 2007).

3.3.7 Vliv vodního stresu na obsah ROS (reaktivní formy kyslíku)

Podle Glosery & Prášila (1998) je běžný molekulární kyslík v naší atmosféře poměrně málo reaktivní, ovšem některými procesy v rostlinách může být přeměněn na mnohem aktivnější formy. Příkladem nám jsou reaktivní formy kyslíku (ROS), do kterých řadíme singletový kyslík $^1\text{O}_2$, superoxidový anion $\text{O}_2^{\bullet-}$, peroxid vodíku H_2O_2 a hydroxylový radikál OH^{\bullet} (Apel & Hirt 2004; Peleg et al. 2011).

Nedostatek vody v kombinaci s jinými zátěžemi narušuje fotosyntézu, mění normální homeostázu buněk a způsobuje zvýšenou produkci reaktivních forem kyslíku (Miller et al. 2010). Zatímco nadměrná hladina ROS je pro rostliny toxická a způsobuje oxidační stres, je třeba v buňkách udržovat optimální základní hladinu ROS, protože je to nezbytné pro správný růst a vývoj rostlin (Manna et al. 2019). Jaspers & Kangasjärvi (2010) uvádějí, že za normálních podmínek jsou ROS nepřetržitě produkovány buněčným metabolismem a rostlinné buňky jsou vybaveny antioxidanty a čistícími enzymy k udržení jejich ideální hladiny.

Podle Millera et al. (2010) za optimálních růstových podmínek se reaktivní formy kyslíku produkují hlavně na nízkých hladinách v organelách, jakými jsou například chloroplasty a mitochondrie. Avšak během působení stresu ze sucha je jejich rychlost produkce dramaticky zvýšena, což je důsledkem narušených transportních procesů elektronů ve zmínovaných chloroplastech a mitochondriích (Hasanuzzaman et al. 2014). Akumulace ROS během stresu ze sucha do značné míry závisí na rovnováze mezi produkcí ROS a odstraňováním ROS (Mittler et al. 2004), která zase závisí na změnách podmínek růstu (například na intenzitě světla a teplotě), tak i na závažnosti a době trvání stresu a schopnosti tkáň rychle se aklimatizovat na energetickou nerovnováhu. U chloroplastů je hlavní příčinou produkce

ROS omezení fixace CO₂ spojené s nadměrnou redukcí řetězce přenosu elektronů. Nadměrná redukce řetězce přenosu elektronů v mitochondriích je také hlavním mechanismem generování ROS během stresu (Davidson & Schiestl 2001; Peleg et al. 2011).

Reaktivní formy kyslíku hrají klíčovou roli v aklimatizačním procesu rostlin na abiotický stres, zejména na sucho. Fungují primárně jako signální transdukční molekuly, které regulují různé cesty během aklimatizace rostlin na zmiňovaný stres, ale jsou také toxickými vedlejšími produkty stresového metabolismu (Choudhury et al. 2017). Různé nejnovější studie objevily, že signalizace ROS je nezbytná pro provádění různých biologických aktivit, jako je buněčná proliferace, diferenciace, fyziologická buněčná smrt, komunikace buňka-buňka, aklimatizace stresu, obrana proti patogenu a také jako kontrolní proces při růstu, vývoji a při odezvách na biotické a abiotické podněty z okolního prostředí (Bailey-Serres & Mittler 2006; Mittler et al. 2011; Manna et al. 2019).

4. Metodika

Pokusným materiálem nám byly rostliny brambor odrůdy Ranomi. Pokus byl založen ve skleníkových podmínkách v pěti variantách: kontrolní (bez aplikace přípravku, se závlahou), stresovaná (bez aplikace přípravku, bez závlahy), stresovaná (s aplikací přípravku Energen 3D PLUS, bez závlahy), stresovaná (s aplikací kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin) a stresovaná (s aplikací přípravku Prolin, bez závlahy). Délka experimentu byla 45 dnů (fáze předstresová, fáze stresu a fáze regenerace). Během pokusu byla měřena rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivost na základě gazometrických metod pomocí infračerveného analyzátoru plynů LCpro+. Parametry fluorescence chlorofylů (F_0 , F_M a F_v/F_M) byly stanoveny pomocí fluorometru OSI 1 FL. Obsah chlorofylu v listech byl sledován pomocí chlorofylmetru a také metodou podle Porry et al. (1989). Dále byl sledován obsah prolinu v listech dle Batese et al. (1973) a průměrný výnos hlíz u zkoumaných variant.

4.1 Charakteristika rostlinného materiálu

Rostlinným materiálem pro náš výzkum byl vybrán brambor (*Solanum tuberosum* L.), odrůda Ranomi. Odrůda Ranomi patří mezi velmi rané odrůdy s délkou vegetační doby 90 až 100 dní. Jedná se o konzumní brambor s varným typem BA, který je vhodný do salátů, ale i jako brambor přílohový. Disponuje dlouze oválnými, vyrovnanými hlízami s hladkou slupkou a žlutou dužninou. Je odolná strupovitosti a rakovině brambor. Jednou z největších předností je rychlý počáteční nárůst, vyrovnanost hlíz a vysoký výnos při nejranějších sklizních (AGRA HB s.r.o. 2020; ZOD Kámen 2020).

4.2 Charakteristika pokusných přípravků

Pokusnými přípravky, které byly využity při výzkumu, byly stimulátor růstu Energen 3D PLUS a přípravek Prolin.

Přípravek Energen 3D PLUS byl aplikován v dávce 0,2 l/ha a má vysoký adaptogenní účinek, tedy zvýšenou odolnost k suchu, horku, zasolení a chladu. V dávce 0,1 až 0,2 l/ha pomáhá po dlouhou dobu zadržovat vodu v rostlinách. Zvyšuje obsah paměťové látky na sucho o 300 i více procent, tím nejenom lépe připravuje rostliny na sucho, ale také po srážkách se tato látka rozkládá, uvolňuje energii a rychle regeneruje porosty. Energen 3D PLUS je určen k použití po celou vegetaci jako přídavek k základní výživě, listové výživě, fungicidům, insekticidům a akaricidům. Přednostní aplikace je do obilnin s posledním fungicidem. Doporučené použití je do obilnin, řepky, hořčice, máku, révy vinné, slunečnice, cukrové řepy, kukuřice, luskovin, zelenin, chmele, ovocných, okrasných a lesních dřevin. Přípravek vytváří na listech film, který je odolný smyvu deštěm. Přijímá vláhu z ranní rosy a opakovaně dávkuje účinné látky do listů. Zvyšuje tak významně jejich příjem. Umožňuje také vysokou prostupnost nesených látek přes membrány buněk do listu. Udržuje výkon fotosyntézy rostlin i při nepříznivém průběhu počasí, příznivě ovlivňuje růst rostlin, semen a plodů (EGT system spol. s.r.o. 2020).

Druhým z těchto přípravků je Prolin, který byl aplikován při dávce 0,05 g/l. Jedná se o osmoticky aktivní látku, kterou rostliny syntetizují jako odpověď na vodní stres (Peleg et al. 2011). Exogenně dodávaný prolin v nízkých koncentracích vykazuje ochrannou reakci proti suchu (Rascio et al. 1994; Farooq et al. 2009b) a také pomáhá k udržení růstu a rychlosti fotosyntézy (Subbarao et al. 2000).

4.3 Založení pokusu

Rostliny bramboru byly pěstovány v přirozeně řízených světelných podmínkách a za částečně řízených teplotních podmínek v demonstračních a pokusných sklenících katedry botaniky a fyziologie rostlin, FAPPZ ČZU v Praze. Teplota byla nastavena na 25 °C ve dne a 18 °C v noci. Rostliny byly pěstovány v nádobách o rozměrech 20 × 20 × 23 cm a kultivovány v zahradním profi-substrátu Gramoflor.

Gramoflor má upravenou půdní reakci a je obohacen o snadno přijatelné živiny v optimálním poměru pro zdravý růst rostlin. Vyznačuje se především vysokou vzdušností díky použití světlých a tmavých rašelin. Strukturní částice rašelin zajišťují dobré provzdušnění kořenů a tím lepší zakořeňování. Obsahuje jílové minerály, které poutají živiny a postupně je uvolňují rostlinám. Zvyšuje zadržování vody v substrátu a huminové kyseliny podporují růst kořenů. Gramoflor je vhodný pro rostliny vyžadující těžší substráty a vyšší hnojení (Okrasná školka Svrkyně s.r.o. 2020).

Dne 22. března 2019 bylo do každé z nádob vysázeno po 2 předklíčených hlízách brambor odrůdy Ranomi (Obrázek 11). Tyto nádoby s hlízami byly pravidelně zavlažovány vodou do doby aplikace stimulačních látek a prolinu. Pokus byl rozdělen do 5 variant po 14 opakování. Variantou první byla evidována kontrola (**K**), druhou variantou stres (**S**), třetí variantou aplikace stimulatoru Energen 3D PLUS (**SS**), čtvrtou variantou kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin (**SSP**) a varianta pátá s aplikací přípravku Prolin (**SP**).



Obrázek 11 – Vísadba předklíčených hlíz brambor odrůdy Ranomi (Autor)

Pokus byl zahájen 23. dubna 2019 ve fenologické fázi 40 podle BBCH, na počátku zakládání hlíz (Obrázek 12).

Fenologická fáze podle BBCH		
0	Hlíza nenakličena	18.02.2019
3	Konec vegetačního klidu: klíčky 2-3 mm	04.03.2019
8	Klíčky 10-15 mm; výsadba	22.03.2019
9	Vzcházení: klíčky na povrchu půdy	30.03.2019
10	Vývin prvních listů	01.04.2019
19	9 a více listů (max. 4 cm) na hlavním stonku vyvinuto	07.04.2019
21	1. bazální postranní výhon (max. 5 cm)	09.04.2019
31	Počátek zapojování porostu	16.04.2019
40	Počátek zakládání hlíz	23.04.2019
51	Viditelná první poupata (1-2 mm) z prvního květenství (hlavní stonky)	03.05.2019
60	První otevřené květy v porostu	10.05.2019
65	Plný květ: 50 % květů prvního květenství otevřeno	14.05.2019
70	Viditelné první bobule	-
81	Bobule zelené, semena světlá	-
91	Počátek žloutnutí natě	30.05.2019
93	Většina natě zbarvena žlutě	07.06.2019
95	50 % natě zbarveno hnědě	13.06.2019
99	Sklizeň	24.06.2019

Obrázek 12 – Stupnice vývojových a růstových stádií rostlin pro brambory (Autor)

Dne 23. dubna se mimo jiné aplikovaly přípravky stimulantu růstu a prolínu a označujeme je jako **0. den** (Obrázek 13). Varianta první byla evidována pod označením **K**, těchto 14 opakování bylo po celou dobu pravidelně zavlažováno vodou a vyvíjelo se bez aplikace Energen 3D PLUS nebo Prolinu.

Varianta druhá s názvem **S** byla bez aplikace jakéhokoliv z přípravků. **0. den** (fáze předstresová) dochází k vyvolání stresu (Obrázek 14) a po pár dnech nastává fáze dehydratace, která trvá až do **21. dne** (fáze stresu), kdy je provedena závlivka. **25. den** nastává fáze rehydratace, která trvá až do **45. dne** (fáze regenerace), kdy je pokus ukončen.

Do třetí varianty pod názvem **SS** bylo zahrnuto 14 opakování, na které byl **0. den** ve fázi předstresové aplikován přípravek Energen 3D PLUS. Stimulátor růstu se nechal působit a **4. den** (fáze předstresová) byl vyvolán stres z důvodu neprovedení závlivky. Dochází k fázi dehydratace a propuknutí stresu, který trvá až do **21. dne**, kdy je provedena závlivka. **25. den** nastává fáze rehydratace trvající až do posledního dne určeného pro náš výzkum, kterým je **den 45** (fáze regenerace).

Do čtvrté varianty pod názvem **SSP** bylo zařazeno 14 opakování, na které byla **0. den** (fáze předstresová) aplikována kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin. Kombinace přípravků se nechala působit a **4. den** (fáze předstresová) byl vyvolán stres z důvodu neprovedení závlivky. Dochází k fázi dehydratace a propuknutí stresu, který trvá až do **21. dne**,

kdy je provedena zálivka. **25. den** nastává fáze rehydratace trvající až do posledního dne určeného pro náš výzkum, kterým je **den 45** (fáze regenerace).

Na pátou variantu s názvem **SP** byl aplikován Prolin, který se nejprve nechal působit, aby **4. den** (fáze předstresová) od aplikace přípravku mohl být vyvolán stres vlivem neprovedené zálivky. Shodně jako u předešlých stresovaných variant dochází k fázi dehydratace a působení vypuknutého stresu. **21. den** (fáze stresu) od zahájení pokusu je provedena zálivka a pro 14 opakování této varianty nastává **25. den** fáze rehydratace, která trvá až do **45. dne** (fáze regenerace), kdy je pokus ukončen.

dny	varianty				
	K	S	SS	SSP	SP
0. den	zálivka	vyvolán stres	ENERGEN 3D PLUS	ENERGEN 3D PLUS + PROLIN	PROLIN
4. den	zálivka	dehydratace	vyvolán stres	vyvolán stres	vyvolán stres
11. den	zálivka	dehydratace	dehydratace	dehydratace	dehydratace
17. den	zálivka	dehydratace	dehydratace	dehydratace	dehydratace
21. den	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka	zálivka
25. den	zálivka	rehydratace	rehydratace	rehydratace	rehydratace
31. den	zálivka	rehydratace	rehydratace	rehydratace	rehydratace
39. den	zálivka	rehydratace	rehydratace	rehydratace	rehydratace
45. den	zálivka	rehydratace	rehydratace	rehydratace	rehydratace

Obrázek 13 – Průběh pokusu u všech variant v daném časovém horizontu (Autor)

dny	varianty				
	K	S	SS	SSP	SP
0. den	beze stresu	fáze předstresová	fáze předstresová	fáze předstresová	fáze předstresová
4. den	beze stresu	fáze stresu	fáze předstresová	fáze předstresová	fáze předstresová
11. den	beze stresu	fáze stresu	fáze stresu	fáze stresu	fáze stresu
17. den	beze stresu	fáze stresu	fáze stresu	fáze stresu	fáze stresu
21. den	beze stresu	fáze stresu	fáze stresu	fáze stresu	fáze stresu
25. den	beze stresu	fáze regenerace	fáze regenerace	fáze regenerace	fáze regenerace
31. den	beze stresu	fáze regenerace	fáze regenerace	fáze regenerace	fáze regenerace
39. den	beze stresu	fáze regenerace	fáze regenerace	fáze regenerace	fáze regenerace
45. den	beze stresu	fáze regenerace	fáze regenerace	fáze regenerace	fáze regenerace

Obrázek 14 – Momentální fáze rostlin bramboru u daných variant ve vyhrazených dnech (Autor)

4.4 Metodika měření

4.4.1 Měření výměny plynů

Rychlost čisté fotosyntézy (P_N), rychlost transpirace (E) a stomatální vodivost (g_s) byly určeny přímým měřením na plně expandovaném listu s využitím přenosného infračerveného analyzátoru plynů LCpro+ (ADC BioScientific Ltd. 2007). Parametry výměny plynů byly měřeny vždy v dopoledních hodinách (Obrázek 15). Každá varianta rostlin bramboru byla měřena ve třech opakováních, kdy měření každého ze vzorků trvalo 15 minut a v intervalu jedné minuty byly zaznamenávány sledované charakteristiky. Při měření výměny plynů byl stanoven ustálený stav uvnitř měřicí komory (Obrázek 15). V asimilační komůrce byla nastavena teplota 23 °C a ozáření 650 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ fotosynteticky aktivního záření (PAR).

Sledované charakteristiky byly stanoveny na základě následujících výpočtů:

- **Rychlost čisté fotosyntézy (P_N):** $P_N = u_s \Delta c$ [$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$], kdy Δc je rozdílem koncentrací CO_2 při vstupu a výstupu do měřicí komory [$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$] a u_s označuje průtok vzduchu na m^2 listové plochy [$\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$].

- **Rychlost transpirace (E):** $E = u_s \Delta W$ [$\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$], kdy ΔW je rozdílem koncentrací vodní páry [$\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$] a u_s označuje průtok vzduchu na m^2 listové plochy [$\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$].

- **Stomatální vodivost (g_s):** $g_s = 1/r_s$ [$\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$], kdy r_s označuje stomatální odpory.



Obrázek 15 – A. Měření výměny plynů za využití LCpro+, B. Detail měřicí komory LCpro+ (Autor)

4.4.2 Měření fluorescence chlorofylů

Maximální kvantový výtěžek PS II (F_v/F_m), základní fluorescence (F_0), maximální fluorescence (F_m) a variabilní fluorescence (F_v) byly zaznamenány přenosným fluorometrem

s technologií pulzní modulační ADC:OSI 1 FL (Opti-Sciences 2005) s excitačním impulzem 1 s (660 nm) a intenzitou nasycení $3\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ po 20 minutách temnostní adaptace plně expandovaného listu, za použití listových klipsů. Dle Soukupové & Roháčka (2005) byl maximální kvantový výtěžek PS II (F_V/F_M) vypočítán jako $F_V = F_M - F_0$. Měření zmíněných parametrů se uskutečnilo vždy po třech opakováních na všech variantách v každém termínu měření.

4.4.3 Stanovení obsahu fotosyntetických pigmentů

Stanovení obsahu chlorofylu v listech brambor probíhalo dvěma způsoby. První způsob měření probíhal přímo v pokusných sklenicích pomocí chlorofylmetru a druhý způsob měření probíhal dle Porry et al. (1989) v laboratoři katedry botaniky a fyziologie rostlin.

4.4.3.1 Stanovení obsahu chlorofylů pomocí Chlorofylmetru

První metoda stanovení obsahu chlorofylu v listech byla prováděna pomocí ručního chlorofylmetru Opti-Sciences CCM-200 plus. Přístrojem naměřené jednotky jsou uváděny v bezrozměrných jednotkách, pracovních nazvaných CCI. Velikost čidla pro měření CCI byla $0,71\ \text{cm}^2$ a výpočet CCI probíhal na základě absorbance měření při 660 a 940 nm. Přesnost přístroje CCM-200 plus byla $\pm 1,0$ CCI jednotky (Richardson et al. 2002). V každém termínu měření bylo provedeno 15 opakování na rostlinách daných variant, na kterých byla měřena také rychlost výměny plynů a fluorescence chlorofylů.

4.4.3.2 Stanovení chlorofylu v listu podle Porry et al. (1989)

Druhou metodou stanovení chlorofylu v listu byla metoda podle Porry et al. (1989). Obsah chlorofylu byl stanoven vždy ze 3 listů ze všech variant pocházejících z měřených rostlin.

Z každého listu byl korkovrtem vyseknut terčík o ploše $0,5\ \text{cm}^2$. Terčík byl vložen do zkumavky s 1 ml dimethylformamidu (DMF). Zkumavka byla přikryta parafilmem a černou látkou. Následně se přes noc nechala třepat v digestoři. Druhý den byl extrakt přelit do spektrofotometrických kyvet a změnila se absorbance při 480, 646,8, 663,8 a 710 nm.

- Rovnice pro výpočet chlorofylu a: $\text{Chl a} = 12,0 \cdot A_{663,8} - 3,11 \cdot A_{646,8}$
- Rovnice pro výpočet chlorofylu b: $\text{Chl b} = 20,78 \cdot A_{646,8} - 4,88 \cdot A_{663,8}$
- Rovnice pro výpočet celkového chlorofylu: $\text{Chl a+b} = 7,12 \cdot A_{663,8} + 17,67 \cdot A_{646,8}$
- Rovnice pro výpočet karotenoidů: $\text{Car}_{x+c} = (1000A_{480} - 1,12 \text{ Chl a} - 34,07 \text{ Chl b}) / 245$

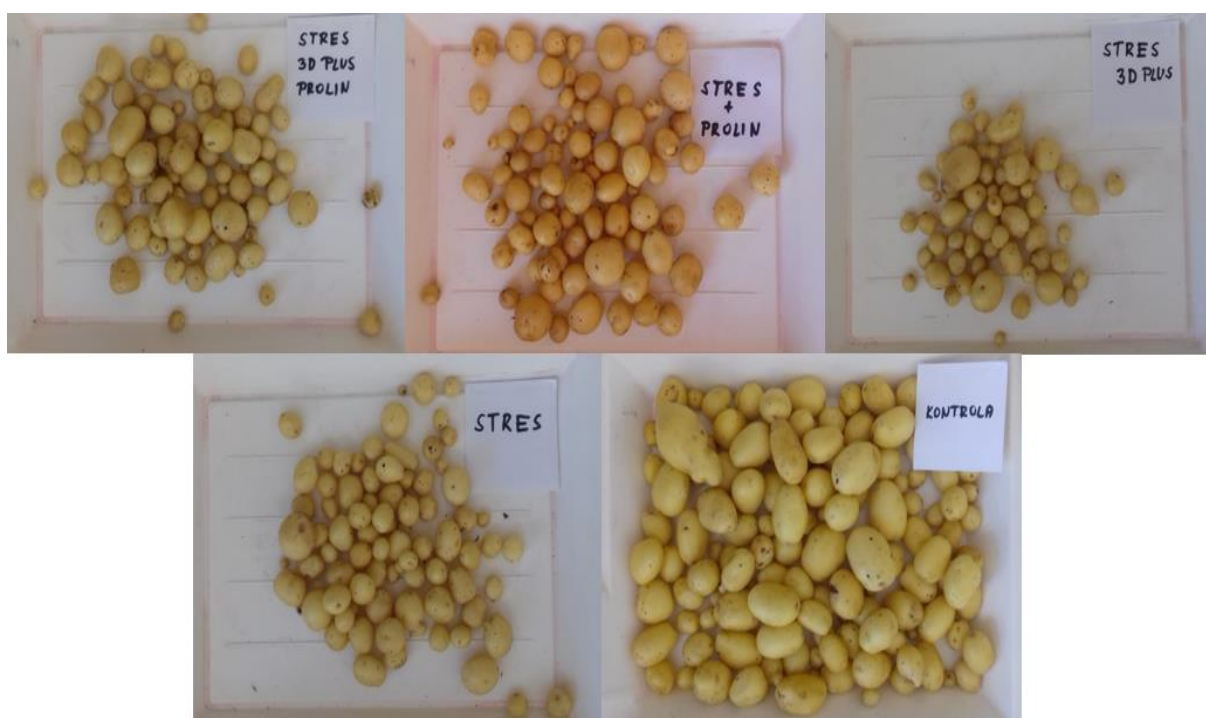
4.4.4 Stanovení obsahu prolinu

Metodika stanovení obsahu prolinu vychází z původní práce dle Bateše et al. (1973). Nejprve bylo odebráno 0,5 g listového pletiva bez středního žebra od každé zkoumané varianty. Vzorek byl rozmělněn v třecí misce spolu s 1 ml 3% kyseliny sulfosalicylové na jemnou kašičku. Po důkladném rozmělnění byl vzorek doplněn o další 4 ml 3% kyseliny sulfosalicylové

a směs byla tloučkem krátce promíchána. Následně byla vzniklá směs přefiltrována přes filtrační papír v trychtýřku do zkumavky. Z filtrátu byl odebrán 1 ml vzorku a smíchán s 1 ml koncentrované kyseliny octové a s 1 ml ninhydrinu. Tato reakční směs byla následně umístěna do vortexu k promíchání. Po 15 minutách třepání byla směs umístěna do vodní lázně o teplotě 80-90 °C na dobu 30 minut k inkubaci, poté se snížila na teplotu 40-50 °C. Po inkubaci ve vodní lázni byla směs prudce zchlazena v ledové vodě. Následně se přidaly 3 ml toluenu a důkladně se směs zamíchala, poté se počkalo přibližně 20 minut na oddělení fází. Po oddělení fází byla spektrofotometrem změřena absorbance horní vrstvy při 520 nm, kdy byl jako blank využíván čistý toluen.

4.4.5 Stanovení výnosu hlíz

Stanovení výnosu hlíz bylo hodnoceno podle průměrné hmotnosti hlíz 14 opakování u každé zkoumané varianty a uvedeno v gramech na 1 vzorek (**Graf 11**). Následně, na základě předpokládaného optimálního počtu rostlin na 1 ha pro velmi rané brambory, tedy 50000 rostlin na 1 ha (Pazdera et al. 2007), došlo k přepočtu na průměrný výnos hlíz [$t \cdot ha^{-1}$] u zkoumaných variant (**Graf 12**). Sklizeň hlíz proběhla 24. června 2019, tudíž po 94 dnech od výsadby (Obrázek 16).



Obrázek 16 – Sklizené hlízy zkoumaných variant s označením (Autor)

4.4.6 Zpracování výsledků

Výsledky byly zpracovány ve statistickém programu STATISTICA 12. Pro statistickou analýzu byla použita vícefaktorová analýza rozptylu (ANOVA) a LSD test. Získané výsledky jsou zpracovány na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.

5. Výsledky

Dne 22. března 2019 došlo k výsadbě hlíz brambor odrůdy Ranomi (Obrázek 11). Rostliny brambor byly pravidelně zavlažovány do 23. dubna 2019 ve fenologické fázi 40 podle BBCH, na počátku zakládání hlíz (Obrázek 12). V tento okamžik dochází k ukončení závlivky u stresovaných variant a k aplikaci stimulantu růstu Energen 3D PLUS a přípravku Prolin. Tímto dnem je pokus zahájen a označujeme jej jako **0. den**. Doba trvání experimentu se rovnala 45 dnům a pokus byl rozdělen do 5 variant (**K**, **S**, **SS**, **SSP**, **SP**), na kterých ve dnech měření byla zjišťována rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivost na základě gazometrických metod pomocí infračerveného analyzátoru plynů LCpro+. Parametry fluorescence chlorofylů byly stanoveny pomocí fluorometru OSI 1 FL. Obsah chlorofylu v listech byl sledován pomocí chlorofylmetru a také metodou podle Porry et al. (1989). Dále byl sledován obsah prolinu v listech dle Batese et al. (1973) a výnos rostlin byl hodnocen na základě hmotnosti hlíz daných variant po 94 dnech od výsadby. U těchto variant byl také hodnocen momentální stav porostu (*fáze předstresová*, *fáze stresu* a *fáze regenerace*), ve kterém se rostliny brambor nacházely při dnech vyhrazených pro měření fyziologických charakteristik (Obrázek 17).

5.1 Parametry výměny plynů

5.1.1 Rychlost fotosyntézy

Z **Grafu 1** lze vypočítat, že nejvyšší rychlost fotosyntézy byla naměřena **4. den** ve *fázi předstresové* u varianty **SP** s hodnotou $16,31 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Naopak nejnižší hodnota rychlosti fotosyntézy byla evidována **25. den** (*fáze regenerace*) u varianty **S** a činila $0,19 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Jednalo se o statisticky průkazný rozdíl mezi sledovanými variantami, kdy rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší naměřenou hodnotou rychlosti fotosyntézy byl $16,12 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Den 4. byla u varianty **SP** statisticky průkazně vyšší hodnota rychlosti fotosyntézy než u varianty **S**, **SS** nebo **SSP**. Ve *fázi dehydratace* (**11. den**) měly varianty **SP** a **SSP** statisticky průkazně vyšší rychlost fotosyntézy než varianta **S** nebo **SS**. **Den 17.** (*fáze dehydratace*) a **25.** (*fáze rehydratace*) byly u varianty **SSP** zaznamenány statisticky průkazně vyšší hodnoty rychlosti fotosyntézy oproti variantě **S**, **SP** nebo **SS**. **Den 31.** (*fáze rehydratace*) byla u varianty **SP** evidována statisticky průkazně vyšší rychlost fotosyntézy než varianty **SSP**, nikoliv však oproti variantě **S** nebo **SS**. **Den 39.** (*fáze rehydratace*) neměl působící stres vliv na rychlost fotosyntézy u stresovaných variant. Ve *fázi rehydratace* (**45. den**) měla varianta **SP** statisticky vyšší rychlost fotosyntézy než varianta **SS** nebo **SSP**, ve srovnání s variantou **S** se nejednalo o statisticky významný rozdíl (**Graf 1**).

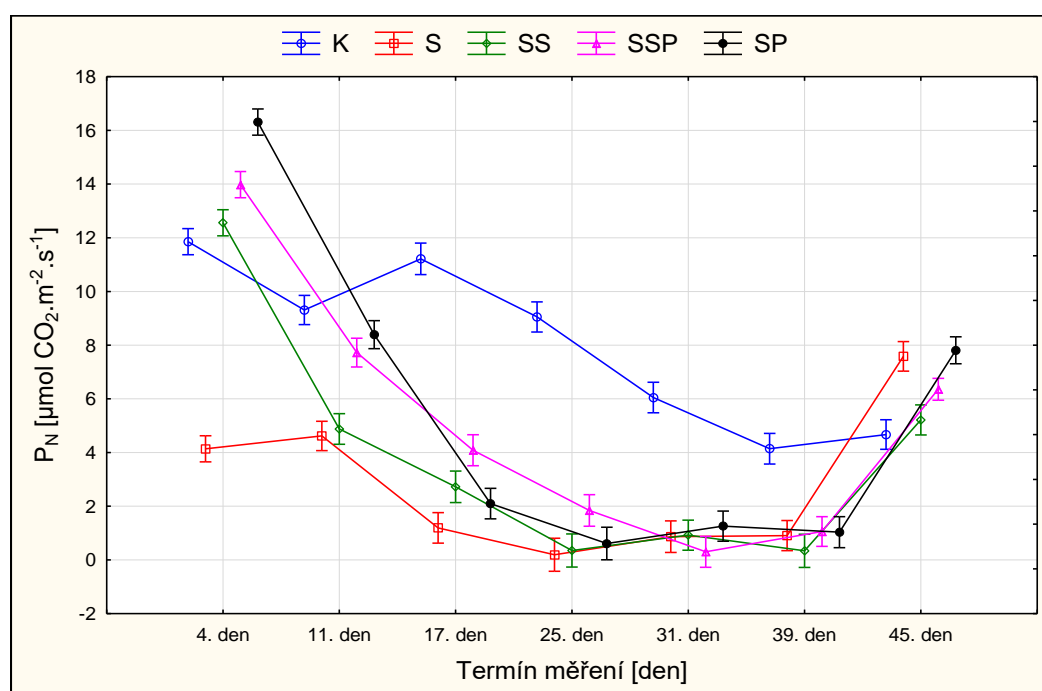
Jak je patrné z **Grafu 1**, varianta **K** dosáhla nejvyšší rychlosti fotosyntézy **4. den** ($11,86 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a nejnižší hodnota byla naměřena **39. den** ($4,14 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). U varianty **K** dochází od **17. do 39. dne** ke statisticky průkaznému snížení rychlosti fotosyntézy, kdy rozdíl hodnot byl $7,07 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Varianta **S** dosahovala po většinu experimentu nejnižších hodnot rychlosti fotosyntézy, výjimkou byl **31. a 39. den** experimentu ve *fázi regenerace*. **Den 31.** byla varianta **S** o 0,57 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ vyšší než varianta **SSP** a **den 39.** byla varianta **SS** o 62,64 % nižší než varianta **S**, nejednalo se však o statisticky průkazné rozdíly hodnot rychlosti fotosyntézy mezi sledovanými variantami. Nejvyšší hodnota rychlosti fotosyntézy u varianty **S** byla naměřena **45. den** ve *fázi rehydratace* ($7,58 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), jak je doloženo v **Grafu 1**.

U varianty **SS**, s aplikací přípravku Energen 3D PLUS, byla nejvyšší průměrná hodnota rychlosti fotosyntézy získána **4. den** ve *fázi předstresové* ($12,56 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), od tohoto měření docházelo ke statisticky průkaznému snížení rychlosti fotosyntézy až do **25. dne** (*fáze regenerace*), kdy rozdíl hodnot činil $12,21 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Následně dochází k opětovnému navýšení hodnot rychlosti fotosyntézy (**45. den**, *fáze rehydratace*) na $5,22 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**Graf 1**).

Z **Grafu 1** vyplývá, že fáze působícího stresu měla vliv na statisticky průkazné rozdíly mezi nejvyšší (**4. den**, *fáze předstresová*) a nejnižší (**31. den**, *fáze regenerace*) naměřenou hodnotou rychlosti fotosyntézy varianty **SSP**, kdy rozdíl hodnot byl $13,68 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Nejvyšší průměrná hodnota rychlosti fotosyntézy u varianty **SSP** byla $13,98 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ve **4. den** pokusu, o 17,88 % vyšší hodnota oproti variantě **K**, aplikace kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin měla zvyšující vliv na statisticky průkazné rozdíly hodnot rychlosti fotosyntézy mezi sledovanými variantami.

Graf 1 uvádí, že rychlost fotosyntézy byla nejnižší **25. den** (*fáze regenerace*, $0,61 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) a nejvyšší **4. den** pokusu (*fáze předstresová*, $16,31 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) u varianty **SP**, fáze působícího stresu měla vliv na statisticky průkazné rozdíly rychlosti fotosyntézy. **Den 45.** (*fáze rehydratace*) dochází u varianty **SP** ke statisticky průkaznému navýšení oproti předešlému měření (**39. den**), hodnota rychlosti fotosyntézy byla $7,81 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a dosahovala nejvyšší hodnoty v rámci všech zkoumaných variant ve vyhrazený den pro měření.



Graf 1 – Změny rychlosti fotosyntézy (P_N) v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

5.1.2 Rychlost transpirace

Nejvyšší rychlost transpirace byla naměřena **4. den** ve *fázi předstresové* u varianty **SP**, kde byl aplikován přípravek Prolin a hodnota činila $1,71 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, jak lze vypožorovat z **Grafu 2**. Na druhé straně byla nejnižší hodnota rychlosti transpirace naměřena u varianty **SSP** ve *fázi rehydratace* **31. den** pokusu ($0,08 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Mezi sledovanými variantami se jednalo o statisticky průkazný rozdíl hodnot rychlosti transpirace.

Den 4. měly varianty **SP** a **SSP** statisticky průkazně vyšší hodnoty rychlosti transpirace než varianta **S** nebo **SS**. Ve *fázi dehydratace* (**11. den**) byla u varianty **SP** zaznamenána statisticky průkazně vyšší hodnota rychlosti transpirace než u varianty **S**, **SS** nebo **SSP**. **Den 17.** (*fáze dehydratace*) a **25.** (*fáze rehydratace*) měla varianta **SSP** statisticky průkazně vyšší hodnoty rychlosti transpirace oproti variantě **S**, **SP** nebo **SS**. **Den 31.** (*fáze rehydratace*) byla u varianty **SP** evidována statisticky průkazně vyšší rychlost transpirace než varianty **SSP**, nikoliv však oproti variantě **S** nebo **SS**. **Den 39.** (*fáze rehydratace*) neměl působící stres vliv na rychlost transpirace u stresovaných variant. **Den 45.** (*fáze rehydratace*) byla u varianty **S** statisticky průkazně vyšší rychlost transpirace než u varianty **SS**, **SSP** nebo **SP** (**Graf 2**).

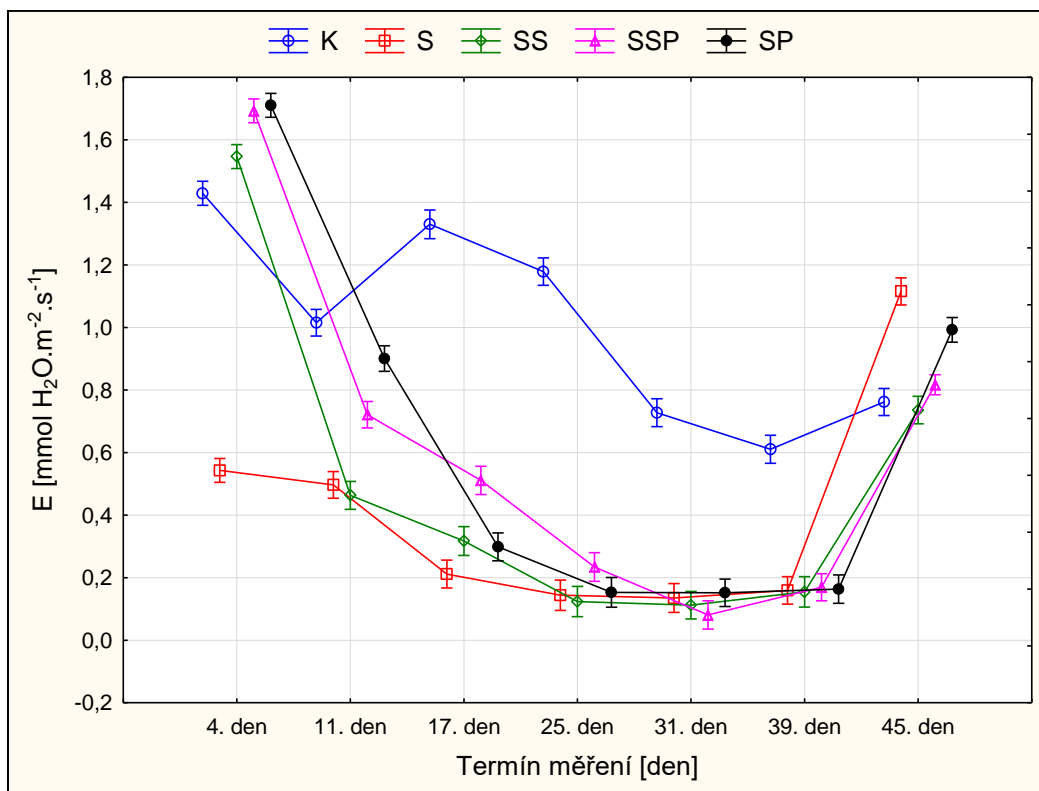
Z **Grafu 2** je patrné, že varianta **K** dosahovala po většinu výzkumu ve vyhrazených dnech pro měření nejvyšších hodnot rychlosti transpirace. Nestalo se tak pouze **4. den** (*fáze předstresová*), kdy varianta **SP** byla o 19,58 % vyšší a **45. den**, kdy varianta **S** ve *fázi rehydratace* dosahovalo o $0,36 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ vyšší hodnoty oproti variantě **K**, mezi sledovanými variantami byly statisticky průkazné rozdíly hodnot rychlosti transpirace.

Jak je doloženo v **Grafu 2**, varianta **S** měla sestupnou tendenci hodnot rychlosti transpirace po celý průběh experimentu, než **45. den** ve *fázi rehydratace* dochází k navýšení na $1,12 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Rozdíl mezi nejvyšší (**45. den**) a nejnižší (**31. den**) naměřenou hodnotou rychlosti transpirace byl $0,98 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, fáze působícího stresu měla statisticky průkazný zvyšující vliv na hodnotu rychlosti transpirace varianty **S**.

Varianta **SS**, s aplikací přípravku Energen 3D PLUS, dosahovala statisticky průkazně nejvýraznějšího snížení průměrných hodnot rychlosti transpirace od **4.** ($1,55 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) do **31. dne** ($0,11 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). **Den 45.** (*fáze rehydratace*) docílila varianta **SS** opětovného navýšení, kdy rozdíl hodnot oproti variantě **K** činil $0,02 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ a mezi zmiňovanými variantami nebyly statisticky průkazné rozdíly hodnot rychlosti transpirace (**Graf 2**).

Graf 2 uvádí, že nejvyšší průměrná rychlost transpirace varianty **SSP** (**4. den**, $1,69 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) byla ve srovnání s variantou **K** o 18,18 % vyšší, aplikovaná kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin měla statisticky průkazně zvyšující vliv na rychlost transpirace. Rozdíl mezi nejvyšší (**4. den** ve *fázi předstresové*) a nejnižší (**31. den** ve *fázi regenerace*) hodnotou rychlosti transpirace varianty **SSP** byl $1,61 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, fáze působícího stresu měla statisticky průkazný snižující vliv na hodnoty rychlosti transpirace.

Z **Grafu 2** lze vypožorovat statisticky neprůkazných rozdílů rychlosti transpirace varianty **SP** od **25.** ($0,15 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) do **39. dne** pokusu ($0,16 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Nejnižší hodnota rychlosti transpirace varianty **SP** byla zaznamenána **31. den** ve *fázi rehydratace*, oproti variantě **K** o $0,58 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ nižší průměrné hodnoty, aplikace přípravku Prolin statisticky průkazně snižovala hodnotu rychlosti transpirace.



Graf 2 – Změny rychlosti transpirace (E) v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

5.1.3 Stomatální vodivost

Graf 3 poukazuje na variantu **SS**, s aplikací stimulatoru růstu Energen 3D PLUS, u které byla **4. den** (fáze předstresová) od zahájení pokusu naměřena nejvyšší průměrná hodnota stomatální vodivosti v rámci celého experimentu. Naopak nejnižší hodnota stomatální vodivosti byla evidována **31. den** u varianty **SSP** a činila $0,002 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Rozdíl mezi zmiňovanými variantami byl $0,158 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, jednalo se o statisticky průkazné rozdíly hodnot stomatální vodivosti.

Den 4. měly varianty **SS**, **SSP** a **SP** statisticky průkazně vyšší hodnoty stomatální vodivosti než varianta **S**. Ve fázi dehydratace (**11. den**) byly u varianty **SP** a **SSP** zaznamenány statisticky průkazně vyšší hodnoty stomatální vodivosti než u varianty **S** a **SS**. **Den 17.** (fáze dehydratace) měla varianta **SSP** statisticky průkazně vyšší hodnoty stomatální vodivosti než varianty **S**, **SP** nebo **SS**. **Den 25.**, **31.** a **39.** ve fázi rehydratace neměl působící stres vliv na stomatální vodivost u stresovaných variant. **Den 45.** (fáze rehydratace) byl evidován u varianty **S** statisticky průkazně vyšší obsah stomatální vodivosti než u varianty **SP**, **SSP** a **SS** (**Graf 3**).

Z **Grafu 3** je možné vypočítat u varianty s označením **K**, že **4. den** byla její hodnota stomatální vodivosti o 12,5 % nižší než varianty **SS** a **den 45.** o 46,59 % nižší než varianty **S**, mezi sledovanými variantami byly ve vyhrazených dnech pro měření prokázány statisticky průkazné rozdíly hodnot stomatální vodivosti. Ve všech ostatních dnech vyhrazených pro měření (**11.**, **17.**, **25.**, **31.**, **39.**) však byly statisticky průkazně nejvyšší hodnoty stomatální vodivosti naměřeny právě u varianty **K**.

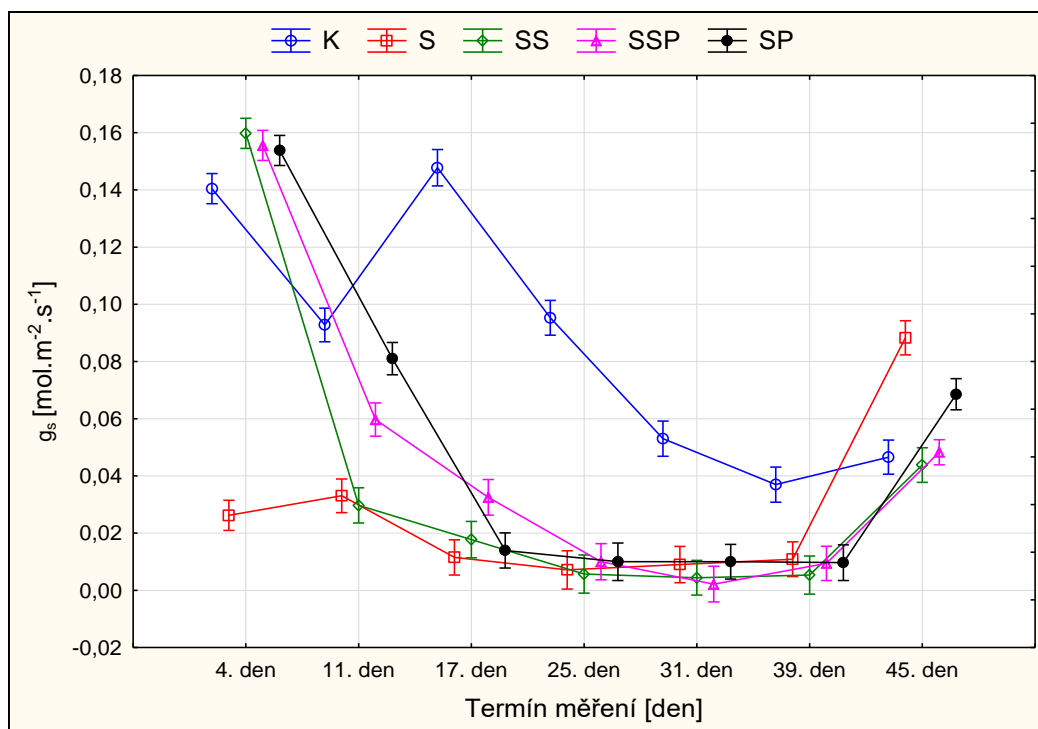
Jak je patrné z **Grafu 3**, varianta **S** dosahovala od **4.** do **39. dne** pokusu mírného kolísání průměrných hodnot stomatální vodivosti, kdy rozdíl mezi nejvyšší (**11. den**, fáze stresu)

a nejnižší (**25. den, fáze regenerace**) naměřenou hodnotou v tomto období činil $0,026 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, fáze působícího stresu měla snižující vliv na statisticky průkazné rozdíly stomatální vodivosti. Poslední den experimentu, tedy **45. (fáze rehydratace)** dochází u varianty **S** k navýšení hodnoty stomatální vodivosti na $0,088 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

U varianty **SS** dochází od **4. (0,160 $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, fáze předstresová)** do **31. dne (0,004 $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, fáze regenerace)** ke statisticky průkaznému snížení hodnot stomatální vodivosti na základě fáze působícího stresu. Opětovné navýšení průměrné hodnoty stomatální vodivosti varianty **SS** nastává ve fázi rehydratace **39. (0,005 $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)** a **45. den** experimentu ($0,044 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), jak je doloženo v **Grafu 3**.

Varianta **SSP**, s aplikací kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin, dosahovala statisticky průkazného snížení hodnot stomatální vodivosti dle fáze působícího stresu v období od **4. (fáze předstresová)** do **31. dne** pokusu (*fáze regenerace*), kdy rozdíl hodnot byl $0,154 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. **Den 39.** ($0,009 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) a **45. (0,048 $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)** ve fázi rehydratace dochází ke zpětnému navýšení hodnot stomatální vodivosti varianty **SSP (Graf 3)**.

Z **Grafu 3** vyplývá, že u varianty **SP** dochází ke statisticky průkaznému snížení stomatální vodivosti z $0,154 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (**4. den, fáze předstresová**) na $0,010 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (**39. den, fáze regenerace**), fáze působícího stresu měla vliv na změny stomatální vodivosti. U varianty **SP** od **17. (fáze stresu)** do **39. dne** pokusu (*fáze regenerace*) nebyly statisticky průkazné rozdíly stomatální vodivosti, fáze působícího stresu neměla vliv na hodnoty stomatální vodivosti. U varianty **SP** nastává **45. den (fáze rehydratace)** opětovné navýšení průměrné hodnoty stomatální vodivosti, o 46,81 % vyšší hodnotu ve srovnání s variantou **K**, aplikace přípravku Prolin měla statisticky průkazný zvyšující vliv na rozdíly hodnot stomatální vodivosti mezi sledovanými variantami.



Graf 3 – Změny stomatální vodivosti (g_s) v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

5.2 Fluorescence chlorofylů

Graf 4 dokládá, že nejvyšší maximální kvantový výtěžek PS II, na základě poměru F_v/F_M , byl naměřen **11. den** pokusu (*fáze stresu*, 0,850) u varianty s aplikací přípravku Energen 3D PLUS (**SS**). Naopak nejnižší poměr F_v/F_M byl zaznamenán **45. den** (*fáze regenerace*) u varianty **S**, ve srovnání se zmiňovanou nejvyšší hodnotou byla o 19,88 % nižší, jednalo se o statisticky průkazný rozdíl maximálního kvantového výtěžku PS II.

Den 4. (*fáze předstresová*) a **45.** (*fáze regenerace*) byl u varianty **SSP** zaznamenán statisticky průkazně vyšší maximální kvantový výtěžek PS II než u varianty **S**, **SP** nebo **SS**. Ve *fázi dehydratace* (**11. den**) měla varianta **SS** statisticky průkazně vyšší poměr F_v/F_M než varianty **SSP** a **SP**, nikoliv však oproti variantě **S**. **Den 17.** (*fáze dehydratace*), **25.** a **31.** (*fáze rehydratace*) neměl působící stres vliv na poměr F_v/F_M u stresovaných variant. **Den 39.** (*fáze rehydratace*) byl evidován u variant **SP** a **S** statisticky průkazně vyšší maximální kvantový výtěžek PS II oproti variantě **SS**, ve srovnání s variantou **SSP** se však nejednalo o statisticky průkazný rozdíl (**Graf 4**).

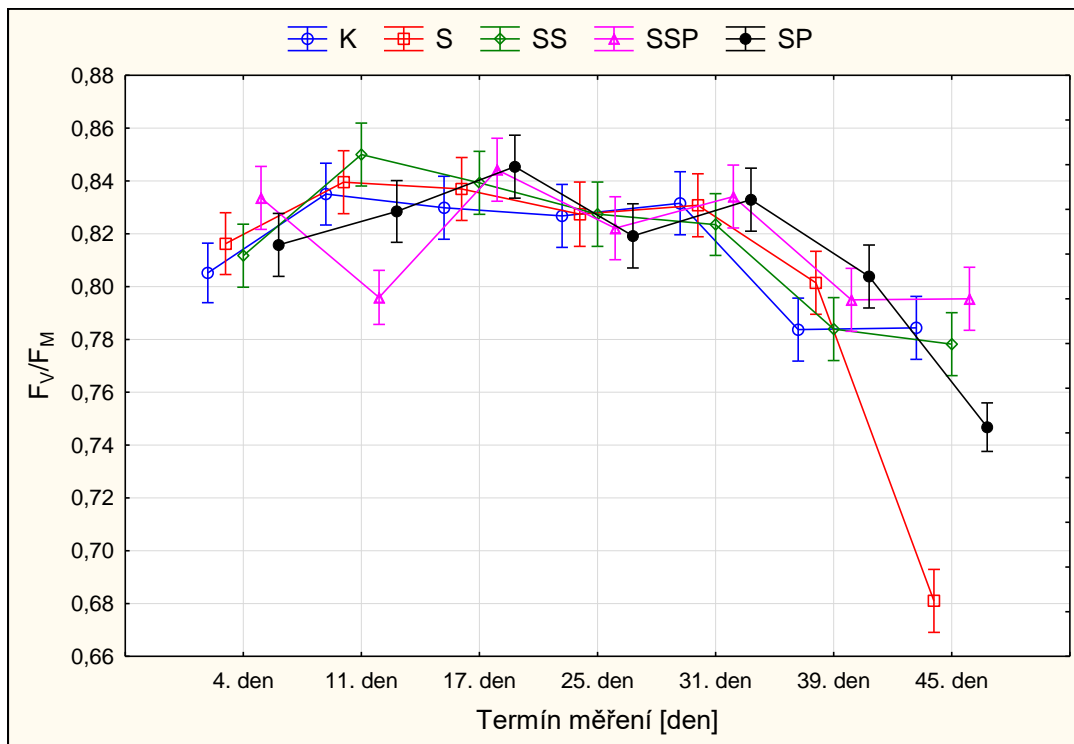
Jak je patrné z **Grafu 4**, varianta **K** dosahovala statisticky průkazné zvyšující tendence hodnot od **4.** (0,805) do **31. dne** experimentu (0,832). V období od **11.** do **31. dne** pokusu nebyly zaznamenány statisticky průkazné rozdíly maximálního kvantového výtěžku PS II, avšak **39. den** dochází u varianty **K** ke statisticky průkaznému snížení o 5,77 % oproti **31. dnu** pokusu.

U varianty **S** se poměr F_v/F_M od **4.** (*fáze dehydratace*) do **39. dne** pokusu (*fáze rehydratace*) pohyboval v intervalu 0,801 až 0,840. **Den 45.** (*fáze regenerace*) dochází u varianty **S** k naměření nejnižšího maximálního kvantového výtěžku PS II, ve srovnání s variantou **K** byl statisticky průkazně rozdílný a o 13,14 % nižší (**Graf 4**).

Od **4.** (*fáze předstresová*) do **11. dne** pokusu (*fáze stresu*) měl maximální kvantový výtěžek PS II u varianty **SS** statisticky průkazně zvyšující trend, naopak od **11.** do **45. dne** pokusu (*fáze regenerace*) dochází ke statisticky průkazné snižující tendenci hodnot, fáze působícího stresu měla vliv na poměr F_v/F_M . Nejnižší poměr F_v/F_M byl u varianty **SS** naměřen **45. den** pokusu, o 0,006 nižší oproti variantě **K**, nejednalo se však o statisticky průkazný rozdíl u zkoumaných variant, jak je doloženo v **Grafu 4**.

Graf 4 poukazuje na variantu **SSP**, u které byl po celou dobu pokusu střídán pokles a nárůst maximálního kvantového výtěžku PS II, z 0,834 (**4. den**, *fáze předstresová*) na konečnou hodnotu 0,795 (**45. den**, *fáze regenerace*). Rozdíl mezi nejvyšším (**17. den**, *fáze dehydratace*) a nejnižším (**39. den**, *fáze rehydratace*) maximálním kvantovým výtěžkem PS II varianty **SSP**, na základě poměru F_v/F_M , byl roven hodnotě 0,049 a fáze působícího stresu měla statisticky průkazný snižující vliv na poměr F_v/F_M .

Z **Grafu 4** lze vypožorovat, že u varianty **SP** byl po dobu pokusu střídán nárůst s poklesem maximálního kvantového výtěžku PS II, z 0,816 (**4. den**) na konečných 0,747 (**45. den**). **Den 17.** (*fáze dehydratace*) byl naměřen nejvyšší maximální kvantový výtěžek PS II varianty **SP**, která byla ve srovnání s variantou **K** o 1,81 % vyšší, nejednalo se však o statisticky průkazné rozdíly poměru F_v/F_M mezi sledovanými variantami. Nejnižší maximální kvantový výtěžek PS II byl u varianty s aplikací přípravku Prolin (**SP**) naměřen **45. den** pokusu (*fáze regenerace*), o 4,72 % nižší oproti variantě **K**, aplikace přípravku Prolin měla statisticky průkazný snižující vliv na poměr F_v/F_M .



Graf 4 – Změny poměru F_v/F_M v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

5.3 Stanovení obsahu fotosyntetických pigmentů

5.3.1 Stanovení obsahu chlorofylů pomocí Chlorofylmetru

V **Grafu 5** je znázorněn průběh změny obsahu chlorofylů stanovených chlorofylmetrem v listech sledovaných rostlin, kdy nejvyšší obsah chlorofylů v rámci celého experimentu byl evidován u varianty **SS** ve *fázi rehydratace* (**25. den**, 50,81 CCI). Naopak nejnižší obsah chlorofylů celého pokusu byl naměřen **39. den** (9,50 CCI) u varianty **K**. Mezi sledovanými variantami byl statisticky průkazný rozdíl obsahu chlorofylů.

Den 4. byl u varianty **S** evidován statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů než u varianty **SSP**, nikoliv však ve srovnání s variantou **SP** nebo **SS**. Ve *fázi dehydratace* (**11. den**) měla varianta **SS** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů v listech než varianty **SP**, **SSP** nebo **S**. **Den 17.** (*fáze dehydratace*) byl u variant **SS** a **SSP** zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů než u varianty **S**, ve srovnání s variantou **SP** se však nejednalo o statisticky průkazný rozdíl. Varianty **SS** a **SSP** měly **25. den** pokusu (*fáze rehydratace*) statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů než varianty **SP** a **S**. **Den 31., 39. a 45.** (*fáze rehydratace*) měly varianty **SSP**, **SP** a **SS** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů než varianta **S** (**Graf 5**).

Varianta **K** dosahovala po většinu experimentu nejnižšího obsahu chlorofylů ve svých rostlinách. Výjimkou byl **4. den**, kdy varianta **K** byla o 18,68 % vyšší než varianta **SSP** a **den 11.**, kdy varianta **S** byla o 16,71 % nižší než varianta **K**, nejednalo se však o statisticky

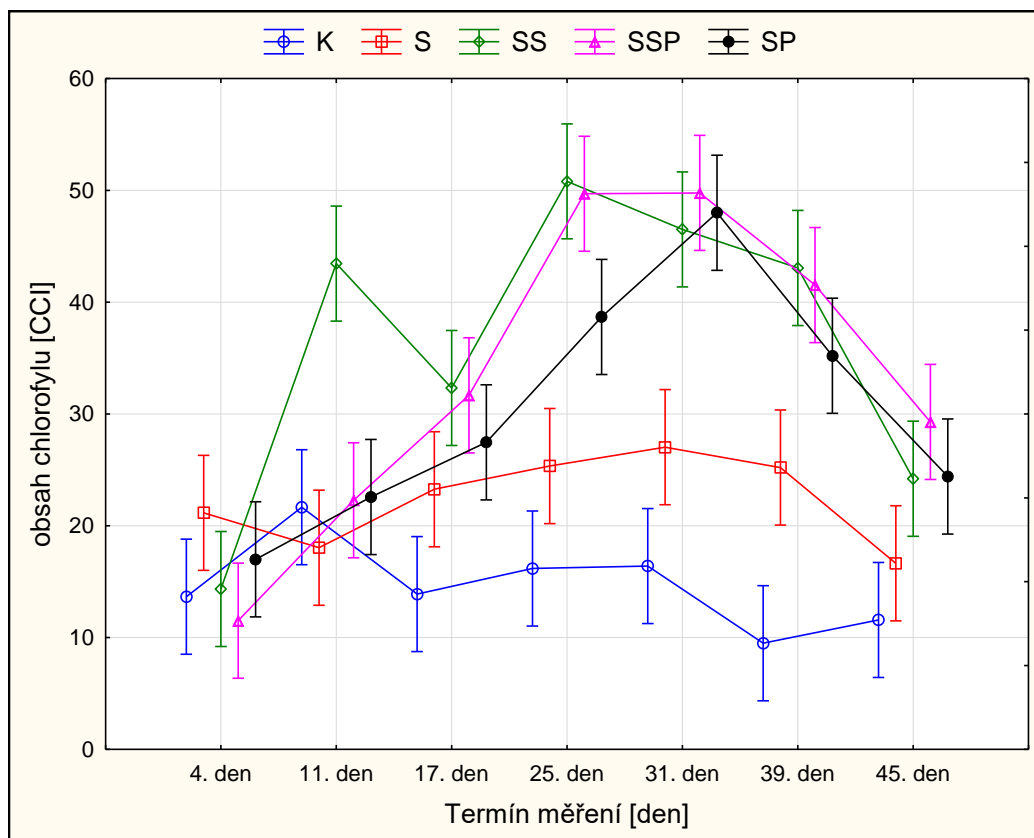
průkazné rozdíly obsahu chlorofylů ve vyhrazených dnech mezi sledovanými variantami (**Graf 5**).

Jak je patrné z **Grafu 5**, obsah chlorofylů pozorovaných rostlin varianty **S** se pohyboval v rozmezí od 16,64 CCI do 27,03 CCI. Nejvyšší obsah chlorofylů u varianty **S** byl naměřen **31. den** pokusu (*fáze rehydratace*), ve srovnání s variantou **K** byl statisticky průkazně rozdílný a o 64,82 % vyšší.

Graf 5 poukazuje na variantu **SS**, která po většinu dní vyhrazených pro měření (**11.**, **17.**, **25.** a **39. den**) dosahovala nejvyššího obsahu chlorofylů. U varianty **SS** byl zaznamenán v dalších dnech vyhrazených pro měření o 183,60 % vyšší (**31. den**) a o 109,07 % vyšší (**45. den**) obsah chlorofylů oproti variantě **K**, aplikace přípravku Energen 3D PLUS měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah chlorofylů u zkoumaných variant.

Varianta **SSP**, s aplikací kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin, dosahovala statisticky průkazného zvyšujícího se obsahu chlorofylů dle fáze působícího stresu v období od **4. (fáze předstresová)** do **31. dne** pokusu (*fáze regenerace*), rozdíl obsahu chlorofylů činil 332,41 % (**Graf 5**). Následně však ve *fázi rehydratace* dochází u varianty **SSP** ke statisticky průkaznému snížení obsahu chlorofylů z 49,77 CCI (**31. den**) na 29,29 CCI (**45. den**).

Z **Grafu 5** vyplývá, že u varianty **SP** nastává obdobný trend jako u varianty **SSP**, dochází ke statisticky průkaznému zvýšení obsahu chlorofylů na základě fáze působícího stresu, ze 17,00 CCI (**4. den, fáze předstresová**) na 48,00 CCI (**31. den, fáze regenerace**). **Den 39. (fáze rehydratace)** nastává u varianty **SP** snížení obsahu chlorofylů, avšak o 25,71 CCI vyšší obsah chlorofylů oproti variantě **K**, aplikace přípravku Prolin měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah chlorofylů mezi sledovanými variantami.



Graf 5 – Změny obsahu chlorofylu [CCI] v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

5.3.2 Stanovení chlorofylu v listu podle Porry et al. (1989)

Průběh změny obsahu chlorofylu \underline{a} v listech sledovaných rostlin je zachycen v **Grafu 6**, z kterého vyplývá, že nejnižší obsah chlorofylu \underline{a} celého pokusu byl naměřen **39. den** u varianty **K**. Naopak nejvyšší obsah chlorofylu \underline{a} byl evidován u varianty **SS** ve fázi *dehydratace* (**17. den**, 269,28 mg.m⁻²). Rozdíl mezi zmiňovanými variantami byl 150,81 mg.m⁻², jednalo se o statisticky průkazné rozdíly obsahu chlorofylu \underline{a} .

Den 4., 11., 25. a 39. neměl působící stres vliv na obsah chlorofylu \underline{a} u stresovaných variant. **Den 17.** (*fáze dehydratace*) byl u varianty **SS** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu \underline{a} než u varianty **SSP, SP** nebo **S**. Ve fázi *rehydratace* (**31. den**) měly varianty **SP, SS** a **SSP** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu \underline{a} v listech než varianta **S**. **Den 45.** (*fáze rehydratace*) byl zaznamenán u varianty **SSP, S** a **SS** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu \underline{a} než u varianty **SP** (**Graf 6**).

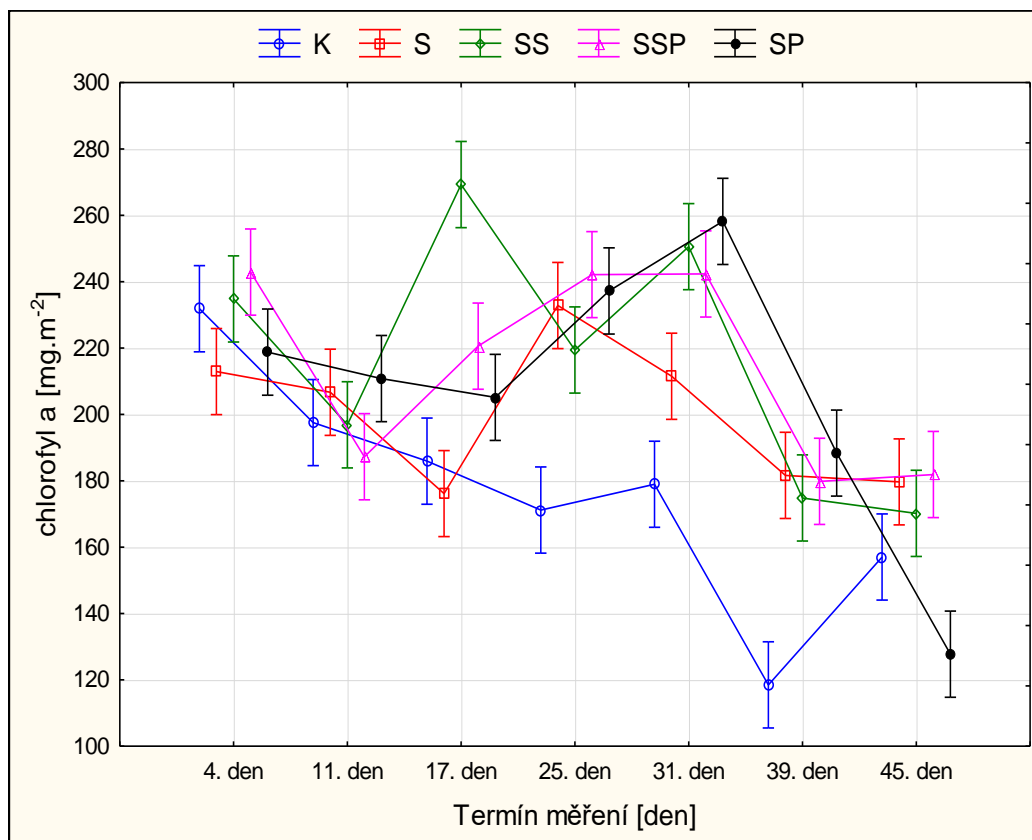
Jak je patrné z **Grafu 6**, varianta **K** měla statisticky průkazný snižující trend obsahu chlorofylu \underline{a} od **4.** (231,85 mg.m⁻²) do **39. dne** pokusu (118,47 mg.m⁻²). U varianty **K** dochází **45. den** ke statisticky průkaznému zvýšení obsahu chlorofylu \underline{a} v listech o 32,53 % oproti **39. dnu** pokusu.

Graf 6 dokládá, že obsah chlorofylu \underline{a} se u varianty **S** pohyboval v rozmezí od 176,13 mg.m⁻² (**17. den, fáze dehydratace**) do 232,83 mg.m⁻² (**25. den, fáze rehydratace**). Nejnižší obsah chlorofylu \underline{a} varianty **S** (**17. den**) byl o 5,27 % nižší ve srovnání s variantou **K**, nejednalo se však o statisticky průkazný rozdíl obsahu chlorofylu \underline{a} mezi sledovanými variantami.

U varianty **SS** byl rozdíl mezi nejvyšším (**17. den, fáze stresu**) a nejnižším (**45. den, fáze regenerace**) obsahem chlorofylu \underline{a} 99,12 mg.m⁻², fáze působícího stresu měla statisticky průkazný snižující vliv na obsah chlorofylu \underline{a} . Nejnižší obsah chlorofylu \underline{a} varianty **SS** (**45. den, fáze rehydratace**) byl oproti variantě **K** o 8,38 % vyšší, avšak aplikace přípravku Energen 3D PLUS neměla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah chlorofylu \underline{a} u zkoumaných variant (**Graf 6**).

Den 4. (*fáze předstresová*) byl u varianty **SSP** naměřen nejvyšší obsah chlorofylu \underline{a} v rámci varianty i celého pokusu pro tento vyhrazený den, vyšší obsah chlorofylu \underline{a} o 4,77 % ve srovnání s variantou **K**, aplikace kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin však neměla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah chlorofylu \underline{a} mezi sledovanými variantami. Rozdíl mezi nejvyšším (**4. den, fáze předstresová**) a nejnižším (**39. den, fáze regenerace**) obsahem chlorofylu \underline{a} varianty **SSP** byl 63,09 mg.m⁻², fáze působícího stresu měla statisticky průkazný snižující vliv na obsah chlorofylu \underline{a} (**Graf 6**).

Z **Grafu 6** lze vypožorovat, že u varianty **SP** se obsah chlorofylu \underline{a} pohyboval od 127,75 mg.m⁻² do 258,18 mg.m⁻². **Den 45.** (*fáze regenerace*) byl naměřen nejnižší obsah chlorofylu \underline{a} varianty **SP**, o 18,64 % nižší oproti variantě **K**, aplikace přípravku Prolin však neměla statisticky průkazný snižující vliv na rozdíl obsahu chlorofylu \underline{a} mezi sledovanými variantami.



Graf 6 – Změny obsahu chlorofylu a v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

V **Grafu 7** je zachycen průběh změny obsahu chlorofylu b v listech sledovaných rostlin, kdy nejvyšší obsah chlorofylu b celého pokusu byl naměřen **17. den** (fáze *dehydratace*, 154,65 mg.m⁻²) u varianty **SS**. Naopak nejnižší obsah chlorofylu b byl zaznamenán **39. den** pokusu u varianty **K**, obsah chlorofylu b byl o 70,43 % nižší ve srovnání se zmíněnou variantou **SS**. Mezi sledovanými variantami byl statisticky průkazný rozdíl obsahu chlorofylu b.

Den 11. (fáze *dehydratace*) a **25.** (fáze *rehydratace*) neměl působící stres vliv na obsah chlorofylu b u stresovaných variant. **Den 4.** (fáze *předstresová*) byl u varianty **SS** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu b než u varianty **SP** nebo **S**, nikoliv však ve srovnání s variantou **SSP**. **Den 17.** (fáze *dehydratace*) byl u varianty **SS** zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu b než u varianty **SSP**, **SP** nebo **S**. Ve fázi *rehydratace* (**31. den**) měla varianta **SS** statisticky průkazný vyšší obsah chlorofylu b než varianta **S**, nikoliv však oproti variantě **SP** nebo **SSP**. Ve fázi *rehydratace* (**39. den**) měla varianta **S** statisticky průkazný vyšší obsah chlorofylu b než varianta **SS**, ve srovnání s variantami **SP** a **SSP** se však nejednalo o statisticky průkazný rozdíl. **Den 45.** (fáze *rehydratace*) byl evidován u varianty **SSP** statisticky průkazný vyšší obsah chlorofylu b než u varianty **SS**, **S** nebo **SP** (**Graf 7**).

Varianta **K** dosahovala po většinu pokusu nižšího obsahu chlorofylu b ve svých rostlinách. U varianty **K** byl dokonce **25.** (63,80 mg.m⁻²), **31.** (61,89 mg.m⁻²) a **39. den** (45,73 mg.m⁻²) zaznamenán statisticky průkazně nejnižší obsah chlorofylu b v rámci všech variant ve vyhrazený den pro měření (**Graf 7**).

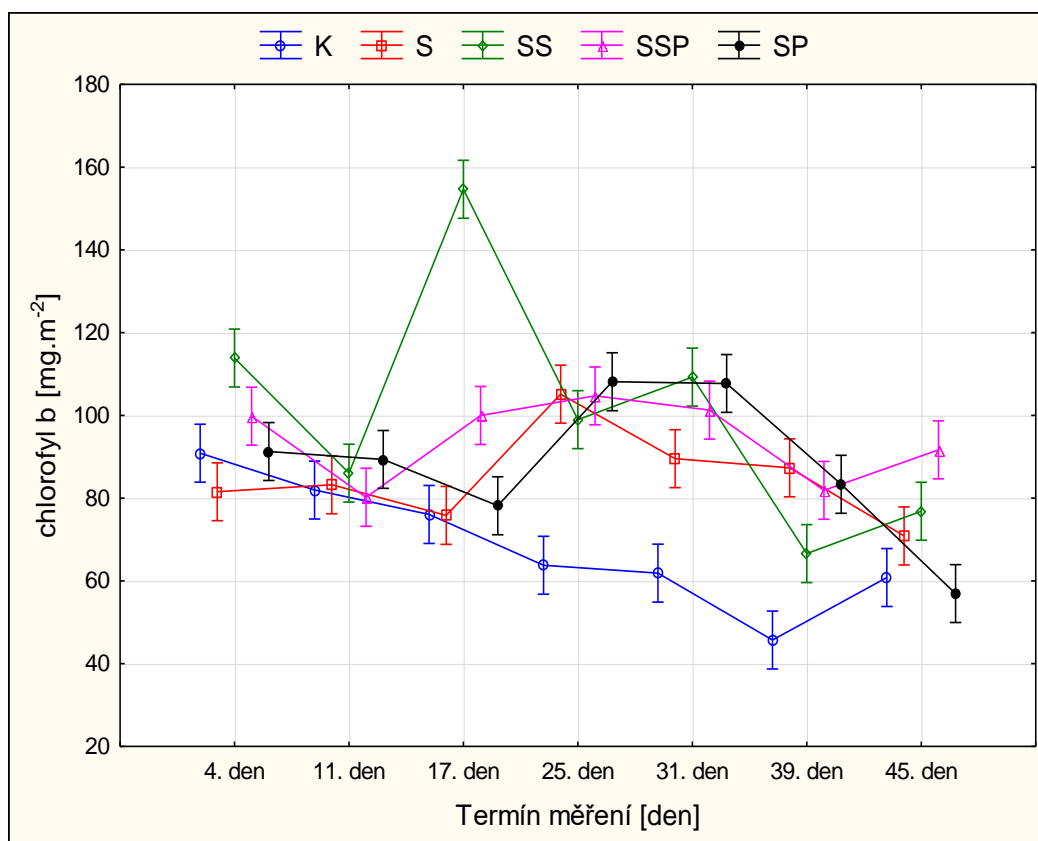
Jak je patrné z **Grafu 7**, obsah chlorofylu b se u varianty **S** pohyboval v rozmezí od 70,88 mg.m⁻² do 105,15 mg.m⁻². Nejnižší obsah chlorofylu b varianty **S** (**45. den**, fáze

rehydratace) byl o 16,56 % vyšší oproti variantě **K**, přesto se nejednalo o statisticky průkazný rozdíl obsahu chlorofylu **b** mezi sledovanými variantami.

Graf 7 poukazuje na variantu **SS**, která po většinu pokusu dosahovala vyššího obsahu chlorofylu **b**, v některých vyhrazených dnech pro měření dokonce obsahu chlorofylu **b** statisticky průkazně nejvyššího (**4.**, **17.** a **31. den**). Obsah chlorofylu **b** varianty **SS** byl oproti variantě **K** o 25,31 % vyšší (**4. den**), 103,33 % vyšší (**17. den**) a 76,54 % vyšší (**31. den**), aplikace přípravku Energen 3D PLUS měla statisticky průkazný zvyšující vliv na rozdíl obsahu chlorofylu **b** ve vyhrazených dnech pro měření u zkoumaných variant.

Graf 7 dokládá, že obsah chlorofylu **b** se u varianty **SSP** pohyboval v rozmezí od 80,21 mg.m⁻² (**11. den**) do 104,73 mg.m⁻² (**25. den**). Nejvyšší obsah chlorofylu **b** varianty **SSP** (**25. den**, fáze *rehydratace*) byl ve srovnání s variantou **K** o 64,15 % vyšší, aplikace kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah chlorofylu **b** mezi sledovanými variantami.

Varianta **SP**, s aplikací přípravku Prolin, dosahovala nejvyššího obsahu chlorofylu **b** **25. den** pokusu (108,14 mg.m⁻², fáze *rehydratace*). Rozdíl mezi nejvyšším (**25. den**) a nejnižším (**45. den**) obsahem chlorofylu **b** byl 51,20 mg.m⁻², fáze působícího stresu měla statisticky průkazný snižující vliv na obsah chlorofylu **b** varianty **SP**. Nejnižší obsah chlorofylu **b** varianty **SP** (**45. den**) byl oproti variantě **K** o 1,43 % nižší, aplikace přípravku Prolin však neměla statisticky průkazný snižující vliv na obsah chlorofylu **b** u sledovaných variant (**Graf 7**).



Graf 7 – Změny obsahu chlorofylu **b** v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

Průběh změny obsahu celkového chlorofylu ($\underline{a+b}$) v listech sledovaných rostlin je zachycen v **Grafu 8**, z kterého vyplývá, že nejnižší obsah celkového chlorofylu celého experimentu byl naměřen **39. den** pokusu u varianty **K**. Naopak nejvyšší obsah celkového chlorofylu byl evidován u varianty **SS** ve fázi *dehydratace* (**17. den**, 423,93 mg.m⁻²), mezi sledovanými variantami byl statisticky průkazný rozdíl obsahu celkového chlorofylu 259,73 mg.m⁻².

Den 11., 25. a 39. neměl působící stres vliv na obsah celkového chlorofylu ($\underline{a+b}$) u stresovaných variant. **Den 4.** (*fáze předstresová*) byl u varianty **SS** statisticky průkazný vyšší obsah celkového chlorofylu oproti variantě **S**, nikoliv však v porovnání s variantami **SSP** nebo **SP**. **Den 17.** (*fáze dehydratace*) měla varianta **SS** statisticky průkazný vyšší obsah celkového chlorofylu oproti variantám **SSP**, **SP** nebo **S**. Ve fázi *rehydratace* (**31. den**) měly varianty **SP** a **SS** statisticky průkazně vyšší obsah celkového chlorofylu než varianta **S**, nikoliv však ve srovnání s variantou **SSP**. Varianty **SSP**, **S** a **SS** měly ve fázi *rehydratace* (**45. den**) statisticky průkazně vyšší obsah celkového chlorofylu než varianta **SP** (**Graf 8**).

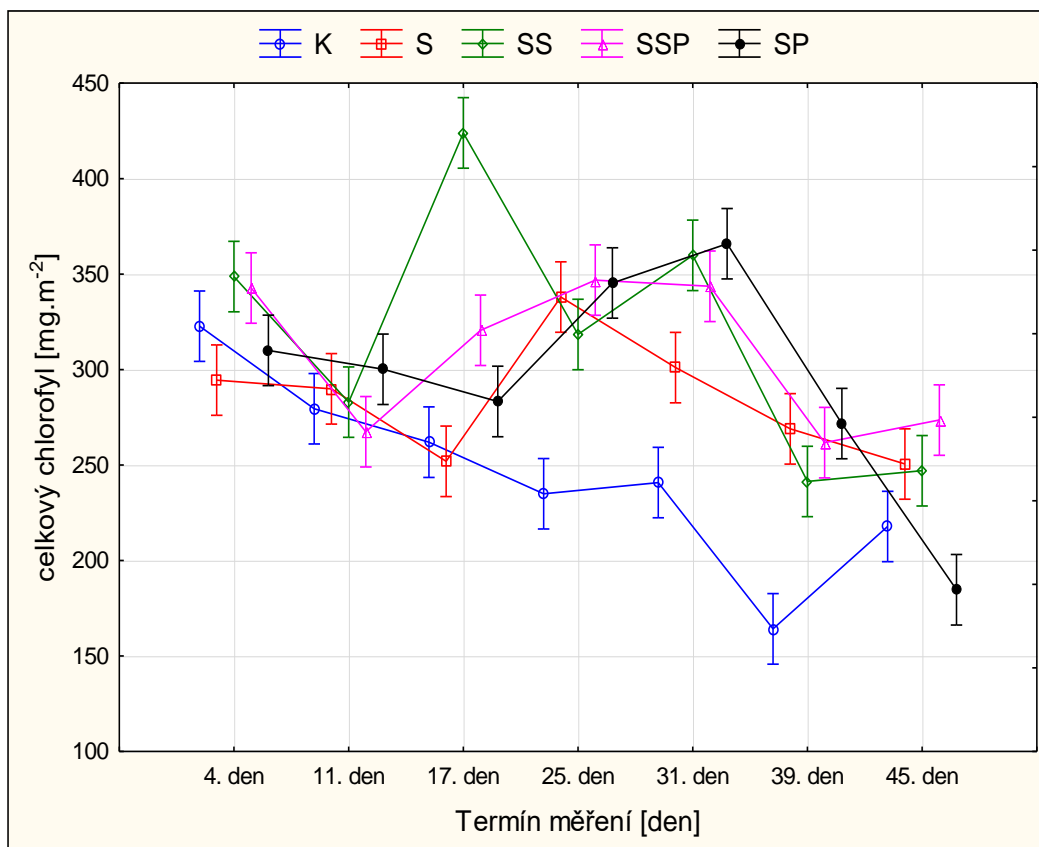
Jak je patrné z **Grafu 8**, varianta **K** měla statisticky průkazně klesající tendenci obsahu celkového chlorofylu ($\underline{a+b}$) od **4.** (322,73 mg.m⁻²) do **39. dne** pokusu (164,20 mg.m⁻²). U varianty **K** dochází **45. den** ke statisticky průkaznému zvýšení obsahu celkového chlorofylu v listech o 32,66 % oproti **39. dnu** pokusu.

Graf 8 dokládá, že obsah celkového chlorofylu ($\underline{a+b}$) se u varianty **S** pohyboval v rozmezí od 250,55 mg.m⁻² (**45. den**) do 337,98 mg.m⁻² (**25. den**). Nejnižší obsah celkového chlorofylu varianty **S** (**45. den**, *fáze rehydratace*) byl ve srovnání s variantou **K** o 15,03 % vyšší, nejednalo se však o statisticky průkazné rozdíly obsahu celkového chlorofylu u sledovaných variant.

Rozdíl mezi nejvyšším (**17. den**, *fáze stresu*) a nejnižším (**39. den**, *fáze regenerace*) obsahem celkového chlorofylu ($\underline{a+b}$) byl 182,51 mg.m⁻², fáze působícího stresu měla statisticky průkazný snižující vliv na obsah celkového chlorofylu varianty **SS**. Nejnižší obsah celkového chlorofylu (**39. den**) varianty **SS** byl oproti variantě **K** o 47,03 % vyšší, aplikace přípravku Energen 3D PLUS měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah celkového chlorofylu mezi sledovanými variantami (**Graf 8**).

Den 25. (*fáze rehydratace*) byl u varianty **SSP** naměřen nejvyšší obsah celkového chlorofylu ($\underline{a+b}$) v rámci varianty i celého pokusu pro tento vyhrazený den, ve srovnání s variantou **K** se jednalo o 47,62 % vyšší obsah celkového chlorofylu, aplikace kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah celkového chlorofylu mezi sledovanými variantami. Rozdíl mezi nejvyšším (**25. den**) a nejnižším (**39. den**) obsahem celkového chlorofylu ve fázi *regenerace* byl 85,14 mg.m⁻², fáze působícího stresu měla statisticky průkazný snižující vliv na obsah celkového chlorofylu varianty **SSP** (**Graf 8**).

Z **Grafu 8** lze vypožorovat, že u varianty **SP** se obsah celkového chlorofylu ($\underline{a+b}$) pohyboval od 184,69 mg.m⁻² do 365,90 mg.m⁻². **Den 31.** (*fáze rehydratace*) byla u varianty **SP** naměřen nejvyšší obsah celkového chlorofylu, který byl oproti variantě **K** o 51,93 % vyšší, aplikace přípravku Prolin měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah celkového chlorofylu v listech rostlin sledovaných variant.



Graf 8 – Změny obsahu celkového chlorofylu (a+b) v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

V **Grafu 9** je zachycen průběh změny obsahu karotenoidů v listech sledovaných rostlin, kdy nejvyšší obsah karotenoidů celého pokusu byla naměřena u varianty **SS** ve fázi *dehydratace* (**17. den**, 60,07 mg.m⁻²). Naopak nejnižší obsah karotenoidů byl zaznamenán u varianty **K** (**39. den**), o 60,80 % nižší ve srovnání se zmíněným nejvyšším obsahem celého pokusu, jednalo se o statisticky průkazné rozdíly obsahu karotenoidů.

Den 11., 25. a 39. neměl působící stres vliv na obsah karotenoidů u stresovaných variant. **Den 4.** (fáze *předstresová*) byl u varianty **SS** a **SSP** statisticky průkazný vyšší obsah karotenoidů oproti variantě **S**, nikoliv však v porovnání s variantou **SP**. **Den 17.** (fáze *dehydratace*) měla varianta **SS** statisticky průkazný vyšší obsah karotenoidů ve srovnání s variantami **SSP**, **SP** a **S**. Ve fázi *rehydratace* (**31. den**) měly varianty **SP** a **SS** statisticky průkazně vyšší obsah karotenoidů než varianta **S**, nikoliv však oproti variantě **SSP**. Varianty **S**, **SSP** a **SS** měly ve fázi *rehydratace* (**45. den**) statisticky průkazně vyšší obsah karotenoidů než varianta **SP** (**Graf 9**).

Varianta **K** dosahovala po většinu experimentu nižšího obsahu karotenoidů ve svých rostlinách. **Den 25.** (35,90 mg.m⁻²), **31.** (36,88 mg.m⁻²) a **39.** (23,55 mg.m⁻²) byl dokonce u varianty **K** zaznamenán statisticky nejnižší obsah karotenoidů v rámci všech variant ve vyhrazený den pro měření (**Graf 9**).

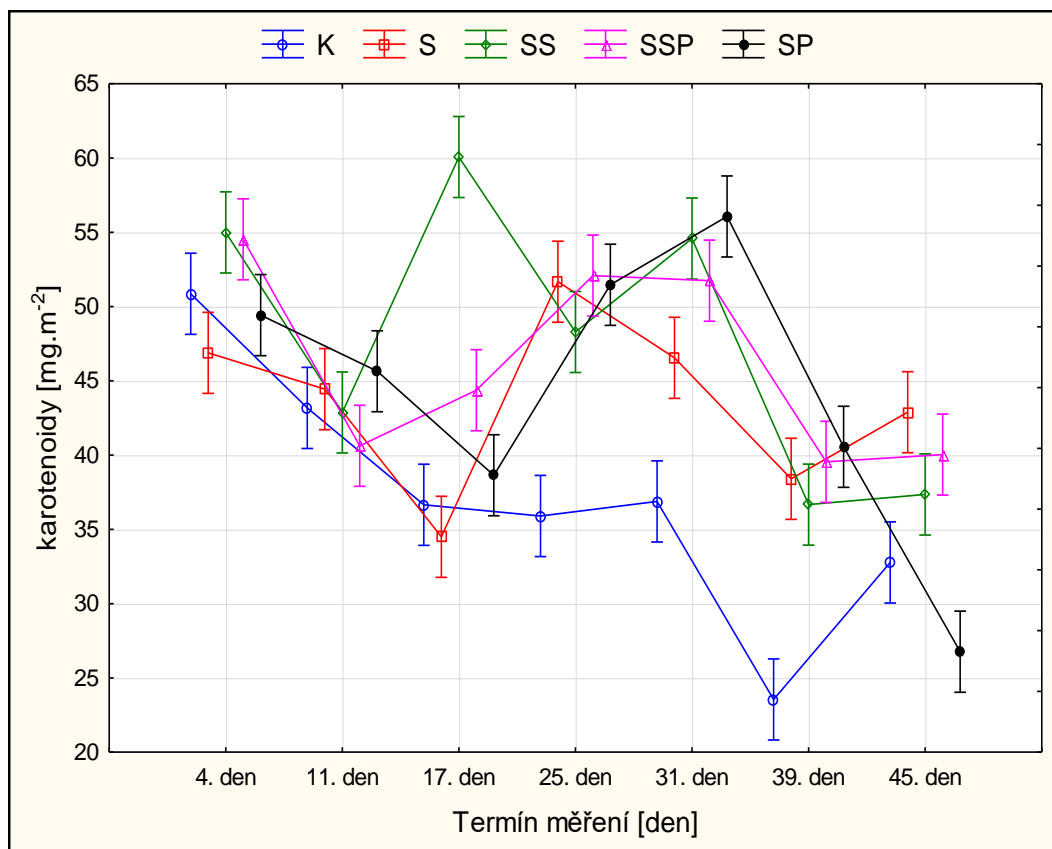
Jak je patrné z **Grafu 9**, obsah karotenoidů se u varianty **S** pohyboval v rozmezí od 34,49 mg.m⁻² do 51,68 mg.m⁻². Nejnižší obsah karotenoidů varianty **S** byl naměřen **17. den**

pokusu ve fázi *dehydratace* a oproti variantě **K** byl o 5,89 % nižší, ale nejednalo se o statisticky průkazný rozdíl obsahu karotenoidů mezi sledovanými variantami.

Graf 9 poukazuje na variantu **SS**, s aplikací přípravku Energen 3D PLUS, která **17. den** (*fáze stresu*) dosahovala nejvyššího obsahu karotenoidů v rámci celého experimentu. Nejvyšší obsah karotenoidů varianty **SS** byl oproti variantě **K** o 63,90 % vyšší, aplikace přípravku Energen 3D PLUS měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah karotenoidů sledovaných variant.

Graf 9 dokládá, že obsah karotenoidů se u varianty **SSP** pohyboval v rozmezí od 39,54 mg.m⁻² do 54,53 mg.m⁻². Nejvyšší obsah karotenoidů varianty **SSP** (**4. den, fáze předstresová**) byl ve srovnání s variantou **K** o 7,22 % vyšší, avšak aplikace kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin neměla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah karotenoidů mezi sledovanými variantami.

Varianta **SP**, s aplikací přípravku Prolin, dosahovala nejvyššího obsahu karotenoidů **31. den** pokusu (56,07 mg.m⁻², *fáze rehydratace*). Rozdíl mezi nejvyšším (**31. den**) a nejnižším (**45. den**) obsahem karotenoidů byl 29,31 mg.m⁻², fáze působícího stresu měla statisticky průkazný snižující vliv na obsah karotenoidů varianty **SP**. Nejnižší obsah karotenoidů varianty **SP** (**45. den, fáze rehydratace**) byl oproti variantě **K** o 18,34 % nižší, aplikace přípravku Prolin však neměla statisticky průkazný snižující vliv na obsah karotenoidů v listech rostlin sledovaných variant (**Graf 9**).



Graf 9 – Změny obsahu karotenoidů v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

5.4 Stanovení obsahu prolinu

Nejvyšší obsah prolinu byla naměřen **39. den** pokusu ($6,48 \text{ mg.g}^{-1}$ FM, *fáze rehydratace*) u varianty **SP**. Na druhé straně, nejnižší obsah prolinu zaznamenaný **4. den** u varianty **K**, byl o $6,44 \text{ mg.g}^{-1}$ FM nižší oproti zmiňované variantě **SP**, jednalo se o statisticky průkazné rozdíly obsahu prolinu u sledovaných variant.

Den 4. a 11. neměl působící stres vliv na obsah prolinu u stresovaných variant. **Den 17.** (*fáze dehydratace*) měla varianta **SS** statisticky průkazný vyšší obsah prolinu než varianty **SSP** a **S**, nikoliv však oproti variantě **SP**. **Den 25.** (*fáze rehydratace*) byl u varianty **SS** zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah prolinu oproti variantě **S**, nikoliv však v porovnání s variantami **SSP** nebo **SP**. Varianty **SP**, **SS** a **SSP** dosahovaly **31. den** pokusu (*fáze rehydratace*) statisticky průkazně vyššího obsahu prolinu oproti variantě **S**. **Den 39.** (*fáze rehydratace*) měly varianty **SP** a **SS** statisticky průkazný vyšší obsah prolinu oproti variantě **SSP** nebo **S**. Ve *fázi rehydratace* (**45. den**) měly varianty **SSP** a **SP** statisticky průkazně vyšší obsah prolinu než varianty **S** a **SS** (**Graf 10**).

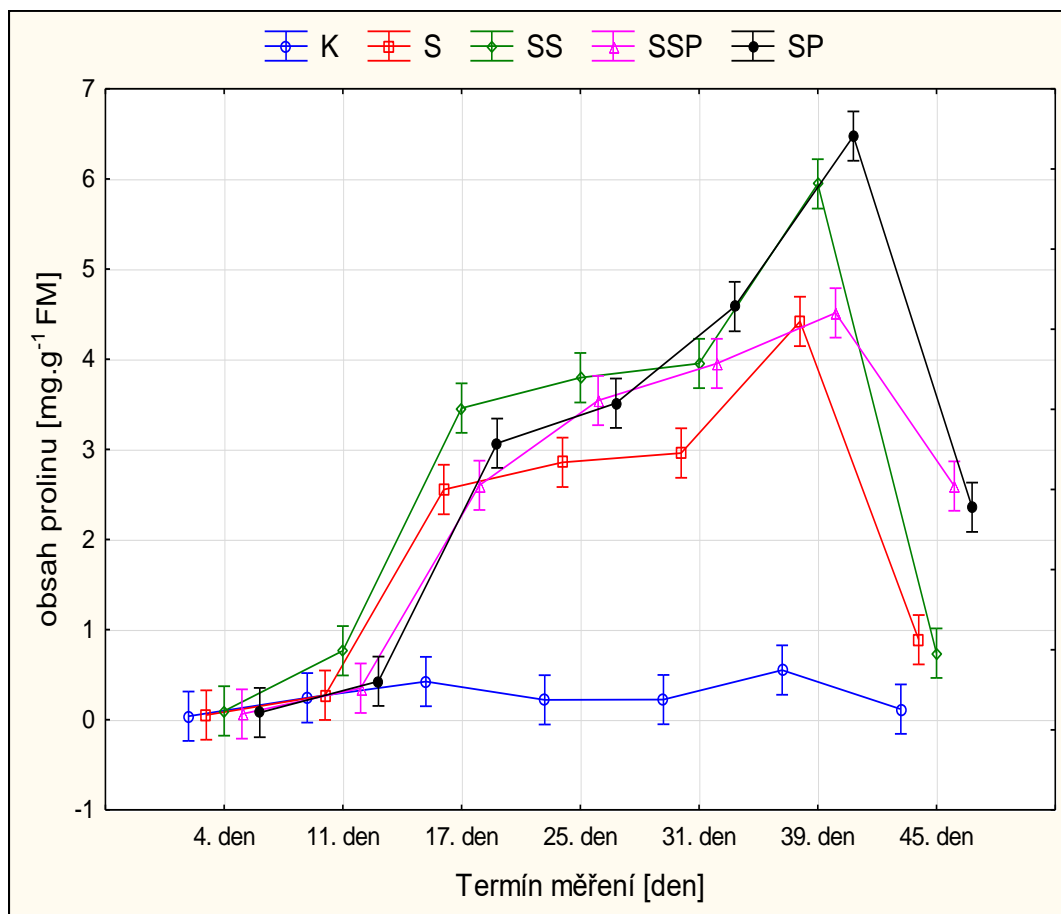
Z **Grafu 10** je patrné, že obsah prolinu se u varianty **K** pohyboval v rozmezí $0,04 \text{ mg.g}^{-1}$ FM až $0,55 \text{ mg.g}^{-1}$ FM. **Den 39.** byl naměřen nejvyšší obsah prolinu varianty **K**, který byl statisticky průkazně rozdílný ve srovnání s variantou **SP** a o $5,93 \text{ mg.g}^{-1}$ FM nižší.

Od **4.** ($0,05 \text{ mg.g}^{-1}$ FM) do **39. dne** pokusu ($4,42 \text{ mg.g}^{-1}$ FM) docházelo ke statisticky průkaznému zvýšení obsahu prolinu u varianty **S**, jak je doloženo v **Grafu 10**. **Den 45.** (*fáze regenerace*) dochází u varianty **S** ke statisticky průkaznému snížení obsahu prolinu oproti předcházejícím termínům měření (**17., 25., 31. a 39. den**).

Varianta **SS** dosahovala nejvyššího obsahu prolinu ve vyhrazených dnech mezi zkoumanými variantami od **4.** (*fáze předstresová*) do **25. dne** pokusu (*fáze rehydratace*), nejednalo se však o statisticky průkazně nejvyšší obsah prolinu (**Graf 10**). Obsah prolinu varianty **SS** byl oproti variantě **K** o $3,73 \text{ mg.g}^{-1}$ FM vyšší (**31. den**) a $5,40 \text{ mg.g}^{-1}$ FM vyšší (**39. den**), aplikace přípravku Energen 3D PLUS měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah prolinu ve vyhrazených dnech mezi sledovanými variantami.

Rozdíl mezi nejvyšším (**39. den, fáze regenerace**) a nejnižším (**4. den, fáze předstresová**) obsahem prolinu byl $4,45 \text{ mg.g}^{-1}$ FM u varianty **SSP**, fáze působícího stresu měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah prolinu (**Graf 10**). Nejnižší obsah prolinu varianty **SSP** (**4. den**) byl ve srovnání s variantou **K** o $0,02 \text{ mg.g}^{-1}$ FM vyšší, avšak aplikace kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin neměla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah prolinu u sledovaných variant.

Z **Grafu 10** lze vypozorovat, že u varianty **SP** byl zaznamenán statisticky průkazný zvyšující obsah prolinu na základě fáze působícího stresu z $0,08 \text{ mg.g}^{-1}$ FM (**4. den, fáze předstresová**) na $6,48 \text{ mg.g}^{-1}$ FM (**39. den, fáze regenerace**). **Den 45.** (*fáze rehydratace*) byl obsah prolinu varianty **SP** o $2,24 \text{ mg.g}^{-1}$ FM vyšší oproti variantě **K**, aplikace přípravku Prolin měla statisticky průkazný zvyšující vliv na obsah prolinu mezi sledovanými variantami.



Graf 10 – Změny obsahu prolinu v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu

5.5 Hodnocení porostu brambor

Před aplikací přípravků Energen 3D PLUS a Prolin, byl porost brambor u všech sledovaných variant stejného vzrůstu a zapojení. Docházelo k počátku tvorby hlíz a tento den byl označen jako **0. den** pokusu (Obrázek 13).

Varianta **K** dosahovala nejlepšího stavu porostu ve dnech vyhrazených pro měření od **4. do 25. dne** výzkumu. **Den 31.** (*fáze rehydratace*) byl u varianty **SP**, s aplikací přípravku Prolin, dosažen nejlepší stav porostu v rámci všech zkoumaných variant pokusu. Tento stav byl u varianty **SP** evidován až do posledního vyhrazeného dne pro měření (**45. dne**, *fáze regenerace*).

U varianty **SSP**, kombinace přípravků Energen 3D PLUS a Prolin, byl docílen 2. nejlepší stav porostu po celou dobu výzkumu u všech zkoumaných variant. Naopak varianta **S** dosahovala po celou dobu pokusu u všech zkoumaných variant nejhoršího stavu porostu a varianta **SS**, s aplikací přípravku Energen 3D PLUS, docílila 2. nejhoršího stavu porostu po celou dobu výzkumu v rámci všech zkoumaných variant pokusu (Obrázek 17).

dny	varianty				
	K	S	SS	SSP	SP
4. den	1	5	4	2	3
11. den	1	5	4	2	3
17. den	1	5	4	2	3
25. den	1	5	4	2	3
31. den	3	5	4	2	1
39. den	3	5	4	2	1
45. den	3	5	4	2	1

*1 – nejlepší stav porostu, 5 – nejhorší stav porostu

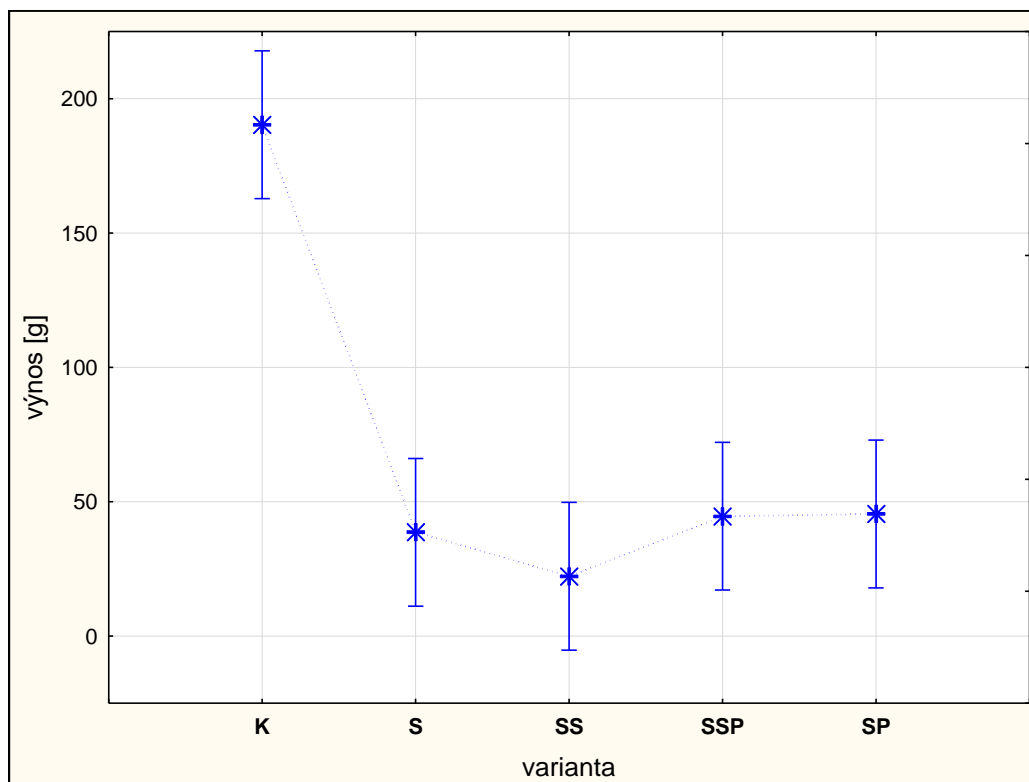
Obrázek 17 – Zhodnocení stavu porostu v závislosti na aplikaci přípravku a vlivu působícího stresu při dnech vyhrazených pro měření (Autor)

5.6 Stanovení výnosu hlíz

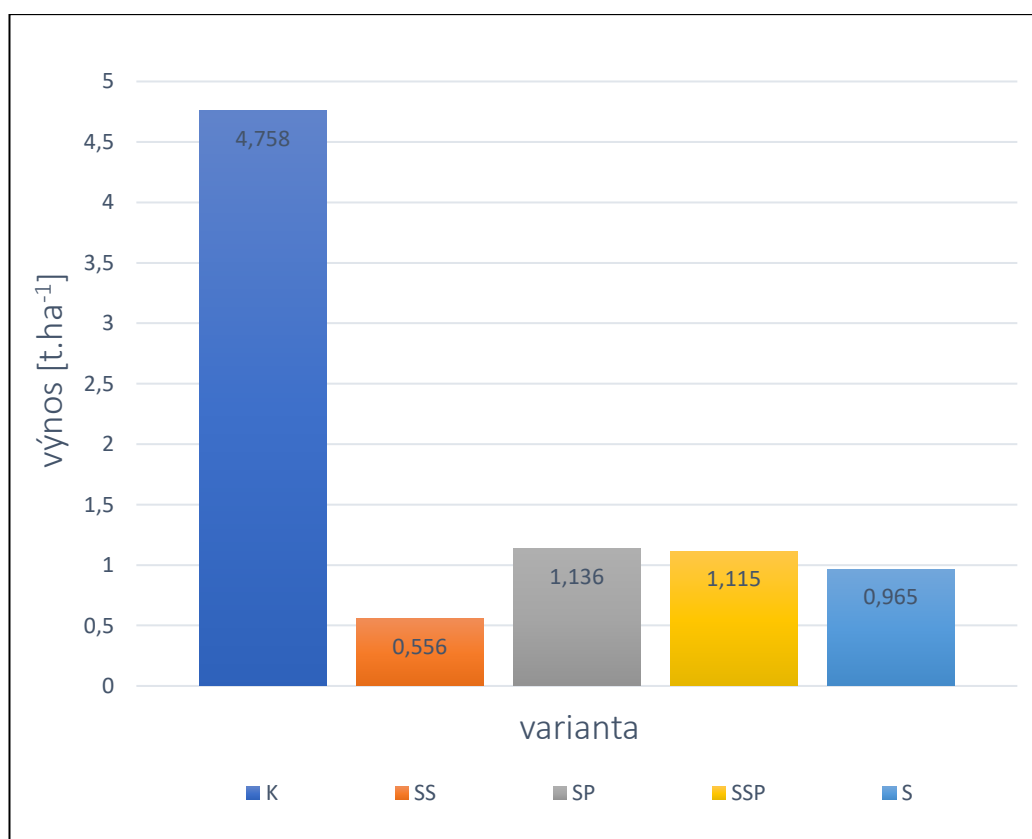
Z **Grafu 11** vyplývá, že nejvyšší průměrný výnos hlíz byl zaznamenán u varianty **K**, která činila 190,311 g na 2 hlízy v 1 vzorku. Varianty **SSP** a **SP** dosahovaly podobných hodnot, kdy varianta **SSP** se rovnala 44,607 g a byla o 1,8 % nižší než varianta **SP**. U varianty **S** byl průměrný výnos hlíz 38,620 g na 2 hlízy v 1 vzorku. Nejnižší hodnota byla naměřena u varianty **SS**, ve srovnání s variantou **K** byla o 88,3 % nižší.

Varianta **K** dosahovala statisticky průkazně vyššího výnosu hlíz oproti stresovaným variantám (**SP**, **SSP**, **S** a **SS**). Mezi stresovanými variantami (**SP**, **SSP**, **S** a **SS**) nebyly statisticky průkazné rozdíly hodnot, působící stres tedy neměl vliv na výnos hlíz mezi stresovanými variantami (**Graf 11**).

Po přepočítání na průměrný výnos hlíz v $t \cdot ha^{-1}$, byly zaznamenány nejvyšší hodnoty ze zkoumaných variant u varianty **K**, s výnosem $4,758 t \cdot ha^{-1}$, jak je uvedeno v **Grafu 12**. U stresovaných variant byly průměrné výnosy hlíz $0,556 t \cdot ha^{-1}$ (varianta **SS**), $0,965 t \cdot ha^{-1}$ (varianta **S**), $1,115 t \cdot ha^{-1}$ (varianta **SSP**) a $1,136 t \cdot ha^{-1}$ (varianta **SP**).



Graf 11 – Průměrný výnos hlíz v gramech na 1 vzorek u zkoumaných variant



Graf 12 – Průměrný výnos hlíz [t.ha⁻¹] u zkoumaných variant

6. Diskuze

Stres může být definován jako nepříznivý stav nebo látka, která ovlivňuje nebo blokuje metabolismus, růst nebo vývoj rostliny (Lichtenthaler 1996; Kranner et al. 2010). Z biologického hlediska může být stres chápán jako významná odchylka od optimálních podmínek pro život (Larcher 2001), respektive změněný fyziologický stav způsobený různými stresovými faktory (Nilsen & Orcutt 1996; Gaspar et al. 2002; Kaur et al. 2019).

Tyto stresory zpomalují nejenom životní funkce rostlin, ale také poškozují jednotlivé orgány a v krajním případě mohou vést až k jejímu uhynutí (Piterková et al. 2005). Významným limitujícím stresovým faktorem prostředí je nedostatek vody způsobující vodní stres v rostlině (Boyer 1982; Švihra 1984; Pospíšilová et al. 2000; Brestič & Olšovská 2001).

Vodní stres představuje období chudé srážkami, během kterého se obsah vody v půdě sníží natolik, že rostliny trpí jejím nedostatkem, poptávka rostliny po vodě není uspokojena a rostlina se dostává do vodního deficitu (Larcher 2001; Blum 2005; Hall 2012).

6.1 Parametry výměny plynů

6.1.1 Rychlost fotosyntézy

Z výsledků uvedených v **Grafu 1** je patrné, že ve *fázi dehydratace* (**11. a 17. den**) byly u všech stresovaných variant zaznamenány statisticky průkazně nižší hodnoty rychlosti fotosyntézy oproti variantě kontrolní. Lze tedy konstatovat, že u rostlin vystavených vodnímu stresu dochází ke snížení hodnot rychlosti fotosyntézy, což potvrzují Schapendonk et al. (1989), kteří zkoumali účinky vodního stresu na neporušených listech u 5 vybraných odrůd brambor během stresového období a Rolando et al. (2015), kteří ve svém výzkumu uvádějí, že u všech genotypů brambor vystavených vodnímu stresu byly naměřeny nižší hodnoty rychlosti fotosyntézy ve srovnání s variantou kontrolní. Snížení rychlosti fotosyntézy v důsledku stresu ze sucha bylo také zaznamenáno u fazolu (Girma & Haile 2014; Lanna et al. 2016) a luštěnin (Farooq et al. 2017).

U varianty **SS** se statisticky průkazně snižovala rychlost fotosyntézy vlivem dehydratace z $12,56 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (**4. den, fáze předstresová**) na $2,72 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (**17. den, fáze dehydratace**), u varianty **SSP** z $13,98 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (**4. den, fáze předstresová**) na $4,09 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (**17. den, fáze dehydratace**) a u varianty **SP** bylo zaznamenáno snížení rychlosti fotosyntézy z $16,31 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (**4. den, fáze předstresová**) na $2,10 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (**17. den, fáze dehydratace**).

V souladu s tímto zjištěním jsou práce dle Bodlaender et al. (1986) zkoumající účinky sucha na fotosyntézu u brambor; Flexas et al. (2004) zkoumající omezení rychlosti fotosyntézy za sucha u C_3 rostlin; Liu et al. (2006a) zabývající se účinností využití vody u brambor při různých zavlažovacích strategiích; Ghannoum (2009) zabývající se reakcí fotosyntézy C_4 rostlin na vodní stres; Ripley et al. (2010) zabývající se vlivem postupného vodního deficitu na odlišných druzích C_3 a C_4 trav; a také práce Liu et al. (2012) zkoumající reakci rychlosti fotosyntézy na stres ze sucha zaznamenaný u 2 odlišných genotypů kukuřice.

Chaves (1991); Hussain et al. (2018) uvádějí sucho, které způsobuje vodní stres, jako nejčastější faktor prostředí limitující fotosyntézu. S uvedeným zjištěním této diplomové práce

se rovněž shodují také Li et al. (2009); Osakabe et al. (2014), podle kterých má vodní stres negativní vliv na rychlost fotosyntézy. Vodní stres limituje průběh fotosyntézy dvěma způsoby, stomatální a nestomatální inhibicí (Yu et al. 2009; Eldakak et al. 2014).

U stomatální inhibice dochází k uzavírání průduchů, což má za následek pokles přívodu CO₂ do mezofylu listů (Sharkey & Seeman 1989; Pinheiro & Chaves 2011). Hejnák (2003a; 2004); Wahid & Rasul (2005); Chaves et al. (2009); Tardieu & Tuberosa (2010); Sales et al. (2013) doplňují, že rychlost fotosyntézy je při působení vodního stresu snížena vlivem omezeného příjmu CO₂ v důsledku uzavírání průduchů. Snížení rychlosti fotosyntézy vlivem stomatální inhibice potvrzují ve své studii Zlatev & Yordanov (2004); Mathobo et al. (2017) u fazolu a Schapendonk et al. (1989) u brambor.

Nestomatální inhibice dle Tezara et al. (1999); Bota et al. (2004) zahrnuje fyziologické a metabolické změny mající za následek narušení fixace uhlíku v procesu fotosyntézy z důvodu snížené aktivity upevňovacího enzymu Rubisco a poškození syntézy ATP v chloroplastu. Gunasekera & Berkowitz (1993) uvádějí snížení aktivity enzymu Rubisco jako hlavní důvod poklesu rychlosti fotosyntézy při působení vodního stresu. Ačkoliv je stomatální inhibice pravděpodobně nejčastější příčinou snížené rychlosti fotosyntézy stresem ze sucha, může dojít také k metabolickému poškození, zejména při silném stresu (Apel & Hirt 2004; Flexas et al. 2006; Farooq et al. 2009b).

Po obnovení závlivky dochází **45. den** pokusu (*fáze rehydratace*) k výraznému navýšení rychlosti fotosyntézy u všech stresovaných variant. Získané výsledky potvrzují svými závěry například Widodo et al. (2003) u rýže, Kenny et al. (2005); Hniličková et al. (2009) u chmele, Liu et al. (2006a) u brambor a Takele & Farrant (2013) na rostlinách kukuřice.

Podle Hniličkové & Hniličky (2007) se rychlost fotosyntézy stresovaných rostlin po obnovení závlivky navýšila, ale na konci sledovaného období nedosáhla hodnot počátku dehydratace, což je potvrzeno u varianty **SSP** z 7,72 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**11. den, fáze dehydratace**) na 6,36 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**45. den, fáze rehydratace**). Naopak statisticky významný nárůst rychlosti fotosyntézy byl u varianty **S** z 4,14 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**4. den, fáze dehydratace**) na 7,58 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**45. den, fáze rehydratace**) a na základě výsledků varianty **SS** z 4,88 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**11. den, fáze dehydratace**) na 5,22 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**45. den, fáze rehydratace**) a varianty **SP** z 8,39 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**11. den, fáze dehydratace**) na 7,81 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (**45. den, fáze rehydratace**), kde se nejednalo o statisticky významné rozdíly hodnot rychlosti fotosyntézy, nelze potvrdit závěr dle Hniličkové & Hniličky (2007).

6.1.2 Rychlost transpirace

Při nedostatku vody dochází u rostlin ke snížení expanze listů a postupnému uzavírání průduchů jako ochraně proti odpařování (Mahajan & Tuteja 2005). Mohammadkhani & Heidari (2008); Scott (2008) potvrzují uzavírání průduchů na listech kukuřice během vodního stresu. Pokles rychlosti transpirace v důsledku vodního deficitu je potvrzen u rostlin chmele (Hniličková et al. 2008), u rostlin pšenice (Xu et al. 2007; Xue et al. 2008) i u rostlin kukuřice (Bódi & Pepó 2007; Csajbók et al. 2007; 2008; Hnilička et al. 2008). Siddique et al. (2001); Tezara et al. (2002); Nayyar & Gupta (2006); Campos et al. (2011) uvádějí, že stres ze sucha podstatně snižuje rychlost transpirace u řady druhů rostlin.

Jak je doloženo v **Grafu 2**, u všech stresovaných variant byly ve *fázi dehydratace* (**11. a 17. den**) evidovány statisticky průkazně nižší hodnoty rychlosti transpirace ve srovnání s kontrolní variantou. Na základě zmíněných poznatků se vlivem vodního stresu snižuje rychlost transpirace, což je v souladu s prací Liu et al. (2006). Podle těchto autorů, kteří se zabývali využitím různých variant zavlažovacích strategií u brambor, byla u variant s deficitem vody zaznamenána nižší rychlost transpirace oproti variantám plně zavlažovaným. Pokles rychlosti transpirace po působení nedostatku vody uvádějí ve svých pracích Bodlaender et al. (1986) u osmi odrůd brambor, Lu et al. (2005); Meng et al. (2006) u rostlin pšenice.

U varianty **SS** se statisticky průkazně snížila rychlost transpirace z 1,55 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**4. den, fáze předstresová**) na 0,32 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**17. den, fáze dehydratace**), u varianty **SSP** z 1,69 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**4. den, fáze předstresová**) na 0,51 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**17. den, fáze dehydratace**) a u varianty **SP** z 1,71 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**4. den, fáze předstresová**) na 0,30 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**17. den, fáze dehydratace**). Z čehož vyplývá, že po přerušení závlivky a navození postupné dehydratace nastal pokles rychlosti transpirace u sledovaných variant, což ve své práci potvrzuje Hniličková & Hnilička (2007); Hniličková (2012) u juvenilních rostlin chmele. Uvedené výsledky jsou také v souladu s výzkumem na rostlinách pšenice dle Siosemardeh et al. (2004); Ahmadi & Siosemardeh (2005); Liao et al. (2005) a Živčák et al. (2008).

Po obnovení závlivky můžeme **45. den** pokusu (*fáze rehydratace*) zaznamenat nárůst hodnot rychlosti transpirace u všech stresovaných variant, což je v souladu s výsledky Hniličkové & Hniličky (2007); Hniličkové (2012). Nárůst rychlosti transpirace při rehydrataci je rovněž potvrzen u kukuřice (Xianshi et al. 1998) a řepy cukrové (Vomáčka & Pospíšilová 2003).

Podle Hniličkové & Hniličky (2007); Hniličkové (2012) se rychlost transpirace stresovaných rostlin po obnovení závlivky zvýšila, ale na konci sledovaného období nedosahovala hodnot počátku dehydratace. Výsledky rychlosti transpirace této diplomové práce u varianty **SS** z 0,46 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**11. den, fáze dehydratace**) na 0,74 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**45. den, fáze rehydratace**), varianty **SP** z 0,90 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**11. den, fáze dehydratace**) na 0,99 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**45. den, fáze rehydratace**), varianty **SSP** z 0,72 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**11. den, fáze dehydratace**) na 0,82 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**45. den, fáze rehydratace**) a varianty **S** z 0,54 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**4. den, fáze dehydratace**) na 1,12 mmol H₂O.m⁻².s⁻¹ (**45. den, fáze rehydratace**) jsou však v rozporu s tímto tvrzením.

Flexas et al. (2004); Hniličková & Hnilička (2007) uvádějí, že ve fázi rehydratace nedosahovaly stresované varianty ve vyhrazených dnech pro měření hodnot rychlosti transpirace varianty kontrolní. V souladu se zmíněným tvrzením jsou varianty **SS**, **SSP**, **SP** a **S** (**25., 31. a 39. den** pokusu, *fáze rehydratace*). Naopak varianty **SSP**, **SP** a **S** (**45. den, fáze rehydratace**) dosahovaly statisticky průkazně vyšších hodnot rychlosti transpirace oproti variantě kontrolní, mezi variantou **SS** (**45. den, fáze rehydratace**) a variantou kontrolní nebyly zaznamenány statisticky významné rozdíly hodnot, nelze tedy potvrdit závěr dle Flexase et al. (2004); Hniličkové & Hniličky (2007).

6.1.3 Stomatální vodivost

Z výsledků uvedených v **Grafu 3** můžeme vypožorovat, že ve *fázi dehydratace* (**11. a 17. den**) byly u všech stresovaných variant zaznamenány statisticky průkazně nižší hodnoty stomatální vodivosti oproti variantě kontrolní, což je důkazem postupného uzavírání průduchů v důsledku vodního deficitu. Dle Nielsena & Orcutta (1996); Saccardy et al. (1996) působí vodní stres primárně na snížení stomatální vodivosti. Vlivem působení vodního stresu dochází ke snížení stomatální vodivosti také u vinné révy (Patakas & Noitsakis 1999; Medrano et al. 2002; Cramer et al. 2007; Tattersall et al. 2007), u ječmene (Zámečnicková et al. 2007), u chmele (Hniličková & Hnilička 2007), u fazolu (Miyashita et al. 2005; Mathobo et al. 2017) nebo u brambor (Liu et al. 2005; 2006a; 2006b; Saeed et al. 2008). Na druhé straně, v rozporu se získanými výsledky této diplomové práce je výzkum dle Ahmadi et al. (2010), kteří se zabývali účinky zavlažovacích strategií a půd na brambory pěstované na poli. Podle těchto autorů nebyly evidovány statisticky významné rozdíly hodnot stomatální vodivosti mezi variantou s deficitem vody a variantou plně zavlažovanou, což je například v souladu s prací Shahnazari et al. (2007).

Vlivem dehydratace se statisticky průkazně snížila hodnota stomatální vodivosti u varianty **SS** z $0,160 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (**4. den, fáze předstresová**) na $0,018 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (**17. den, fáze dehydratace**), u varianty **SSP** z $0,156 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (**4. den, fáze předstresová**) na $0,033 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (**17. den, fáze dehydratace**) a u varianty **SP** z $0,154 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (**4. den, fáze předstresová**) na $0,014 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (**17. den, fáze dehydratace**). V souladu s tímto zjištěním je práce dle Lawlor & Cornic (2002), kteří si vysvětlují pokles stomatální vodivosti ve své práci u C_3 rostlin jako důsledek nedostatku vody a práce dle Ahmadi & Siosemardeh (2005), kteří provedli výzkum v polních a skleníkových podmínkách na rostlinách pšenice, kde zjišťovali jejich odolnost vůči suchu.

Po obnovení zálivky lze zaznamenat **45. den** pokusu (*fáze rehydratace*) navýšení stomatální vodivosti u všech stresovaných variant, jak také dokládají výsledky u fazolu (Miyashita et al. 2005), u chmele (Hniličková & Hnilička 2007) nebo u C_3 rostlin (Flexas et al. 2004).

Flexas et al. (2004); Hniličková & Hnilička (2007) ve své práci uvádějí, že ve fázi rehydratace nedosahovaly stresované varianty ve vyhrazených dnech pro měření hodnot stomatální vodivosti kontrolní varianty. V souladu s tímto tvrzením jsou varianty **SS**, **SSP**, **SP** a **S** (**25.**, **31.** a **39. den** pokusu, *fáze rehydratace*). Naopak v rozporu s prací dle Flexase et al. (2004); Hniličkové & Hniličky (2007) jsou varianty **SP** a **S** (**45. den, fáze rehydratace**), které dosahovaly statisticky průkazně vyšších hodnot stomatální vodivosti ve srovnání s variantou kontrolní. U varianty **SSP** a **SS** (**45. den, fáze rehydratace**) nebyly zaznamenány statisticky významné rozdíly hodnot stomatální vodivosti oproti variantě kontrolní, což je v souladu s prací Miyashity et al. (2005), kteří po opětovném zavlažování stresovaných rostlin dosáhli podobné úrovně stomatální vodivosti jako u varianty kontrolní.

6.2 Fluorescence chlorofylů

Metoda měření fluorescence chlorofylů poskytuje cenné informace o účinnosti fotosyntézy a vyvinula se ve významný ukazatel pro fotosyntetický transport elektronů v neporušených listech (Schreiber & Bilger 1987; Karukstis 1991; Krause & Weis 1991; Schreiber et al. 1995). Fluorescenční analýza chlorofylu se stala jednou z nejúčinnějších a nejpoužívanějších metod, které jsou k dispozici rostlinnému fyziologovi a ekofyziologovi (Maxwell & Johnson 2000). Pomocí měření fluorescence chlorofylů můžeme zjistit vliv abiotických faktorů na funkčnost fotosyntetického aparátu rostlin a na úroveň stresu, kterému jsou rostliny vystaveny (Havaux & Lannoye 1983; Nedbal et al. 2000; Roháček 2002).

Jak dokládá **Graf 4**, u varianty **SSP** (0,796, **11. den, fáze dehydratace**) byl vlivem vodního stresu naměřen statisticky průkazně nižší poměr F_v/F_M než u varianty kontrolní (0,835, **11. den**). Podobné výsledky ve své práci uvádějí Semerci et al. (2017), kteří v kontrolních variantách topolu (*Populus nigra* L.) naměřili maximální kvantový výtěžek PS II 0,81, zatímco v listech vystavených působení vodního stresu se hodnota snížila na 0,79. Ve shodě s výsledky jsou také práce u kukuřice (Betrán et al. 2003; O'Neill et al. 2006), u ječmene (Li et al. 2006), u pšenice (Paknejad et al. 2007), u řepky (Tohidi-Moghadam et al. 2009) nebo u fazolu (Mathobo et al. 2017).

Ogaya & Peñuelas (2003) publikovali, že vlivem stresu ze sucha dochází k mírnému snížení poměru F_v/F_M u rostlin *Quercus ilex* a k silnému snížení poměru F_v/F_M u rostlin *Phillyrea latifolia*. Mescht et al. (1999) zaznamenali snížení maximálního kvantového výtěžku PS II vlivem stresu ze sucha také u 2 odrůd brambor – Raritan a Vanderplank. Podle Hazrati et al. (2016) dochází vlivem vodního deficitu u rostlin *Aloe vera* ke snížení maximální fluorescence (F_M) a maximálního kvantového výtěžku PS II. Souza et al. (2004) uvádějí, že v pokročilé fázi vodního stresu bylo pozorováno snížení regulace aktivity PS II spolu s určitým zhoršením fotochemické aktivity, jak bylo odhaleno snížením maximálního kvantového výtěžku PS II. Dle Saccardy et al. (1998) dochází ke snížení poměru F_v/F_M pouze za velmi závažných podmínek sucha.

Naopak u varianty **SS, SP, S** (**11. den, fáze dehydratace**) a variant **SS, SSP, SP, S** (**17. den, fáze dehydratace**) nebyly ve vyhrazených dnech pro měření zaznamenány statisticky významné rozdíly hodnot oproti variantě kontrolní (**11. a 17. den**), což je například v souladu s výzkumem u pepře (Penella et al. 2014) nebo u kukuřice (Liu et al. 2012). Podle těchto autorů nebyly zjištěny statisticky významné rozdíly v maximálním kvantovém výtěžku PS II mezi variantou kontrolní a variantou pod působením vodního stresu.

Dle Lu & Zhang (1998); Shangguana et al. (2000) nebyl maximální kvantový výtěžek PS II, na základě poměru F_v/F_M , ovlivněn vodním stresem u nejmladších plně expandovaných listů pšenice. Vodní deficit také neměl vliv na poměr F_v/F_M u sóji (Ohashi et al. 2006), u orobince (Li et al. 2004), u fazolu (Terzi et al. 2010) nebo u brambor (Jefferies 1992; 1994).

6.3 Stanovení obsahu fotosyntetických pigmentů

6.3.1 Stanovení obsahu chlorofylů pomocí Chlorofylmetru

Obsah chlorofylu, stejně jako jiné parametry, je vhodným indikátorem fyziologického stavu rostlin a lze ho považovat za vhodný indikátor stresu u rostlin (Larcher 2003).

V **Grafu 5** je znázorněn průběh změny obsahu chlorofylů, kdy u varianty **SS** (43,45 CCI, **11. den, fáze dehydratace**) byl zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů oproti variantě kontrolní (21,66 CCI), což ve své práci potvrzují Topbjerg et al. (2014); Drapal et al. (2017) u brambor. Podle těchto autorů byl statisticky významně vyšší obsah chlorofylů (CCI) u rostlin vystavených stresu ze sucha ve srovnání s variantou kontrolní.

Rovněž ve shodě se zmíněnými závěry jsou výsledky pozorovaných rostlin varianty **SS**, **SSP**, **SP** a **S** (**17. den, fáze dehydratace**), u kterých byl také statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů ve srovnání s variantou kontrolní. Dastborhan & Ghassemi-Golezani (2015) uvádějí, že vlivem vodního stresu dochází ke zvýšení obsahu chlorofylů (CCI) u brutnáku. Zvýšení obsahu chlorofylu listů (CCI) v důsledku nedostatku vody bylo například pozorováno u různých druhů keřů (Yanqiong et al. 2007), rostlin rodu *Weigela* (Mokričková & Salaš 2009), brambor (Teixeira & Pereira 2007; Ramírez et al. 2014) a jitrocelu (Rahimi et al. 2010).

Naopak v rozporu s předcházejícími výsledky jsou práce u sladkých brambor (*Ipomoea batatas* L.) podle Gouveia et al. (2019; 2020), kde rostliny vykazovaly snížený obsah chlorofylů (CCI) při vodním stresu. Omezení vody, zejména závažný nedostatek vody, vedlo ke snížení hodnoty CCI u kukuřice (Rimski-Korsakov et al. 2009; Dalil et al. 2010) a fazolu (Ghassemi-Golezani et al. 2010). Snížení obsahu chlorofylu těsně po omezení vody uvádějí Ashraf & Mehmood (1990) na rostlinách rodu *Brassica*, Fanizza et al. (1991) u vinné révy a Prakash & Ramachandran (2000) u zeleniny.

U variant **SSP**, **SP**, **S** (**11. den, fáze dehydratace**) nebyl evidován statisticky významný rozdíl obsahu chlorofylů oproti variantě kontrolní, což je například v souladu s výzkumem dle Masoudi-Sadaghiani et al. (2011), kteří nenašli významný vliv vodního stresu na obsah chlorofylů v listech brambor. Žádná změna obsahu chlorofylů vlivem vodního deficitu nebyla zaznamenána ani u pšenice (Kulshrestha & Chowdhury 1987), čiroku a bavlny (Rosenow et al. 1983).

6.3.2 Stanovení chlorofylu v listu podle Porry et al. (1989)

Změny obsahu chlorofylu a i b jsou náchylné za působení vodního stresu (Farooq et al. 2009b). Zvýšený obsah karotenoidů částečně pomáhá rostlinám odolávat vůči suchu (Jaleel et al. 2009). Sucho způsobující v rostlině vodní stres má za následek změny obsahu chlorofylu a, chlorofylu b a karotenoidů (Anjum et al. 2003b). Havaux (1998); Kiani et al. (2008) uvádějí, že sucho má schopnost snížit koncentraci chlorofylů a karotenoidů. Podle Mathoby et al. (2017) může být snížení obsahu chlorofylů způsobeno poškozením a nažloutnutím listů v důsledku stresu ze sucha. Snížení chlorofylů při stresu vyvolaném suchem je způsobeno hlavně poškozením chloroplastů aktivními druhy kyslíku (Smirnoff 1995; Rontein et al. 2002). Dle Smirnoffa (1993); Foyera et al. (1994) vede stres ze sucha k produkci reaktivních forem kyslíku (ROS), které mohou vést až k destrukci chlorofylu.

Poškození fotosyntetických pigmentů vlivem nedostatku vody bylo evidováno v akácii (Montagu & Woo 1999) a slunečnici (Reddy et al. 2004; Kiani et al. 2008). Snížení obsahu chlorofylů v důsledku stresu ze sucha bylo například zaznamenáno u pšenice (Talebi 2011), hrachu (Iturbe-Ormaetxe et al. 1998), kukuřice (Mohammadkhani & Heidari 2007), cizrny (Mafakheri et al. 2010), sóji (Makbul et al. 2011), rýže (Chutia & Borah 2012) a bavlny (Massacci et al. 2008).

Jak je doloženo v **Grafu 6-9**, u všech stresovaných variant nebyly ve *fázi dehydratace* (**11. den**) evidovány statisticky průkazné rozdíly obsahu chlorofylu a, chlorofylu b, celkového chlorofylu (a+b) a obsahu karotenoidů v listech sledovaných rostlin oproti variantě kontrolní. V souladu se zmíněnými poznatky je práce Masoudi-Sadaghiani et al. (2011), kde nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl obsahu chlorofylu a, chlorofylu b a celkového chlorofylu u brambor (*Solanum tuberosum* L.) při různých zavlažovacích režimech. Estill et al. (1991) ve své studii vyhodnocovali vliv chlorofylu listů vojtěšky na vodní vztahy a rovněž zjistili, že koncentrace chlorofylu u bledých listů nebyla rozdílná mezi variantou stresovanou a kontrolní. Holá et al. (2009) ve shodě s výsledky uvádějí, že u některých genotypů kukuřice pod vodním deficitem nebyly zaznamenány statisticky významné rozdíly změny v obsahu karotenoidů ve srovnání s variantou kontrolní.

U varianty **SP** a **S** (**17. den**, *fáze dehydratace*) nebyly zaznamenány statisticky významné rozdíly obsahu karotenoidů oproti variantě kontrolní. Podle Holé et al. (2007) se obsah celkových karotenoidů v listech kukuřice v důsledku sucha nezměnil.

Varianta **SS** (269,28 mg.m⁻², **17. den**, *fáze dehydratace*) dosahovala statisticky průkazně vyššího obsahu chlorofylu a ve srovnání s variantou kontrolní (185,93 mg.m⁻², **17. den**), což potvrzují Mescht et al. (1999); Yactayo et al. (2013); Ramírez et al. (2014); Rolando et al. (2015) u brambor. V rozporu s uvedenými výsledky jsou výzkumy u pšenice (Loggini et al. 1999; Al-Tabbal et al. 2005), slunečnice (Manivannan et al. 2007), kukuřice (Elsobky & Desoky 2017), lipnice (Kovár & Gregorová 2009), barvínkovce růžového (Jaleel et al. 2008b), tabáku (Havlová et al. 2007), rajčat (Jezdinský et al. 2009) a fazolu (Emam et al. 2010). Podle těchto autorů byl v důsledku vodního stresu snížen obsah chlorofylu a.

U varianty **SS** a **SSP** (**17. den**, *fáze dehydratace*) byl zaznamenán statisticky významně vyšší obsah chlorofylu b, celkového chlorofylu (a+b) a obsahu karotenoidů v listech sledovaných rostlin oproti variantě kontrolní. Yactayo et al. (2013); Ramírez et al. (2014); Rolando et al. (2015) uvádějí, že při omezení vody byl u rostlin brambor také zaznamenán zvýšený obsah celkového chlorofylu. Anjum et al. (2003b) se ve své práci zabývali změnou obsahu chlorofylu za podmínek nedostatku vody u ječmenů a v souladu s výsledky této diplomové práce zjistili, že obsah chlorofylu b byl do jisté míry zvýšen v ječmeni S-84728.

Naopak Elsobky & Desoky (2017) zaznamenali snížení obsahu chlorofylu b, celkového chlorofylu a obsahu karotenoidů vlivem delšího období bez závlahy. Podobný trend popisují Manivannan et al. (2007), u kterých byl vlivem sucha statisticky průkazně snížen obsah chlorofylu a, chlorofylu b, celkového chlorofylu a obsahu karotenoidů u 5 vybraných odrůd slunečnice.

U všech stresovaných variant byl ve *fázi rehydratace* (**25. a 39. den**) evidován statisticky průkazný vyšší obsah chlorofylu a, chlorofylu b, celkového chlorofylu (a+b) a obsah karotenoidů v listech sledovaných rostlin oproti variantě kontrolní, což je v souladu s výsledky Holé et al. (2007). Podle těchto autorů byl po obnovení závlahy u některých

genotypů kukuřice (inbrední rodičovská linie 2023, F1 kříženec CE704×2023 a F2 generace [(2023×CE704)×(2023×CE704)]) evidován vyšší obsah fotosyntetických pigmentů než u kontrolních rostlin.

6.4 Stanovení obsahu prolinu

Jedním z mechanismů, jak rostliny zabraňují ztrátám vody je syntéza osmoprotektantu prolinu (Mundree et al. 2002; Ramanjulu & Bartels 2002; Hong-Bo et al. 2006). Prolin je pravděpodobně nejrozšířenější osmolyt, který se hromadí v rostlinách jako reakce na stresové podmínky (Delauney et al. 1993; Rascio et al. 1994; Ali & Ashraf 2011; Theocharis et al. 2012; Fujisawa et al. 2018). Podle Vašákové & Hradecké (1994); Abra et al. (2019) je hladina prolinu v rostlinách užitečným indikátorem poškození suchem. Tan & Halloran (1982); Mattioni et al. (1997); Verslues & Sharp (1999); Serraj & Sinclair (2002) popisují zvýšenou akumulaci prolinu v listech, zatímco je rostlina vystavena stresu ze sucha, což potvrzují Van-Heerden & De-Villiers (1996) u pšenice a Ober & Sharp (1994) u kukuřice.

Během působení stresu ze sucha dochází k nadměrné produkci ROS, které oxidací narušují rovnováhu buňky (Frýdlová et al. 2009; Manna et al. 2019). Akumulace prolinu působí jako ochranný mechanismus pro udržení ROS na rovnovážné úrovni a snižuje poškození buněčných membrán, čímž je zvyšována tolerance k vodnímu stresu (Mittler et al. 2004; Yamada et al. 2005; Sarkadi et al. 2006).

Exogenní aplikace prolinu může být potenciální možností pro zvýšení jeho hladiny v rostlinách a také k navýšení jeho role v toleranci k suchu (Fischer et al. 2005; Farooq et al. 2009b; Hussain et al. 2018). Příznivá role prolinu při zvyšování tolerance k suchu byla například popsána u obilinin (Rajagopal & Sinha 1980; Vendruscolo et al. 2007), rýže (Hsu et al. 2003) a hrachu (Alexieva et al. 2001).

V **Grafu 10** je znázorněn obsah prolinu, kde u všech stresovaných variant (**11. den, fáze dehydratace**) nebyl zaznamenán statisticky průkazný rozdíl v obsahu prolinu oproti variantě kontrolní, což potvrzují Abro et al. (2019). Tito autoři, ve své práci u pšenice pod působením vodního stresu, nezaznamenali statisticky průkazný rozdíl v obsahu prolinu u genotypu TD-1 mezi stresovanou a kontrolní variantou. Krivosudská et al. (2007) v souladu s výsledky uvádějí, že u genotypu hrachu Svit nebyl v roce 2006 statisticky průkazný rozdíl obsahu prolinu mezi stresovanou variantou během dehydratace a variantou kontrolní. Dle Walderny et al. (1974) se prolin v listech čiroku (*Sorghum bicolor* 'Pioneer 846') a sóji (*Glycine max* 'Calland') významně nehromadil, dokud nebyly rostliny silně namáhány vodním stresem a viditelně zvadlé.

Varianty **SS** (3,46 mg.g⁻¹ FM, **17. den, fáze dehydratace**), **SP** (3,07 mg.g⁻¹ FM, **17. den, fáze dehydratace**), **SSP** (2,60 mg.g⁻¹ FM, **17. den, fáze dehydratace**) a **S** (2,55 mg.g⁻¹ FM, **17. den, fáze dehydratace**) dosahovaly statisticky průkazně vyššího obsahu prolinu vlivem dehydratace oproti variantě kontrolní (0,42 mg.g⁻¹ FM, **17. den**). Zvýšení obsahu prolinu v důsledku nedostatku vody bylo pozorováno u tabáku (Frýdlová et al. 2009), čekanky (Kovár & Černý 2009), bavlny (Ronde et al. 2000), cizrny (Mafakheri et al. 2010), kukuřice (Voetberg & Sharp 1991; Anjum et al. 2017), slunečnice (Manivannan et al. 2007) nebo pšenice (Al-Tabbal et al. 2005; Ahmed et al. 2017).

V souladu se zmíněnými poznatky je rovněž práce dle Masoudi-Sadaghiani et al. (2011), kde bylo vlivem omezeného zavlažování zaznamenáno statisticky významné navýšení obsahu prolinu u brambor (*Solanum tuberosum* L.). Zvýšení obsahu prolinu v důsledku nedostatku vody bylo také pozorováno ve studii Krivosudské et al. (2007) a Abra et al. (2019). Krivosudská et al. (2007) zaznamenali u genotypu hrachu Svit v roce 2005 statisticky průkazně vyšší obsah prolinu u stresovaných rostlin než u varianty kontrolní. Abro et al. (2019) ve své studii rovněž uvádějí, že vlivem dehydratace dosahovaly genotypy pšenice BWSN-1010, IBWSN-1025, ESW-9525, Khirman a Chakwal-86 statisticky významně vyššího obsahu prolinu oproti variantě kontrolní.

U všech stresovaných variant (**SS**, **SSP**, **SP** a **S**) byl ve fázi *rehydratace* (**25.**, **31.** a **39. den**) zaznamenán statisticky významně vyšší obsah prolinu ve srovnání s variantou kontrolní, což je v rozporu s tvrzením dle Voetberga & Sharpa (1991); Hareho & Cresse (1997); Yoshida et al. (1997); Havlové et al. (2007). Podle těchto autorů dochází k poklesu koncentrace prolinu po obnovení závlivky u stresovaných rostlin.

6.5 Stanovení výnosu hlíz

Sucho způsobuje významné snížení růstu, vývoje i samotného výnosu rostlin (Chaves & Oliveira 2004; Jaleel et al. 2009; Hussain et al. 2018). Různé studie uvádějí negativní účinky stresu ze sucha na růst bavlny (Zhao et al. 2012), rajčat (Starck et al. 2000), rýže (Hussain et al. 2016; Wang et al. 2016), cizrny (Fang et al. 2010), fazolu (Miller & Burke 1983; Singh 1995; Gohari 2013), cukrové třtiny (Thakur et al. 2010; Anjum et al. 2011; Zhu et al. 2013) nebo brambor (Svensson et al. 2002; Zarzyńska et al. 2017). Rovněž bylo publikováno, že stres ze sucha snižuje výšku rostlin, plochu listů, průměr stonku a rostlinnou biomasu u různých polních plodin (Apel & Hirt 2004; Farooq et al. 2009b; Zheng et al. 2016).

Deficit vody snižuje růstové a metabolické aktivity, což vede ke snížení agronomických a výnosových vlastností plodin (Hussain et al. 2018). Ve srovnání s jinými druhy se brambor (*Solanum tuberosum* L.) řadí mezi rostliny citlivé na sucho, kdy nedostatek vody během období zakládání hlíz snižuje výnos do větší míry než sucho v jiných růstových fázích (Van Loon 1981; Liu et al. 2006a).

Z **Grafu 11** vyplývá, že vlivem vodního stresu byl u všech stresovaných variant (**SP**, **SSP**, **S** a **SS**) zaznamenán statisticky průkazně nižší výnos hlíz oproti variantě kontrolní, což je v souladu s výsledky u brambor (Porter et al. 1999; Saeed et al. 2008; Shahnazari et al. 2008; Jovanovic et al. 2010; Xie et al. 2012; Yactayo et al. 2013). Podle těchto autorů, kteří se zabývali využitím různých variant zavlažovacích strategií, byl u variant s deficitem vody (DI) evidován nižší výnos oproti variantám plně zavlažovaným (FI).

Dále byl zaznamenán pokles výnosu vyvolaný suchem například u cukrové třtiny (Vasantha et al. 2005), kukuřice (Kamara et al. 2003), pšenice (Barnabás et al. 2008), slunečnice (Tahir et al. 2002), bavlny (Pettigrew 2004), sóji (Frederick et al. 2001; Brevedan & Egli 2003; Ghassemmi-Golezani & Lotfi 2012), arašídů (Furlan et al. 2012), fazolu (Emam et al. 2010; Ghassemmi-Golezani et al. 2010; Mathobo et al. 2017) a cizrny (Davies et al. 1999; Fang et al. 2010; Kashiwagi et al. 2015).

7. Závěr

V diplomové práci byl sledován a hodnocen efekt aplikace stimulačních látek při vodním stresu u brambor (*Solanum tuberosum* L.). Pokusným materiálem byla odrůda Ranomi a pokus založený ve skleníkových podmínkách byl rozdělen do pěti variant (**K**, **SS** – Energen 3D PLUS, **SSP** – Energen 3D PLUS a Prolin, **SP** – Prolin, **S**). Délka pokusu byla 45 dnů a hodnocenými fyziologickými parametry byla výměna plynů (fotosyntéza, transpirace, stomatální vodivost) a fluorescence chlorofylů. Dále byl sledován obsah chlorofylu, obsah prolinu a průměrný výnos hlíz u pokusných variant.

Ze získaných výsledků vyplývají následující závěry:

- Vlivem vodního stresu byla u varianty **SS**, **SSP** a **SP** ve *fázi dehydratace* (**11.** a **17. den**) zaznamenána statisticky průkazně nižší rychlost fotosyntézy, rychlost transpirace a stomatální vodivost oproti variantě **K**.

- Ve *fázi rehydratace* (**45. den**) byla navýšena rychlost fotosyntézy a transpirace vlivem stimulačních látek a osmoprotektantů u variant **SS**, **SSP** a **SP**. Nejvyšší rychlost fotosyntézy a transpirace byla u varianty **SP** a společně s variantou **SSP** dosahovaly statisticky průkazně vyšších hodnot oproti variantě **K**, varianta **SS** nedosahovala statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

- Ve *fázi rehydratace* (**45. den**) byla navýšena stomatální vodivost vlivem stimulačních látek a osmoprotektantů u variant **SS**, **SSP** a **SP**. Varianta **SP** dosahovala statisticky průkazně vyšších hodnot oproti variantě **K**, varianty **SS** a **SSP** nedosahovaly statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

- Vliv vodního deficitu statisticky průkazně snížil maximální kvantový výtěžek PS II varianty **SSP** (**11. den, fáze dehydratace**), u variant **SS**, **SP** (**11. den, fáze dehydratace**) nebyl zaznamenán statisticky významný rozdíl hodnot oproti variantě **K**. **Den 17. (fáze dehydratace)** neměl působící vodní stres vliv na maximální kvantový výtěžek PS II u variant **SS**, **SSP** a **SP**.

- Ve *fázi rehydratace* (**39. den**) byl vlivem osmoprotektantu zaznamenán nejvyšší maximální kvantový výtěžek PS II u varianty **SP**. Varianta **SP** dosahovala statisticky průkazně vyšších hodnot oproti variantě **K**, varianty **SS** a **SSP** nedosahovaly statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

- Vlivem vodního stresu byl u varianty **SS** ve *fázi dehydratace* (**11. den**) zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů (CCI) oproti variantě **K**, varianty **SSP** a **SP** nedosahovaly statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**. Ve *fázi dehydratace* (**17. den**) byl vlivem vodního stresu zaznamenán u variant **SS**, **SSP** a **SP** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů (CCI) a obsah prolinu oproti variantě **K**.

- Ve *fázi rehydratace* byl vlivem stimulačních látek a osmoprotektantů zaznamenán u variant **SS**, **SSP** a **SP** statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylů (CCI) oproti variantě **K**.

- Ve *fázi dehydratace* (**11. den**) neměl působící vodní stres vliv na obsah chlorofylu a , chlorofylu b , celkového chlorofylu ($a+b$), obsah karotenoidů a obsah prolinu u variant **SS**, **SSP** a **SP**.

- Vlivem vodního stresu byl u varianty **SS** ve fázi *dehyratace* (**17. den**) zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu a oproti variantě **K**, varianty **SSP** a **SP** nedosahovaly statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

- Vlivem vodního stresu byl u variant **SS**, **SSP** ve fázi *dehyratace* (**17. den**) zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu b, celkového chlorofylu (a+b) a obsah karotenoidů oproti variantě **K**, varianta **SP** nedosahovala statisticky významných rozdílů ve srovnání s variantou **K**.

- Ve fázi *rehydratace* (**25.**, **31.** a **39. den**) byl vlivem stimulačních látek a osmoprotektantů zaznamenán statisticky průkazně vyšší obsah chlorofylu a, chlorofylu b, celkového chlorofylu (a+b), obsah karotenoidů a obsah prolinu u variant **SS**, **SSP** a **SP** oproti variantě **K**.

- Vlivem vodního deficitu byl u variant **SS**, **SSP** a **SP** zaznamenán statisticky průkazně nižší průměrný výnos hlíz oproti variantě **K**.

- Na základě výsledků vyplývá, že hypotéza byla potvrzena. Stimulační látky a osmoprotektanty pozitivně ovlivňovaly fyziologický stav rostlin v období stresu a snižovaly tak jeho dopady na rostlinu.

8. Literatura

Abro AA, Memon S, Abro SA, Magsi FH, Soomro AA, Mahar NA, Chang BH. 2019. Influence of additional amino acids in growth of different wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Journal of Plant Nutrition* **42**:2539-2551.

ADC BioScientific Ltd. 2007. Lcpro+ Portable Photosynthesis System Instruction manual. ADC BioScientific Ltd., Hoddesdon.

Afkari BA, Qasimov N, Yarnia M. 2009. Effects of drought stress and potassium on some of the physiological and morphological traits of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars. *J Food Agric Environ* **7**:448-451.

AGRA HB s.r.o. 2020. Velmi rané odrůdy. AGRA HB s.r.o., Havlíčkův Brod. Available from <http://www.agrahb.cz/velmi-rane.php> (accessed March 2020).

Ahmad I, Hellebust JA. 1988. The Relationship between Inorganic Nitrogen Metabolism and Proline Accumulation in Osmoregulatory Responses of Two Euryhaline Microalgae. *Plant Physiol* **88**:348-354.

Ahmadi A, Siosemardeh A. 2005. Investigation on the physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photosynthetic rate, stomatal conductance, and non-stomatal limitations. *International Journal of Agriculture and Biology* **7**:807-811.

Ahmadi SH, Andersen MN, Plauborg F, Poulsen RT, Jensen CR, Sepaskhah AR, Hansen S. 2010. Effects of irrigation strategies and soils on field-grown potatoes: Gas exchange and xylem [ABA]. *Agricultural Water Management* **97**:1486-1494.

Ahmed M, Hassan F, Qadir G, Shaheen FA, Aslam MA. 2017. Response of proline accumulation in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) under rainfed conditions. *Journal of Agricultural Meteorology* **73**:147-55.

Ahuja I, De Vos RCH, Bones AM, Hall RD. 2010. Plant molecular stress responses face climate change. *Trends Plant Sci* **15**:664-674.

Alexieva V, Ivanov S, Sergiev I, Karanov E. 2003. Interaction between stresses. *Bulgarian Journal of Plant Physiology* **29**:1-17.

Alexieva V, Sergiev I, Mapelli S, Karanov E. 2001. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant Cell Environ* **24**:1337-1344.

Ali Q, Ashraf M. 2011. Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: growth, photosynthesis, water relations and oxidative defence mechanism. *Journal of Agronomy and Crop Science* **197**:258-271.

Al-Tabbal JA, Ayad JY, Kafawin OM. 2005. Effect of Water Deficit and Plant Growth Regulators on Leaf Chlorophyll, Proline and Total Soluble Sugar Content of Two Durum Wheat Cultivars (*Triticum turgidum* L. var. *durum*). *Dirasat, Agricultural Sciences* **32**:195-204.

Ames M, Spooner DM. 2008. DNA from herbarium specimens settles a controversy about origins of the European potato. *Am J Bot* **95**:252-257.

Anjum F, Yaseen M, Rasool E, Wahid A, Anjum S. 2003a. Water stress in barley (*Hordeum vulgare* L.) I. effect on morphological characters. *Pak J Agric Sci* **40**:45-49.

Anjum F, Yaseen M, Rasul E, Wahid A, Anjum S. 2003b. Water stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). II. Effect on chemical composition and chlorophyll contents. *Pak J Agric Sci* **40**:45-49.

Anjum S, Xie X, Wang L, Saleem M, Man C, Lei W. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *J African Agri Res* **6**:2026-2032.

Anjum SA, et al. 2017. Drought Induced Changes in Growth, Osmolyte Accumulation and Antioxidant Metabolism of Three Maize Hybrids. *Front Plant Sci* **8**:69.

Apel K, Hirt H. 2004. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol* **55**:373-399.

Aranda I, Castro L, Pardos M, Gil L, Pardos JA. 2005. Effects of the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management* **210**:117-129.

Araus JL, Slafer GA, Royo C, Serret MD. 2008. Breeding for yield potential and stress adaptation in cereals. *Critical Reviews in Plant Sciences* **27**:377-412.

Ashraf M, Mehmood S. 1990. Response of four *Brassica* species to drought stress. *Environmental and Experimental Botany* **30**:93-100.

Ashraf MA, Harris PJC. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica* **51**:163-190.

Ashraf MA., Harris PJC. 2005. Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches. Food Products Press, Binghamton.

Athar HR, Ashraf M. 2009. Strategies for Crop Improvement Against Salinity and Drought Stress: An Overview. Pages 1-16 in Ashraf M, Ozturk M, Athar HR, editors. *Salinity and Water Stress: Improving Crop Efficiency*. Springer-Verlag, Berlin.

Atkin OK, Millar AH, Gardstrom P, Day DA. 2000. Photosynthesis, Carbohydrate Metabolism and Respiration in Leaves of Higher Plants. Pages 154-170 in Leegood RC,

Sharkey TD, Caemmerer S, editors. Advances in photosynthesis, Photosynthesis: Physiology and Metabolism. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Atkinson NJ, Lilley CJ, Urwin PE. 2013. Identification of genes involved in the response of Arabidopsis to simultaneous biotic and abiotic stresses. *Plant Physiology* **162**:2028-2041.

Atwell BJ, Kriedemann PE, Turnbull CGN. 1999. *Plants in Action: Adaptation in Nature, Performance in Cultivation*. Macmillan Education Australia Pty Ltd, Melbourne.

Bailey-Serres J, Mittler R. 2006. The Roles of Reactive Oxygen Species in Plant Cells. *Plant Physiology* **141**:311-315.

Bandurska H, Jozwiak W. 2010. A comparison of the effects of drought non proline accumulation and peroxidases activity in leaves of *Festuca rubra* L. and *Lolium perenne* L. *Societatis Botanicorum Poloniae* **79**:111-116.

Barnabás B, Jäger K, Fehér A. 2008. The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant Cell Environ* **31**:11-38.

Barra M, Correa J, Salazar E, Sagredo B. 2013. Response of Potato (*Solanum tuberosum* L.) Germplasm to Water Stress Under In Vitro Conditions. *American Journal of Potato Research* **90**:591-606.

Bárta J, Bártová V. 2007. Bílkoviny hlíz bramboru (*Solanum tuberosum* L.). Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice.

Bárta J, Čurn V. 2004. Potato tuber proteins – classification, characterization, importance. *Chem Listy* **98**:373-378.

Bárta J, et al. 2008. Okopaniny. Pages 241-251 in Prugar J, editor. *Kvalita rostlinných produktů na prahu 3. tisíciletí. Výzkumný ústav pivovarský a sladařský, Praha*.

Bartels D, Sunkar R. 2005. Drought and Salt Tolerance in Plants. *Critical Reviews in Plant Sciences* **24**:23-58.

Basu S, Ramegowda V, Kumar A, Pereira A. 2016. Plant adaptation to drought stress. *F1000 Res* **5**:1554.

Bates LS, Waldren RP, Teare ID. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and soil* **39**:205-207.

Beneragama CK, Kumara GDK. 2018. Evaluation of Bermuda grass (*Cynodon dactylon* (L.) Pers.) and Bahia grass (*Paspalum notatum* Flugge) for short-term drought tolerance targeting low-maintenance landscaping. *International Journal of Applied Sciences and Biotechnology* **6**:12-16.

Ben-Shem A, Frolow F, Nelson N. 2003. Crystal structure of plant Photosystem I. *Nature* **426**:630-635.

Bentley J. 2016. World History of the Potato. *Revista Latinoamericana De La Papa* **19**:76-81.

Betrán FJ, Ribaut JM, Beck D, Gonzalez de León D. 2003. Genetic diversity, specific combining ability, and heterosis in tropical maize under stress and nonstress environments. *Crop Science* **43**:797-806.

Bhargava S, Sawant K. 2013. Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding* **132**:21-32.

Bhau BS, Sharma DK, Bora M, Gosh S, Puri S, Borah B, Kumar DG, Wann SB. 2016. Molecular Markers and Crop Improvement. Pages 379-406 in Tuteja N, Gill SS, editors. *Abiotic stress response in plants*. Wiley, New York.

Bláha L, Hnilička F. 2007. Růst významu vlastností kořenů v měnících se klimatických podmínkách střední Evropy. Pages 13-20 in Bláha L, Hnilička F, editors. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Bláha L, Pazderů K. 2013. Influence of the Root and Seed Traits on Tolerance to Abiotic Stress. Pages 89-112 in Stoytcheva M, Zlatev R, editors. *Agricultural Chemistry*. InTech, Rijeka.

Blankenship RE. 2014. *Molecular Mechanisms of Photosynthesis*. John Wiley and Sons, New York.

Blum A. 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential – are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research* **56**:1159-1168.

Blum A. 2016. Stress, strain, signaling, and adaptation – not just a matter of definition, *Journal of Experimental Botany* **67**:562-565.

Bódi Z, Pepó P. 2007. Trends of pollen production and tassel area index in yellow lines, hybrids and blue corn landraces. *Cereal Research Communications* **35**:277-280.

Bodlaender KBA, Van de Waart M, Marinus J. 1986. Effects of drought on water use, photosynthesis and transpiration of potatoes. *Drought, photosynthesis and transpiration*. Pages 44-54 in Beekman AGB, Louwes KM, Dellaert LMW, Neele AEF, editors. *Potato research of tomorrow*. Pudoc, Wageningen.

Borowitzka MA. 2018. The 'stress' concept in microalgal biology – homeostasis, acclimation and adaptation. *J Appl Phycol* **30**:2815-2825.

Bota J, Flexas J, Medrano H. 2004. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress? *New Phytol* **162**:671-681.

Bougouffa S, Radovanovic A, Essack M, Bajic VB. 2014. DEOP: a database on osmoprotectants and associated pathways. *Database: the journal of biological databases and curation* (25326239) DOI: 10.1093/database/bau100.

Boyer JS. 1982. Plant productivity and environment. *Science* **218**:443-448.

Bradeen JM, Haynes KG. 2011. Introduction to Potato. Pages 2-15 in Bradeen JM, Kole CH, editors. *Genetics, Genomics and Breeding of Potato*. CRC Press, Boca Raton.

Bradshaw JE, Bonierbale MW. 2010. Potatoes. Pages 1-52 in Bradshaw JE, editor. *Root and Tuber Crops*. Springer, New York.

Bradshaw JE, Mackay GR. 1994. Breeding Strategies for Clonally Propagated Potatoes. Pages 467-497 in Bradshaw JE, Mackay GR, editors. *Potato Genetics*. CAB International, Wallingford.

Bradshaw JE, Ramsay G. 2009. Potato origin and production. Pages 1-26 in Jaspreet S, Lovedeep K, editors. *Advances in potato chemistry and technology*. Academic Press, San Diego.

Bresson J, Vasseur F, Dauzat M, Koch G, Granier C, Vile D. 2015. Quantifying spatial heterogeneity of chlorophyll fluorescence during plant growth and in response to water stress. *Plant Methods* **11**:1-14.

Brestič M, Olšovská K. 2001. Vodný stres rastlín – príčiny, dôsledky, perspektívy. SPU, Nitra.

Brestič M. 1996. Vodný režim, rastové a akumulčné procesy jarného ječmeňa. *Rostlinná výroba* **42**:481-487.

Brestič M. 2001. Determination of sensitive sites in photosynthesis during longterm plant dehydration. *Journal of Central European Agriculture* **2**:217-226.

Brevedan RE, Egli DB. 2003. Short periods of water stress during seed filling, leaf senescence, and yield of soybean. *Crop Science* **43**:2083-2088.

Brown CR. 1993. Origin and history of the potato. *American Potato Journal* **70**:363-373.

Bruce WB, Edmeades GO, Barker TC. 2002. Molecular and physiological approaches to maize improvement for drought tolerance. *Journal of Experimental Botany* **53**:13-25.

Bunphan D, Sinsiri N, Wanna R. 2019. Application of SCMR and Fluorescence for chlorophyll measurement in sugarcane. *International Journal of Geomate* **16**:33-38.

Burg MB, Ferraris JD. 2008. Intracellular organic osmolytes: function and regulation. *Journal of Biological Chemistry* **283**:7309-7313.

Buschmann C, Langsdorf G, Lichtenthaler HK. 2000. Imaging of the blue, green and red fluorescence emission of plants. *Photosynthetica* **38**:483-491.

Calder IR, Reid I, Nisbet TR, Green JC. 2003. Impact of lowland forests in England on water resources: Application of the Hydrological Land Use Change model. *Water Resources Research* **39**:1319-1328.

Campos MKFD, Carvalho KD, Souza FSD, Marur CJ, Pereira LFP, Filho JCB., Vieira LGE. 2011. Drought tolerance and antioxidant enzymatic activity in transgenic 'Swingle' citrumelo plants over-accumulating proline. *Environmental and Experimental Botany* **72**:242-250.

Cattivelli L, Rizza F, Badeck FW, Mazzucotelli E, Mastrangelo AM, Francia E, Stanca AM. 2008. Drought tolerance improvement in crop plants: an integrated view from breeding to genomics. *Field crops research* **105**:1-14.

Cerkal R. 2011. Stresy a produkční výkonnost polních plodin. Mendelova univerzita v Brně. Available from http://web2.mendelu.cz/af_291_sklad/habilitacni_prednasky/habilitacni_prednaska_cerkal.pdf (accessed January 2020).

Cobbett C, Goldsbrough P. 2002. Phytochelatins and metallothioneins: roles in heavy metal detoxification and homeostasis. *Annual Review of Plant Biology* **53**:159-182.

Condon AG, Richards RA, Rebetzke GJ, Farquhar GD. 2004. Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany* **55**:2447-2460.

Contreras A, Ciampi L, Padulosi S, Spooner D. 1993. Potatogermplasm collecting expedition to the Guaitecas and chonos Archipelagos, Chile, 1990. *Potato Research* **36**:309-316.

Coombs JJ, Frank LM, Douches DS. 2004. An applied fingerprinting system for cultivated potato using simple sequence repeats. *Am J Potato Res* **81**:243-250.

Cornic G, Massacci A. 1996. Leaf photosynthesis under drought stress. Pages 347-366 in Baker NR, editor. *Photosynthesis and the Environment*. Springer, Dordrecht.

Cramer GR, et al. 2007. Water and salinity stress in grapevines: early and late changes in transcript and metabolite profiles. *Functional and Integrative Genomics* **7**:111-134.

Cramer GR, Urano K, Delrot S, Pezzotti M, Shinozaki K. 2011. Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective. *BMC Plant Biol* **11**:163.

Cramer GR. 2010. Abiotic stress and plant responses from the whole vine to the genes. *Australian Journal of Grape Wine Research* **16**:86-93.

Csajbók J, Kutasy E, Hunyadi BE, Lesznyák M. 2007. Comparing the photosynthetic activity of maize, winter wheat, potato and some significant weed. *Cereal Research Communications* **35**:325-328.

Csajbók J, Kutasy E, Hunyadi BE, Lesznyák M. 2008. Effect of soil moisture on the photosynthetic activity and transpiration of plants. *Cereal Research Communications* **36**:603-606.

Cudlín P, Novotný R, Moravec I, Chmelíková E. 2001. Retrospective evaluation of the response of montane forest ecosystems to multiple stress. *Ekológia* **20**:108-124.

Černý I. 2003. Okopaniny (Cukrová repa, Čakanka obyčejná, Topinambur, Zemiaky). ÚVTIP, Nitra.

Český statistický úřad. 2019. Soupis ploch osevů – k 31. 5. 2019. ČSÚ. Available from <https://www.czso.cz/csu/czso/soupis-ploch-osevu-k-31-5-2019#> (accessed December 2019).

Čížek M, Hamouz K, Lachman J. 2009. Složení hlíz bramboru z hlediska lidské výživy. Pages 83-106 in Čepl J, editor. *Konzumní brambory na poli, zahradě a v kuchyni*. Výzkumný ústav bramborářský, Havlíčkův Brod.

DaCosta M, Huang B. 2006. Osmotic adjustment associated with variation in bentgrass tolerance to drought stress. *J Am Soc Hortic Sci* **131**:338-344.

Dalil B, Ghassemi-Golezani K, Moghaddam M, Raey Y. 2010. Effects of seed viability and water supply on leaf chlorophyll content and grain yield of maize (*Zea mays*). *J Food Agric Environ* **8**:399-402.

Dastborhan S, Ghassemi-Golezani K. 2015. Influence of seed priming and water stress on selected physiological traits of borage. *Folia Horticulturae* **27**:151-159.

Daszkowska-Golec A, Szarejko I. 2013. Open or Close the Gate – Stomata Action Under the Control of Phytohormones in Drought Stress Conditions. *Frontiers in Plant Science* **4**:138.

Davidson JF, Schiestl RH. 2001. Mitochondrial respiratory electron carriers are involved in oxidative stress during heat stress in *Saccharomyces cerevisiae*. *Molecular and Cellular Biology* **21**:8483-8489.

Davies SL, Turner NC, Siddique KHM, Plummer JA, Leport L. 1999. Seed growth of desi and kabuli chickpea (*Cicer arietinum* L.) in a short season Mediterranean-type environment. *Aust J Exp Agric* **39**:181-188.

De Jong H, Sieczka JB, De Jong W. 2011. The Complete Book of Potatoes: What Every Grower and Gardener Needs to Know. Timber Press, Portland.

De Jong H. 2016. Impact of the Potato on Society. Am J Potato Res **93**:415-429.

Delauney AJ, Verma DPS. 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. The Plant Journal **4**:215-223.

Delauney AJ, Hu C, Kavi AA, Kishor PB, Verma DPS. 1993. Cloning of ornithine δ -aminotransferase cDNA from *Vigna aconitifolia* by trans-complementation in *Escherichia coli* and regulation of proline biosynthesis. J Biol Chem **268**:18673-18678.

Demming-Adams B, Winter K, Kruger A, Ozygan FC. 1988. Zeaxanthin and Heat Dissipation of Excess Light Energy in *Nerium oleander* Exposed to a Combination of High Light and Water Stress. Plant Physiol **87**:17-24.

Diviš J, Zlatohlávková M. 2007. Poradenské listy pro ekologické zemědělce: Brambor hlíznatý (*Solanum tuberosum*). Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice.

Doods KS. 1962. Classification of cultivated potatoes. Pages 517-539 in Correl DS, editor. The potato and its wild relatives. Texas Research Foundation, Renner.

Drake PL, Froend RH, Franks PJ. 2013. Smaller, faster stomata: scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. Journal of Experimental Botany **64**:495-505.

Drapal M, Farfan-Vignolo ER, Gutierrez OR, Bonierbale M, Mihovilovich E, Fraser PD. 2017. Identification of metabolites associated with water stress responses in *Solanum tuberosum* L. clones. Phytochemistry **135**:24-33.

EGT system spol. s.r.o. 2020. Výrobní list – přípravek ENERGEN 3D PLUS. EGT system spol. s.r.o., Otice. Available from <https://www.auxieffect.cz/content/uploads/2020/02/vyrobkovy-list-energen-3d-plus-cr.pdf> (accessed March 2020).

Eiasu BK, Soundy P, Hammes PS. 2007. Response of potato (*Solanum tuberosum*) tuber yield components to gel-polymer soil amendments and irrigation regimes. New Zealand journal of crop and horticultural science **35**:25-31.

Eldakak M, Ahmed M, Asif M, Milad SIM, Nawar AI, Aslam Z, Goyal A, Rohila JS. 2014. Drought Resistance in Small Grain Cereal Crops. Pages 405-426 in Pessaraki M, editor. Handbook of plant and crop physiology. CRC Press, Boca Raton.

Elsobky EA, Desoky EM. 2017. Influence of Irrigation Interval, Bio and Mineral Fertilization and their Interactions on some Physiological, Anatomical Features and Productivity of Maize. Zagazig Journal of Agricultural Research **44**:23-40.

- Emam Y, Shekoofa A, Salehi F, Jalali AH. 2010. Water stress effects on two common bean cultivars with contrasting growth habits. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences* **9**:495-499.
- Estill K, Delaney RH, Smith WK, Ditterline RL. 1991. Water relations and productivity of alfalfa leaf chlorophyll variants. *Crop Sci* **31**:1229-1233.
- Fang X, Turner NC, Yan G, Li F, Siddique KH. 2010. Flower numbers, pod production, pollen viability, and pistil function are reduced and flower and pod abortion increased in chickpea (*Cicer arietinum* L.) under terminal drought. *Journal of experimental botany* **61**:335-345.
- Fanizza G, Ricciardi L, Bagnulo C. 1991. Leaf greenness measurements to evaluate water stressed genotypes in *Vitis vinifera*. *Euphytica* **55**:27-31.
- Farmer EE. 2001. Surface-to-air signals. *Nature* **411**:854-856.
- Farooq M, Aziz T, Wahid A, Lee DJ, Siddique KHM. 2009a. Chilling tolerance in maize: agronomic and physiological approaches. *Crop Pasture Sci* **60**:501-516.
- Farooq M, Gogoi N, Barthakur S, Baroowa B, Bharadwaj N, Alghamdi SS, Siddique KHM. 2017. Drought stress in grain legumes during reproduction and grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science* **203**:81-102.
- Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA. 2009b. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron Sustain Dev* **29**:185-212.
- Fedina LS, Popova AV. 1996. Photosynthesis, photorespiration and proline accumulation in water-stressed pea leaves. *Photosynthetica* **32**:213-220.
- Fischer RA, Sayre KD, Reynolds MP. 2005. Osmotic adjustment in wheat in relation to grain yield under water deficit environments. *Agronomy Journal* **97**:1062-1071.
- Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbó M. 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol Plant* **127**:343-352.
- Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, Sharkey TD. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biology* **6**:269-279.
- Forbes JC, Watson RD. 1992. *Plants in Agriculture*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Foyer CH, Lelandais M, Kunert KJ. 1994. Photooxidative stress in plants. *Physiologia plantarum* **92**:696-717.

Frederick JR, Camp CR, Bauer PJ. 2001. Drought-stress effects on branch and main stem seed yield and yield components of determinate soybean. *Crop Sci* **41**:759-763.

Frýdlová Z, Wilhelmová N, Havlová M, Vaňková R, Gubiš J. 2009. Vliv sucha a teplotního šoku na aktivity antioxidantních enzymů v rostlinách tabáku se zvýšenou hladinou prolinu. Pages 176-180 in Bláha L, Hnilička F, editors. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2009. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Fu J, Huang B. 2001. Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two cool-season grasses to localized drought stress. *Environ Exp Bot* **45**:105-114.

Fujisawa I, Kitamura Y, Kato R, Aoki K. 2018. Crystal structures of resorcin [4] arene and pyrogallol [4] arene complexes with proline: A model for proline recognition through CH \cdots π interaction. *Journal of Molecular Structure* **1163**:336-344.

Furlan A, Llanes A, Luna V, Castro S. 2012. Physiological and biochemical responses to drought stress and subsequent rehydration in the symbiotic association peanut *Bradyrhizobium* sp. *ISRN Agron* **2012**:1-8.

Gaspar T, Franck T, Bisbis B, Kevers C, Jouve L, Hausman JF, Dommes J. 2002. Concepts in plant stress physiology: Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regulation* **37**:263-285.

Gest H. 2002. History of the word photosynthesis and evolution of its definition. *Photosynthesis Research* **73**:7-10.

Ghannoum O. 2009. C₄ photosynthesis and water stress. *Annals of Botany* **103**:635-644.

Ghassemi-Golezani K, Lotfi R. 2012. Response of soybean cultivars to water stress at reproductive stages. *International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences* **17**:198-202.

Ghassemi-Golezani K, Mardfar RA. 2008. Effect of limited irrigation on growth and yield of common bean. *J Plant Sci* **3**:230-235.

Ghassemi-Golezani K, Zafarani-Moattar P, Raey Y, Mohammadi A. 2010. Response of pinto bean cultivars to water deficit at reproductive stages. *Journal of Food, Agriculture and Environment* **8**:801-804.

Gibson DJ. 2015. *Methods in Comparative Plant Population Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

Giordano M. 2013. Homeostasis: an underestimated focal point of ecology and evolution. *Plant science* **211**:92-101.

Girma F, Haile D. 2014. Effects of supplemental irrigation on physiological parameters and yield of faba bean (*Vicia faba* L.) varieties in the highlands of Bale, Ethiopia. *J Agron* **13**:29-34.

Glendinning DR. 1975. Neotuberosum: a new potato breeding material. 1. The origin, composition and development of the Tuberosum and Neo-Tuberosum gene pools. *Potato Res* **18**:256-261.

Glendinning DR. 1983. Potato Introductions and Breeding Up to the Early 20th Century. *The New Phytologist* **94**:479-505.

Gloser J, Prášil I. 1998. Fyziologie stresu (Physiology of stress). Pages 412-432 in Procházka S, Macháčková I, Krekule J, Šebánek J, editors. *Fyziologie rostlin*. Academia, Praha.

Gohari AA. 2013. Effects of water infiltration of soil on yield and water use efficiency of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *International Journal of Agronomy and Plant Production* **4**:459-463.

Goodrich CE. 1863. The origination and test culture of seedling potatoes. *Trans NYS Agric Soc* **23**:89-134.

Gordon LK. 1992. Functional characteristics of adaptive senescence of excised wheat roots. *Physiology and Biochemistry of Cultivated Plants* **24**:128-133.

Gouveia CS, Gananca JF, De Nóbrega HG, De Freitas JG, Lebot V, De Carvalho MÂP. 2019. Drought avoidance and phenotypic flexibility of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) under water scarcity conditions. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* **47**:1037-1046.

Gouveia CS, Gananca JF, Lebot V, De Carvalho MÂP. 2020. Changes in oxalate composition and other nutritive traits in root tubers and shoots of sweet potato (*Ipomoea batatas* L. [Lam.]) under water stress. *Journal of the Science of Food and Agriculture* **100**:1702-1710.

Gunasekera D, Berkowitz GA. 1993. Use of transgenic plants with Rubisco antisense DNA to evaluate the rate limitation of photosynthesis under water stress. *Plant Physiology* **103**:629-635.

Haas BJ, et al. 2009. Genome sequence and analysis of the Irish potato famine pathogen *Phytophthora infestans*. *Nature* **461**:393-398.

Haberle J, Trčková M, Růžek P. 2008. Příčiny nepříznivého působení vlivu sucha a dalších abiotických faktorů na příjem a využití živin obilninami a možnosti jeho omezení. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.

Hall AE. 2012. Heat Stress. Pages 118-131 in Shabala S, editor. *Plant Stress Physiology*. CABI, Cambridge.

- Hall DO, Rao KK. 1999. Photosynthesis. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hamdy A, Ragab R, Scarascia-Mugnozza E. 2003. Coping with water scarcity: Water saving and increasing water productivity. *Irrigation and Drainage* **52**:3-20.
- Hardigan MA, et al. 2017. Genome diversity of tuber-bearing *Solanum* uncovers complex evolutionary history and targets of domestication in the cultivated potato. *Proc Natl Acad Sci* **114**:9999-10008.
- Hare PD, Cress WA. 1997. Metabolic implications of stress – induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation* **21**:79-102.
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Gill SS, Fujita M. 2014. Drought stress responses in plants, oxidative stress and antioxidant defense. Pages 209-249 in Gill SS, Tuteja N, editors. *Climate Change and Plant Abiotic Stress Tolerance*. Wiley, Weinheim.
- Havaux M, Lannoye R. 1983. Chlorophyll fluorescence induction: a sensitive indicator of water stress in maize plants. *Irrigation science* **4**:147-151.
- Havaux M. 1998. Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. *Trends in plant science* **3**:147-151.
- Havlová M, Cvikrová M, Malbeck J, Dobrev P, Dobrá J, Gaudinová A, Gubiš J, Vaňková R. 2007. Vliv sucha a zvýšené teploty na hladiny ployaminů, cytokininů, kyseliny abscisové a auxinu v rostlinách tabáku se zvýšenou hladinou prolinu. Pages 425-428 in Bláha L, Hnilička F, editors. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Hawkes JG. 1990. *The Potato, Evolution, Biodiversity and Genetic Resources*. Belhaven Press, London.
- Hawkes JG. 1994. Origins of cultivated potatoes and species relationships. Pages 3-42 in Bradshaw JE, Mackay GR, editors. *Potato Genetics*. CAB International, Wallingford.
- Hayat S, Hayat Q, Alyemeni MN, Wani AS, Pichtel J, Ahmad A. 2012. Role of proline under changing environments. A review. *Plant Signaling & Behavior* **11**:1456-1466.
- Hazrati S, Tahmasebi-Sarvestani Z, Modarres-Sanavy SAM, Mokhtassi-Bidgoli A, Nicola S. 2016. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. *Plant Physiology and Biochemistry* **106**:141-148.
- Hejtnák V, Križková J. 2004. The effect of water stress on photosynthesis of spring barley. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* **496**:241-249.
- Hejtnák V. 2003a. Využití izotopové metody (¹⁵N), spalné kalorimetrie a gazometrie v produkční fyziologii ječmene jarního a špenátu setého. ČZU, Praha.

Hejnák V. 2003b. The effect of drought on production of dry matter in spring barley (*Hordeum vulgare* L., cv. Amulet, Krona and historical cv. Nürnberg). *Scientia Agriculturae Bohemica* **34**:121-128.

Heldt WH, Werdan K, Milovancev M, Geller G. 1973. Alkalization of the chloroplast stroma caused by light-dependent proton flux into the thylakoid space. *Biochimica et biophysica acta* **314**:224-241.

Hijmans RJ, Gavrilenko T, Stephenson S, Bamberg J, Salas A, Spooner DM. 2007. Geographical and environmental range expansion through polypody in wild potatoes (*Solanum* section *Petota*). *Global Ecology and Biogeography* **16**:485-495.

Hlaváč J. 1964. *Zemiaky*. Slovenské vydavateľstvo pôdohospodárskej literatúry, Bratislava.

Hnilička F, Hniličková H, Holá D, Kočová M, Rothová O. 2008. The effect of soil drought on gases exchange in the leaves of maize (*Zea mays* L.). *Cereal Research Communications* **36**:895-898.

Hnilička F, Hniličková H. 2016. Obecná koncepcie stresu. Pages 2-27 in Hnilička F, Středa T, editors. *Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresory*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Hniličková H, Hnilička F, Krofta K. 2008. The effect of weather on the hops's photosynthesis and transpiration rate. *Cereal Research Communications* **36**:887-890.

Hniličková H, Hnilička F, Svoboda P, Kořen J, Martínková J. 2009. The impact of water deficit on selected physiological characteristics of juvenile hop plants (*Humulus lupulus* L.). *Cereal research communications* **37**:301-304.

Hniličková H, Hnilička F. 2007. Vliv vodního deficitu na vybrané fyziologické charakteristiky chmele. Pages 192-195 in Bláha L, Hnilička F, editors. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Ho TD, Sachs MM. 2008. Environmental control of gene expression and stress proteins in plants. Pages 157-180 in Flowers TJ, Jones HG, Jones MB, editors. *Plants under stress: Biochemistry, Physiology and Ecology and their Application to Plant Improvement*. Cambridge University Press, Cambridge.

Holá D, et al. 2009. Fyziologické a biochemické parametry inbredních a hybridních genotypů kukuřice vystavených vodnímu deficitu. Pages 130-135 in Bláha L, Hnilička F, editors. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2009*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Holá D, Kočová M, Rothová O, Kholová J, Benešová M, Červinková H. 2007. Změny fyziologických a morfologických znaků u tří generací kukuřice (*Zea Mays* L.) v důsledku

vodního deficitu. Pages 294-298 in Bláha L, Hnilička F, editors. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Hong Z, Lakkineni K, Zhang Z, Verma DPS. 2000. Removal of feedback inhibition of Δ 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiol* **122**:1129-1136.

Hong-Bo S, Xiao-Yan C, Li-Ye C, Xi-Ning Z, Gang W, Yong-Bing Y, Chang-Xing Z, Zan-Min H. 2006. Investigation on the relationship of proline with wheat anti-drought under soil water deficits. *Colloids and Surfaces B Biointerfaces* **53**:113-119.

Houba M, et al. 2007. Poznejte, pěstujte, používejte brambory. Europlant, Praha.

Hrabě J, Gál R, Buňka F, Rop O, Růžičková J. 2011. Základy zbožíznalství potravin. UTB, Zlín.

Hrabě J, Komár A. 2003. Technologie, zbožíznalství a hygiena potravin. VVŠ PV, Vyškov.

Hruška L, et al. 1974. Brambory. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.

Hsiao TC, Xu LK. 2000. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress: biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of experimental botany* **51**:1595-1616.

Hsu SY, Hsu YT, Kao CH. 2003. The effect of polyethylene glycol on proline accumulation in rice leaves. *Biol Plant* **46**:73-78.

Hussain HA, Hussain S, Khaliq A, Ashraf U, Anjum SA, Men S, Wang L. 2018. Chilling and Drought Stresses in Crop Plants: Implications, Cross Talk, and Potential Management Opportunities. *Front Plant Sci* **9**:393.

Hussain S, Khan F, Cao W, Wu L, Geng M. 2016. Seed priming alters the production and detoxification of reactive oxygen intermediates in rice seedlings grown under sub-optimal temperature and nutrient supply. *Front Plant Sci* **7**:439.

Chapin FS, Matson PA, Mooney HA. 2002. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer Verlag, New York.

Chapin FS, Matson PA, Vitousek P. 2011. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer Verlag, New York.

Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann Bot* **103**:551-560.

Chaves MM, Oliveira MM. 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany* **55**:2365-2384.

Chaves MM. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* **42**:1-16.

Chimenti CA, Marcantonio M, Hall AJ. 2006. Divergent selection for osmotic adjustment results in improved drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) in both early growth and flowering phases. *Field Crops Res* **95**:305-315.

Choudhury FK, Rivero RM, Blumwald E, Mittler R. 2017. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. *The Plant Journal* **90**:856-867.

Chutia J, Borah SP. 2012. Water stress effects on leaf growth and chlorophyll content but not the grain yield in traditional rice (*Oryza sativa* Linn.) genotypes of Assam, India II. Protein and proline status in seedlings under PEG induced water stress. *American Journal of Plant Sciences* **3**:971-980.

Ishibashi Y, Yamaguchi H, Yuasa T, Iwaya-Inoue M, Arima S, Zheng SH. 2011. Hydrogen peroxide spraying alleviates drought stress in soybean plants. *Journal of plant physiology* **168**:1562-1567.

Iturbe-Ormaetxe I, Escuredo PR, Arrese-Igor C, Becana M. 1998. Oxidative damage in pea plants exposed to water deficit or paraquat. *Plant physiology* **116**:173-181.

Jackson MT, Hawkes JG, Rowe PR. 1980. An ethnobotanical field study of primitive potato varieties in Peru. *Euphytica* **29**:107-113.

Jackson PA. 2001. Directions for physiological research in breeding: Issues from a breeding perspective. Pages 11-16 in Reynolds MP, Ortiz-Monasterio JI, McNab A, editors. *Application of physiology in wheat breeding*. CIMMYT, Mexico.

Jaleel CA, Gopi R, Sankar B, Gomathinayagam M, Panneerselvam R. 2008a. Differential responses in water use efficiency in two varieties of *Catharanthus roseus* under drought stress. *C R Biol* **331**:42-7.

Jaleel CA, Manivannan P, Lakshmanan GMA, Gomathinayagam M, Panneerselvam R. 2008b. Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits. *Colloids Surf B Biointerfaces* **61**:298-303.

Jaleel CA, Manivannan P, Wahid A, Farooq M, Al-Juburi HJ, Somasundaram R, Panneerselvam R. 2009. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *Int J Agric Biol* **11**:100-105.

Janča J, Zentrich JA. 1994. *Herbář léčivých rostlin A-D*. Eminent, Praha.

Jansky SH, Simon R, Spooner DM. 2008. A Test of Taxonomic Predictivity: Resistance to Early Blight in Wild Relatives of Cultivated Potato. *Phytopathology* **98**:680-687.

Jaspers P, Kangasjärvi J. 2010. Reactive oxygen species in abiotic stress signaling. *Physiologia Plantarum* **138**:405-413.

Jefferies RA. 1992. Effects of drought on chlorophyll fluorescence in potato (*Solanum tuberosum* L.). Plant water status and the kinetics of chlorophyll fluorescence. *Potato research* **35**:25-34.

Jefferies RA. 1994. Drought and chlorophyll fluorescence in field-grown potato (*Solanum tuberosum*). *Physiologia Plantarum* **90**:93-97.

Jenks MA, Hasegawa PM. 2005. *Plant abiotic stress*. Blackwell Publishing, Oxford.

Jezdinský A, Abdelaziz ME, Pokluda R, Petříková K. 2009. Vliv vodního stresu na vybrané charakteristiky rajčat. Pages 271-274 in Bláha L, Hnilička F, editors. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2009*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Jovanovic Z, Stikic R, Vucelic-Radovic B, Paukovic M, Brocic Z, Matovic G, Rovcanin S, Mojevic M. 2010. Partial root-zone drying increases WUE, N and antioxidant content in field potatoes. *European Journal of Agronomy* **33**:124-131.

Jun J, Novák F. 2008. *Sto let organizovaného českého bramborářství: 1908-2008*. Ústřední bramborářský svaz České republiky, Havlíčkův Brod.

Kaczmarczyk A, Rokka VM, Keller ERJ. 2011. Potato Shoot Tip Cryopreservation. A Review. *Potato Res* **54**:45-79.

Kamara AY, Menkir A, Badu-Apraku B, Ibikunle O. 2003. The influence of drought stress on growth, yield and yield components of selected maize genotypes. *J Agric Sci* **141**:43-50.

Kamiya N, Shen JR. 2003. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II from *Thermosynechococcus vulcanus* at 3.7 Å resolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**:98-103.

Karolewski P. 1996. Role of proline in higher plants under conditions of abiotic stress. *Wiadomosci Botaniczne* **40**:67-81.

Karukstis KK. 1991. Chlorophyll fluorescence as a physiological probe of the photosynthetic apparatus. Pages 769-795 in Scheer H, editor. *Chlorophylls*. CRC Press, Boca Raton.

Kashiwagi J, Krishnamurthy L, Purushothaman R, Upadhyaya HD, Gaur PM, Gowda CLL, Ito O, Varshney RK. 2015. Scope for improvement of yield under drought through the root traits in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Field Crop Res* **170**:47-54.

Kaur C, Pareek A, Singla-Pareek SL. 2019. Perception of Stress Environment in Plants. Pages 163-186 in Sopory S, editor. *Sensory Biology of Plants*. Springer, Singapore.

Kenny ST, Hummer KE, Henning JA. 2005. Photosynthetic measurement in hop (*Humulus*). *Acta Horticulturae* **668**:241-248.

Kiani SP, et al. 2007. Genetic analysis of plant water status and osmotic adjustment in recombinant inbred lines of sunflower under two water treatments. *Plant Sci* **172**:773-787.

Kiani SP, Maury P, Sarrafi A, Grieu P. 2008. QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Plant science* **175**:565-573.

Kirnak H, Kaya C, Higgs D, Gercek S. 2001. A long-term experiment to study the role of mulches in the physiology and macro-nutrition of strawberry grown under water stress. *Australian journal of agricultural research* **52**:937-943.

Klem K. 2006. Využití fluorescence chlorofylu v rostlinolékařství (Chlorophyll fluorescence use in plant health care). *Rostlinolékař* **17**:23-25.

Kong CH, Zhang SZ, Li YH, Xia ZC, Yang XF, Meiners SJ, Wang P. 2018. Plant neighbor detection and allelochemical response are driven by root-secreted signaling chemicals. *Nature communications* **9**:1-9.

Kosová K, Vítámvás P, Prášil IT, Renaut J. 2011. Plant proteome changes under abiotic stress – Contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *Journal of Proteomics* **74**:1301-1322.

Kováč K, et al. 2001. Ekologické pestovanie zemiakov (Veľkopolšne i v záhradkách). ÚVDTIP-NOI, Nitra.

Kovár M, Černý I. 2009. Aplikácia nitrofenolátov ovplyvňuje toleranciu čakanky na sucho. Pages 365-372 in Bláha L, Hnilička F, editors. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2009. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Kovár P, Gregorová H. 2009. Dopad vodného stresu na obsah asimilačních pigmentov trávnikových druhov tráv pestovaných v bezzávlahových podmienkach. Pages 99-103 in Bláha L, Hnilička F, editors. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2009. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Koyro HW, Ahmad P, Geissler N. 2012. Abiotic Stress Responses in Plants: An Overview. Pages 1-28 in Ahmad P, Prasad M, editors. *Environmental Adaptations and Stress Tolerance of Plants in the Era of Climate Change*. Springer, New York.

Kranner I, Minibayeva FV, Beckett RP, Seal CE. 2010. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytologist* **188**:655-673.

Krause GH, Weis E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual review of plant biology* **42**:313-349.

Krivosudská E, Brestič M, Olšovská K, Filová A, Ferencová J, Dobrodenka M. 2007. Akumulácia voľného prolínu v listoch vybraných odrôd hrachu (*Pisum sativum* L.) počas prehlbujúceho sa sucha. Pages 465-469 in Bláha L, Hnilička F, editors. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Kůdela V, Ackermann P, Prášil TJ, Rod J, Veverka K. 2013. Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění. Academia, Praha.

Kulshrestha VP, Chowdhury S. 1987. A new selection criterion for yield in wheat. Theoretical and applied genetics **74**:275-279.

Kutnar F. 2005. Malé dějiny brambor. Nová tiskárna Pelhřimov, Pelhřimov.

Lanna AC, Mitsuzono ST, Terra TGR, Pereira VR, Carvalho MADF. 2016. Physiological characterization of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes, water-stress induced with contrasting response towards drought. Australian Journal of Crop Science **10**:1-6.

Larcher W. 1987. Streß bei Pflanzen. Naturwissenschaften **74**:158-167.

Larcher W. 2001. Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Stressbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt. Eugen Ulmer-Verlag, Stuttgart.

Larcher W. 2003. Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Springer-Verlag, Heidelberg.

Larcher, W. 1995. Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and stress Physiology of Functional Groups. Springer-Verlag, Heidelberg.

Lawlor DW, Cornic G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant, Cell and Environment **25**:275-294.

Levitt J. 1980. Responses of Plants to Environmental Stresses: Water, Radiation, Salt and Other Stresses. Academic Press, New York.

Levitt J. 1982. Stress terminology. Pages 437-479 in Turner NC, Kramer PJ, editors. Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley-Interscience, New York.

Li C, Jiang D, Wollenweber B, Li Y, Dai T, Cao W. 2011. Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat. Plant Sci **180**:672-678.

Li R, Guo P, Baum M, Grando S, Ceccarelli S. 2006. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. Agricultural Sciences in China **5**:751-757.

- Li S, Pezeshki SR, Goodwin S. 2004. Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*). *Acta Oecologica* **25**:17-22.
- Li Y, Shen H, Zhou Q, Qian K, Lee TVD, Huang S. 2017. Changing Ploidy as a Strategy: The Irish Potato Famine Pathogen Shifts Ploidy in Relation to Its Sexuality. Pages 45-52 in Harris JM, editor. The American Phytopathological Society, Saint Paul.
- Li Z, Wakao S, Fischer BB, Niyogi KK. 2009. Sensing and responding to excess light. *Annu Rev Plant Biol* **60**:239-260.
- Liang X, Zhang L, Natarajan SK, Becker DF. 2013. Proline Mechanisms of Stress Survival. *Antioxid Redox Signal* **19**:998-1011.
- Liao JX, Chany J, Wang GX. 2005. Stomatal density and gas exchange in six wheat cultivars. *Cereal Research Communications* **33**:719-726.
- Lichtenthaler HK, Miede JA. 1997. Fluorescence imaging as a diagnostic tool for plant stress. *Trends in Plant Science* **2**:316-320.
- Lichtenthaler HK. 1996. Vegetation stress: An introduction to the stress concept in plants. *J Plant Physiol* **148**:4-14.
- Lichtenthaler HK. 1998. The Stress Concept in Plants. An Introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences* **851**:187-198.
- Lister CE, Munro J. 2000. Nutrition and health qualities of potatoes – a future focus. *Crop & Food Research Confidential Report No* **143**:4-39.
- Liu F, Jensen CR, Andersen MN. 2004a. Drought stress effect on carbohydrate concentration in soybean leaves and pods during early reproductive development: its implication in altering pod set. *Field Crops Res* **86**:1-13.
- Liu F, Jensen CR, Shahanzari A, Andersen MN, Jacobsen SE. 2005. ABA regulovala stomatální kontrolu a fotosyntetickou účinnost využití vody brambor (*Solanum tuberosum* L.) během progresivního sušení půdy. *Plant Science* **168**:831-836.
- Liu F, Shahnazari A, Andersen MN, Jacobsen SE, Jensen CR. 2006a. Effects of deficit irrigation (DI) and partial root drying (PRD) on gas exchange, biomass partitioning, and water use efficiency in potato. *Scientia Horticulturae* **109**:113-117.
- Liu F, Shahnazari A, Andersen MN, Jacobsen SE, Jensen CR. 2006b. Physiological responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) to partial root-zone drying: ABA signalling, leaf gas exchange, and water use efficiency. *Journal of Experimental Botany* **57**:3727-3735.
- Liu M, Qi H, Zhang ZP, Song ZW, Kou TJ, Zhang WJ, Yu JL. 2012. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence to drought stress in two maize cultivars. *Africal Journal of Agricultural Research* **7**:4751-4760.

Liu Z, Yan H, Wang K, Kuang T, Zhang J, Guo L, An X, Chang W. 2004b. Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72 Å resolution. *Nature* **428**:287-292.

Loggini B, Scartazza A, Brugnoli E, Navari-Izzo F. 1999. Antioxidative Defense System, Pigment Composition, and Photosynthetic Efficiency in Two Wheat Cultivars Subjected to Drought. *Plant Physiol* **119**:1091-1100.

Love SL, Pavek JJ. 2008. Positioning the potato as primary food source of vitamin C. *American Journal of Potato Research* **85**:277-285.

Lu C, Zhang J. 1998. Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition in wheat plants. *Functional Plant Biology* **25**:883-892.

Lu LH, Li YM, Hu YK. 2005. Effect of water stress on photosynthetic characteristics and yield characters of two wheat cultivars with different resistances to drought. *Journal of Agricultural University of Hebei* **28**:15-30.

Luo HJ, Zheng ZB, Luo S, Pan YS, Liu XH. 2007. Changes in leaf characters of loquat under repeated drought stresses. *Acta Horticulturae* **750**:417-422.

Mackerron DKL, Jefferies RA. 1988. The distributions of tuber sizes in droughted and irrigated crops of potato. Observations on the effect of water stress on graded yields from differing cultivars. *Potato Research* **31**:269-278.

Mafakheri A, Siosemardeh AF, Bahramnejad B, Struik PC, Sohrabi Y. 2010. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian journal of crop science* **4**:580.

Mahajan S, Tuteja N. 2005. Cold, salinity and drought stresses: An overview. *Archives of Biochemistry and Biophysics* **444**:139-158.

Makbul S, Güler NS, Durmus N, Güven S. 2011. Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. *Turkish Journal of Botany* **35**:369-377.

Malik A, Hassan F, Waheed A, Qadir G, Asghar R. 2006. Interactive effects of irrigation and phosphorus on green gram (*Vigna radiata* L.). *Pak J Bot* **38**:1119-1126.

Manion PD. 1981. *Tree disease concepts*. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs.

Manivannan P, Jaleel CA, Sankar B, Kishorekumar A, Somasundaram R, Lakshmanan GA, Panneerselvam R. 2007. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids and Surfaces B Biointerfaces* **59**:141-149.

Manna M, Achary VMM, Reddy MK. 2019. ROS Signaling and Its Role in Plants. Pages 361-388 in Sopory S, editor. *Sensory Biology of Plants*. Springer, Singapore.

Mansour MMF. 1998. Protection of plasma membrane of onion epidermal cells by glycinebetaine and proline against NaCl stress. *Plant Physiology and Biochemistry* **36**:767-772.

Masoudi-Sadaghiani F, Babak AM, Zardoshti MR, Hassan RSM, Tavakoli A. 2011. Response of proline, soluble sugars, photosynthetic pigments and antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.) to different irrigation regimes in greenhouse condition. *Australian Journal of Crop Science* **5**:55.

Massacci A, Nabiev SM, Pietrosanti L, Nematov SK, Chernikova TN, Thor K, Leipner J. 2008. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiol Biochem* **46**:189-195.

Mathobo R, Marais D, Steyn JM. 2017. The effect of drought stress on yield, leaf gaseous exchange and chlorophyll fluorescence of dry beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultural Water Management* **180**:118-125.

Mattioni C, Lacerenza NG, Troccoli A, Leonardis AM, Fonzo N. 1997. Water and salt stress – induced alterations in proline metabolism of *Triticum durum* seedlings. *Physiologia Plantarum* **101**:787-92.

Maxwell K, Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *J Exp Bot* **51**:659-668.

Mazín VA. 2017. Zmírnění negativních dopadů klimatických změn na zemědělskou krajinu. Pages 29-47 in Talián F, editor. *Klimatické změny a my: šumavské ozvěny na pozadí novelizace zákona o ochraně přírody a krajiny 2016*. Fortuna, Praha.

McCue KF, Hanson AD. 1990. Drought and salt tolerance: towards understanding and application. *Trends Biotech* **8**:358-362.

Mckersie BD, Leshem YY. 1994a. Chilling stress. Pages 79-103 in Mckersie BD, Leshem YY, editors. *Stress and Stress Coping in Cultivated Plants*. Springer, Dordrecht.

Mckersie BD, Leshem YY. 1994b. Water and drought stress. Pages 148-180 in Mckersie BD, Leshem YY, editors. *Stress and Stress Coping in Cultivated Plants*. Springer, Dordrecht.

Medrano H, Escalona JM, Bota J, Gulias J, Flexas J. 2002. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Ann Bot* **89**:895-905.

Meng ZJ, Bian XM, Liu AN, Pang HB, Wang HZ. 2006. Effect of regulated deficit irrigation on physiological and photosynthetic characteristics of winter wheat and its optimized combination with agronomic techniques. *Journal of Triticeae Crops* **26**:86-92.

Mescht VDA, Ronde DJA, Rossouw FT. 1999. Chlorophyll fluorescence and chlorophyll content as a measure of drought tolerance in potato. *South African journal of science* **95**:407-412.

Míča B, Vokál B. 1995. Bramborový škrob, jeho význam a podmínky tvorby v hlízách. *Bramborářství* **3**:11-13.

Miller DE, Burke DW. 1983. Response of Dry Beans to Daily Deficit Sprinkler Irrigation 1. *Agronomy Journal* **75**:775-778.

Miller G, Suzuki N, Ciftci-Yilmaz S, Mittler R. 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, cell & environment* **33**:453-467.

Mishra RS. 2004. *Photosynthesis in Plants*. Discovery Publishing House, New Delhi.

Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, Van Breusegem F. 2004. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science* **9**:490-498.

Mittler R, Vanderauwera S, Suzuki N, Miller G, Tognetti VB, Vandepoele K, Gollery M, Shulaev V, Van Breusegem F. 2011. ROS signaling: the new wave? *Trends in plant science* **16**:300-309.

Mittler R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science* **11**:15-19.

Miyashita K, Tanakamaru S, Maitani T, Kimura K. 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and experimental botany* **53**:205-214.

Mohammadkhani N, Heidari R. 2007. Effects of water stress on respiration, photosynthetic pigments and water content in two maize cultivars. *Pakistan Journal of Biological Sciences* **10**:4022-4028.

Mohammadkhani N, Heidari R. 2008. Water Stress Induced Stomatal Closure in Two Maize Cultivars. *Research Journal of Biological Sciences* **3**:750-754.

Mokričková J, Salaš P. 2009. Vplyv pomocných pôdnych látok na kvalitu škôlkarských výpsetkov pestovaných v kontajneroch. Pages 249-253 in Bláha L, Hnilička F, editors. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2009*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Montagu KD, Woo KC. 1999. Recovery of tree photosynthetic capacity from seasonal drought in the wet-dry tropics: the role of phyllode and canopy processes in *Acacia auriculiformis*. *Functional Plant Biology* **26**:135-145.

Morgan P. 1990. Effects of Abiotic Stresses on Plant Hormone Systems. Pages 113-146 in Alscher RG, Cumming JR, editors. Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms. Wiley-Liss, New York.

Mrkva R. 1999. Péče o genofond lesních dřevin z pohledu ochrany lesa. Lesnická práce **78**:301-303.

Mullins E, Milbourne D, Petti C, Doyle-Prestwich BM, Meade C. 2006. Potato in the age of biotechnology. Trends in Plant Science **11**:254-260.

Mundree SG, et al. 2002. Physiological and molecular insights into drought tolerance. African Journal of Biotechnology **1**:28-38.

Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. Plant, Cell & Environment **25**:239-250.

Nátr L. 1998. Fotosyntéza. Pages 124-173 in Procházka S, Macháčková I, Krekule J, Šebánek J, editors. Fyziologie rostlin. Academia, Praha.

Navari-Izzo F, Quartacci MF, Pinzino C, Rascio N, Vazzana C, Sgherri CLM. 2000. Protein Dynamics in Thylakoids of the Desiccation-Tolerant Plant *Boea hygropetrica* During Dehydration and Rehydration. Plant Physiol **124**:1427-1436.

Nayyar H, Gupta D. 2006. Differential sensitivity of C₃ and C₄ plants to water deficit stress: association with oxidative stress and antioxidants. Environ Exp Bot **58**:106-113.

Nedbal L, Soukupová J, Kaftan D, Whitmarsh J, Trtílek M. 2000. Kinetic imaging of chlorophyll fluorescence using modulated light. Photosynthesis Research **66**:3-12.

Nejad TS, Bakhshande A, Nasab SB, Payande K. 2010. Effect of drought stress on corn root growth. Rep Opin **2**:47-52.

Nielsen ET, Orcutt DM. 1996. The physiology of plant under Stress: Abiotic factors. John Wiley and Sons, New York.

Ober ES, Sharp RE. 1994. Proline Accumulation in Maize (*Zea mays* L.) Primary Roots at Low Water Potentials. Plant Physiol **105**:981-987.

Ogaya R, Peñuelas J. 2003. Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. Environ Exp Bot **50**:137-148.

Ohashi Y, Nakayama N, Saneoka H, Fujita K. 2006. Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants. Biologia Plantarum **50**:138-141.

Okrasná školka Svrkyně s.r.o. 2020. Substráty a hnojiva – Gramoflor 70l. Okrasná školka Svrkyně s.r.o., Svrkyně. Available from <http://www.zahradnictvisvrkyne.cz/produkt/gramoflor-70l/> (accessed March 2020).

O'Neill PM, Shanahan JF, Schepers JS. 2006. Use of chlorophyll fluorescence assessments to differentiate corn hybrid response to variable water conditions. *Crop Science* **46**:681-687.

Opti-Sciences. 2005. OS1-FL Chlorophyll Fluorometer. Opti-Sciences, Inc, Hudson. Available from <http://www.optisci.com/datasheet/os1-fl.pdf> (accessed March 2020).

Orcutt DM, Nilsen ET. 2000. *The Physiology of Plants under Stress: Soil and Biotic Factors*. John Wiley and Sons, New York.

Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, Tran LS. 2014. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science* **5**:1-8.

Otieno DO, Schmidt MWT, Adiku S, Tenhunen J. 2005. Physiological and morphological response to water stress in two *Acacia* species from contrasting habitats. *Tree Physiol* **25**:361-371.

Paknejad F, Nasri M, Moghadam HT, Zahedi H, Alahmadi MJ. 2007. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content and grain yield of wheat cultivars. *J Biol Sci* **7**:841-847.

Pandey P, Ramegowda V, Senthil-Kumar M. 2015. Shared and unique responses of plants to multiple individual stresses and stress combinations: physiological and molecular mechanisms. *Front Plant Sci* **6**:723.

Pařez J, Kuchařová H. 2001. *Hyberní v Praze: dějiny františkánské koleje Neposkvrněného početí Panny Marie v Praze (1629-1786)*. Oswald, Praha.

Patakas A, Noitsakis B. 1999. Osmotic adjustment and partitioning of turgor responses to drought in grapevines leaves. *Am J Enol Vitic* **50**:76-80.

Pazdera J, Bečka D, Capouchová I, Dvořák P, Křivánek J, Kuchtová P, Štolcová M, Urban J. 2007. *Pěstování rostlin – cvičení*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Peleg Z, Apse M, Blumwald E. 2011. Engineering Salinity and Water-Stress Tolerance in Crop Plants: Getting Closer to the Field. *Advances in Botanical Research* **57**:405-443.

Penella C, Nebauer SG, López-Galarza S, San Bautista A, Rodríguez-Burruezo A, Calatayud A. 2014. Evaluation of some pepper genotypes as rootstocks in water stress conditions. *Hortic Sci* **41**:192-200.

Peng Z, Lu Q, Verma DP. 1996. Reciprocal regulation of Δ 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase and proline dehydrogenase genes controls proline levels during and after osmotic stress in plants. *Mol Gen Genet* **253**:334-341.

Perez-Perez JG, Robles JM, Tovar JC, Botia P. 2009. Response to drought and salt stress of lemon 'Fino 49' under field conditions: water relations, osmotic adjustment and gas exchange. *Sci Hortic* **122**:83-90.

Pervez MA, Ayub CM, Khan HA, Shahid MA, Ashraf I. 2009. Effect of drought stress on growth, yield and seed quality of tomato (*Lycopersicon esculentum* L.). *Pakistan Journal of Agricultural Sciences* **46**:174-178.

Pettigrew WT. 2004. Physiological consequences of moisture deficit stress in cotton. *Crop Sci* **44**:1265-1272.

Pinheiro C, Chaves MM. 2011. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *J Exp Bot* **62**:869-882.

Piterková J, Tománková K, Luhová L, Petřivalský M, Peč P. 2005. Oxidativní stres: Lokalizace tvorby aktivních forem kyslíku a jejich degradace v rostlinném organismu. *Chemické listy* **99**:455-466.

Polle A, Rennenberg H. 1993. Significance of antioxidants in plant adaptation to environmental stress. Pages 263-273 in Fowden L, Mansfield T, Stoddart J, editors. *Plant Adaptation to Environmental Stress*. Chapman & Hall, London.

Porra RJ, Thompson WA, Kriedemann PE. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta* **975**:384-394.

Porter GA, Bradbury WB, Sisson JA, Opena GB, McBurnie JC. 1999. Soil management and supplemental irrigation effects on potato: I. Soil properties, tuber yield, and quality. *Agronomy Journal* **91**:416-425.

Pospíšilová J, Synková H, Rulcová J. 2000. Cytokinins and water stress. *Biology of Plant* **43**:321-328.

Prakash M, Ramachandran K. 2000. Effects of Moisture Stress and Anti-transpirants on Leaf Chlorophyll. *Journal of Agronomy and Crop Science* **184**:153-156.

Prasch CM, Sonnewald U. 2015. Signaling events in plants: stress factors in combination change the picture. *Environmental and Experimental Botany* **114**:4-14.

Prášil O. 2003. Fluorescence chlorofylu jako metoda studia fotosyntézy a diagnostiky porostu. *Živa* **6**:249-252.

Pritchard J, Fricke W, Tomos D. 1996. Turgor-regulation during extension growth and osmotic stress of maize roots. An example of single-cell mapping. *Plant and Soil* **187**:121.

Pritchard J, Wyn-Jones RG, Tomos AD. 1991. Turgor, growth and rheological gradients of wheat roots following osmotic stress. *Journal of Experimental Botany* **42**:1043-1049.

Prugar J, et al. 2008. Kvalita rostlinných produktů na prahu 3. tisíciletí. Výzkumný ústav pivovarský a sladařský, Praha.

Rahimi A, Hosseini SM, Pooryoosef M, Fateh I. 2010. Variation of leaf water potential, relative water content and SPAD under gradual drought stress and stress recovery in two medicinal species of *Plantago ovata* and *P. psyllium*. *Plant Ecophysiology* **2**:53-60.

Rains DW. 2008. Plant tissue and protoplast culture: applications to stress physiology and biochemistry. Pages 157-180 in Flowers TJ, Jones HG, Jones MB, editors. *Plants under stress: Biochemistry, Physiology and Ecology and their Application to Plant Improvement*. Cambridge University Press, Cambridge.

Rajagopal V, Sinha SK. 1980. Influence of exogenously supplied proline on relative water content in wheat and barley. *Indian J Exp Biol* **18**:1523-1524.

Raker CM, Spooner DM. 2002. Chilean tetraploid cultivated potato, *Solanum tuberosum*, is distinct from the Andean populations: microsatellite data. *Crop Science* **42**:1451-1458.

Ramanjulu S, Bartels D. 2002. Drought- and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell Environ* **25**:141-151.

Ramírez DA, Yactayo W, Gutiérrez R, Mares V, De Mendiburu F, Posadas A, Quiroz R. 2014. Chlorophyll concentration in leaves is an indicator of potato tuber yield in water-shortage conditions. *Scientia Horticulturae* **168**:202-209.

Rascio A, Platani C, Scalfati G, Tonti A, Di Fonzo N. 1994. The Accumulation of Solutes and Water Binding Strength in Durum Wheat. *Physiol Plant* **90**:715-721.

Reddy RA, Chaitanya KV, Vivekanandan M. 2004. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J Plant Physiol* **161**:1189-1202.

Rhodes D, Pich PJ, Brunk DG, Ju GC, Rhodes JC, Pauly MH, Hansen LA. 1989. Development of two isogenic sweet corn hybrids differing for glycinebetaine content. *Plant Physiology* **91**:1112-1121.

Rich AE. 1983. *Potato Diseases*. Academic Press, London.

Richardson AD, Duigan SP, Berlyn GP. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist* **153**:185-194.

Rimski-Korsakov H, Rubio G, Lavado RS. 2009. Effect of water stress in maize crop production and nitrogen fertilizer fate. *Journal of Plant Nutrition* **32**:565-578.

Ripley B, Frole K, Gilbert M. 2010. Differences in drought sensitivities and photosynthetic limitations between co-occurring C₃ and C₄ (NADP-ME) Panicoid grasses. *Annals of Botany* **105**:493-503.

Rivero RC, Hernández PS, Rodríguez EMR, Mertín JD, Romeo CD. 2003. Mineral concentrations in cultivar of potatoes. *Food chemistry* **83**:247-253.

Roháček K, Soukupová J, Barták M. 2008. Chlorophyll fluorescence: a wonderful tool to study plant physiology and plant stress. Pages 41-104 in Schoefs B, editor. *Plant Cell Compartments-Selected Topics*. Research Signpost, Kerala.

Roháček K. 2002. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships. *Photosynthetica* **40**:13-29.

Roháček K. 2011. Indukce fluorescence chlorofylu *in vivo* v průběhu primární fotosyntézy u vyšších rostlin. Biologické centrum AV ČR, v.v.i. – Ústav molekulární biologie rostlin. Available from <https://adoc.tips/ekotech-fluorescence-chlorofylu-in-vivo-1.html> (accessed February 2020).

Rolando J L, Ramírez DA, Yactayo W, Monneveux P, Quiroz R. 2015. Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Environmental and Experimental Botany* **110**:27-35.

Ronde DJA, Mescht VDA, Steyn HSF. 2000. Proline accumulation in response to drought and heat stress in cotton. *Afr Crop Sci J* **8**:85-92.

Rontein D, Dieuaide-Noubhani M, Dufourc EJ, Raymond P, Rolin D. 2002. The metabolic architecture of plant cells stability of central metabolism and flexibility of anabolic pathways during the growth cycle of tomato cells. *Journal of Biological Chemistry* **277**:43948-43960.

Rosenow DT, Quisenberry JE, Wendt CW, Clark LE. 1983. Drought tolerant sorghum and cotton germplasm. *Agricultural Water Management* **7**:207-222.

Roy JC, Vidal C, Fargues J, Boulard T. 2008. CFD based determination of temperature and humidity at leaf surface. *Computers and Electronics in Agriculture* **61**:201-212.

Rubin BA. 1966. *Fyziologie rostlin*. Československé akademie věd Academia, Praha.

Rybáček V, et al. 1988. *Brambory*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.

Saccardy K, Cornic G, Brulfert J, Reyss A. 1996. Effect of drought stress on net CO₂ uptake by *Zea* leaves. *Planta* **199**:589-595.

Saccardy K, Pineau B, Roche O, Cornic G. 1998. Photochemical efficiency of photosystem II and xanthophyll cycle components in *Zea mays* leaves exposed to water stress and high light. *Photosynthesis Research* **56**:57-66.

Saeed H, Grove IG, Kettlewell PS, Hall NW. 2008. Potential of partial rootzone drying as an alternative irrigation technique for potatoes (*Solanum tuberosum*). *Annals of Applied Biology* **152**:71-80.

Salaman RN. 1949. The history and social influence of the potato. Cambridge University Press, Cambridge.

Salehi-Lisar SY, Bakhshayeshan-Agdam H. 2016. Drought Stress in Plants: Causes, Consequences, and Tolerance. Pages 1-16 in Hossain M, Wani S, Bhattacharjee S, Burritt D, Tran LS, editors. *Drought Stress Tolerance in Plants*. Springer, Cham.

Sales CRG, Ribeiro RV, Silveira JAG, Machado EC, Martins MO, Lagôa AMMA. 2013. Superoxide dismutase and ascorbate peroxidase improve the recovery of photosynthesis in sugarcane plants subjected to water deficit and low substrate temperature. *Plant Physiol Biochem* **73**:326-336.

Salisbury FB, Ross CW. 1992. *Plant physiology*. Wadsworth Publishing Company, Belmont.

Samac DA, Tesfaye M. 2003. Plant improvement for tolerance to aluminum in acid soils – a review. *Plant Cell Tissue Organ Cult* **75**:189-207.

Sánchez-Gómez D, Valladares F, Zavala MA. 2006. Performance of seedlings of Mediterranean woody species under experimental gradients of irradiance and water availability: trade-offs and evidence for niche differentiation. *New Phytologist* **170**:795-806.

Sarkadi LS, Kocsy G, Várhegyi Á, Galiba G, Ronde DJA. 2006. Stress-induced changes in the free amino acid composition in transgenic soybean plants having increased proline content. *Biologia Plantarum* **50**:793-796.

Scott P. 2008. *Physiology and Behaviour of Plants*. John Wiley and Sons, Chichester.

Scott P. 2013. *Physiology and behaviour of plants*. John Wiley and Sons, New York.

Seki M, Kamei A, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 2003. Molecular responses to drought, salinity and frost: common and different paths for plant protection. *Current Opinion in Biotechnology* **14**:194-199.

Selye H. 1936. A syndrome produced by various nucuous agents. *Nature* **138**:32-34.

Semerci A, Cicek N, Karahan FA, Özyürek E, Arici YK, Ekmekci Y. 2017. Some growth and chlorophyll fluorescence parameters of black and hybrid poplar clones under water stress. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* **41**:348-356.

- Seppel M. 2017. The spread of the potato blight in the Russian Empire, 1846 to 1852. *British Agricultural History Society* **65**:94-107.
- Serraj R, Sinclair TR. 2002. Osmolyte accumulation: Can it really help increase crop yield under drought condition. *Plant Cell and Environment* **25**:333-41.
- Shabala S, Munns R. 2012. Salinity Stress: Physiological Constraints and Adaptive Mechanisms. Pages 59-93 in Shabala S, editor. *Plant Stress Physiology*. CABI, Cambridge.
- Shahnazari A, Ahmadi SH, Laerke PE, Liu F, Plauborg F, Jacobsen SE, Jensen CR, Andersen MN. 2008. Nitrogen dynamics in the soil-plant system under deficit and partial root-zone drying irrigation strategies in potatoes. *European Journal of Agronomy* **28**:65-73.
- Shahnazari A, Liu F, Andersen MN, Jacobsen SE, Jensen CR. 2007. Effects of partial root-zone drying on yield, tuber size and water use efficiency in potato under field conditions. *Field Crops Research* **100**:117-124.
- Shahzad MA, Jan SU, Afzal F, Khalid M, Gul A, Sharma I, Sofu A, Ahmad P. 2016. Drought stress and morphophysiological responses in plants. Pages 452-467 in Ahmad P, editor. *Water Stress and Crop Plants*. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Shangguan Z, Shao M, Dyckmans J. 2000. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *Journal of Plant Physiology* **156**:46-51.
- Shao HB, Guo QJ, Chu LY, Zhao XN, Su ZL, Hu YC, Cheng JF. 2007. Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Colloids Surf B Biointerfaces* **54**:37-45.
- Shao HB, Liang ZS, Shao MA. 2005. Some antioxidant enzymes under soil water deficits among 10 wheat genotypes at maturation responses of durum wheat landraces (*Triticum aestivum*) stage. *Colloids Surf B Biointerf* **45**:7-13.
- Sharkey TD, Seemann JR. 1989. Mild water stress effects on carbon-reduction-cycle intermediates, ribulose biphosphate carboxylase activity, and spatial homogeneity of photosynthesis in intact leaves. *Plant Physiology* **89**:1060-1065.
- Sharp RE, Davies W J. 1989. Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. Pages 71-93 in Jones GH, Flowers TJ, Jones MB. *Plants under stress. Biochemistry, physiology and ecology and their application to plant improvement*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K, Seki M. 2003. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. *Curr Opin Plant Biol* **6**:410-417.
- Shulaev V, Cortes D, Miller G, Mittler R. 2008. Metabolomics for plant stress response. *Physiologia plantarum* **132**:199-208.

Schafleitner R, Gutierrez R, Espino R, Gaudin A, Pérez J, Martínez M, Bonierbale M. 2007. Field screening for variation of drought tolerance in *Solanum tuberosum* L. by agronomical, physiological and genetic analysis. *Potato Research* **50**:71-85.

Schapendonk AHCM, Spitters CJT, Groot PJ. 1989. Effects of water stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of five potato cultivars. *Potato Res* **32**:17-32.

Schoina C, Govers F. 2015. The Oomycete *Phytophthora infestans*, the Irish Potato Famine Pathogen. Pages 371-378 in Lugtenberg B, editor. *Principles of Plant-Microbe Interactions*. Springer, Cham.

Schreiber U, Bilger W, Neubauer C. 1995. Chlorophyll Fluorescence as a Noninvasive Indicator for Rapid Assessment of In Vivo Photosynthesis. Pages 49-70 in Schulze ED, Caldwell MM, editors. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer, Heidelberg.

Schreiber U, Bilger W. 1987. Rapid assessment of stress effects on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements. Pages 27-53 in Tenhunen JD, Catarino FM, Lange OL, Oechel WD, editors. *Plant response to stress*. Springer, Heidelberg.

Schulze ED, Beck E, Müller-Hohenstein K. 2005. Environment as Stress Factor: Stress Physiology of Plants. Pages 7-21 in Czeschlik D, editor. *Plant Ecology*. Springer, Heidelberg.

Siddique M, Hamid A, Islam M. 2001. Drought stress effects on water relations of wheat. *Bot Bull Acad Sin* **41**:35-39.

Sinclair TR, Messina CD, Beatty A, Samples M. 2010. Assessment across the United States of the benefits of altered soybean drought traits. *Agronomy Journal* **102**:475-482.

Singh M, Kumar J, Singh S, Singh VP, Prasad SM. 2015. Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology* **14**:407-426.

Singh SP. 1995. Selection for water-stress tolerance in interracial populations of common bean. *Crop Science* **35**:118-124.

Siosemardeh A, Ahmadi A, Poustini K, Ebrahimzadeh H. 2004. Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis and their relationship with drought resistance in wheat cultivars. *Iranian Journal of Agricultural Sciences* **35**:93-106.

Sivasankar S, Williams RW, Greene TW. 2012. Abiotic Stress Tolerance in Plants: An Industry Perspective. Pages 27-47 in Tuteja N, Gill SS, Tiburcio AF, Tuteja R, editors. *Improving Crop Resistance to Abiotic Stress*. Wiley-Blackwell, Hoboken.

Skirycz A, Inzé D. 2010. More from less: Plant growth under limited water. *Curren Opinion Biotechnology* **21**:197-203.

Smirnoff N, Cumbes QJ. 1989. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochem* **28**:1057-1060.

Smirnoff N. 1993. Tansley Review No. 52. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. *New phytologist* **125**:27-58.

Smirnoff N. 1995. Antioxidant Systems and Plant Response to the Environment. Pages 217-243 in Smirnoff V, editor. *Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation*. BIOS Scientific Publishers, Oxford.

Smith AF. 2011. *Potato: A Global History*. Reaktion Books Ltd, London.

Soukupová J, Roháček K. 2005. Fluorescence, fotosyntéza a stres: Jak to spolu dělat? Pages 55-68 in Dvořáková D, Martinková D, editors. *Projekt otevřená věda, praktický kurz biologie*. KAV ČR, Praha.

Souza RP, Machado EC, Silva JAB, Lagôa AMMA, Silveira JAG. 2004. Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery. *Environmental and experimental botany* **51**:45-56.

Spooner DM, Hijmans RJ. 2001. Potato systematics and germplasm collecting, 1989-2000. *American Journal of Potato Research* **78**:237-268.

Spooner DM, McLean K, Ramsay G, Waugh R, Bryan GJ. 2005. A single domestication for potato based on multilocus AFLP genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**:14694-14699.

Spooner DM, Núñez J, Trujillo G, Herrera MDR, Guzmán F, Ghislain M. 2007. Extensive simple sequence repeat genotyping of potato landraces supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification. *Proc Natl Acad Sci* **104**:19398-19403.

Spooner DM, Salas A. 2006. Structure, Biosystematics, and Genetic Resources. Pages 1-39 in Gopal J, Khurana SMP, editors. *Handbook of Potato Production, Improvement, and Postharvest Management*. CRC Press, Boca Raton.

Sreenivasulu N, Sopory SK, Kishor PBK. 2007. Deciphering the regulatory mechanisms of abiotic stress tolerance in plants by genomic approaches. *Gene* **388**:1-13.

Srivastava A, Bhardwaj V, Singh B, Khurana SP. 2016. Potato Diversity and Its Genetic Enhancement. Pages 187-226 in Rajpal VR, Rao SR, Raina SN, editors. *Gene Pool Diversity and Crop Improvement*. Springer, Cham.

Starck Z, Niemyska B, Bogdan J, Tawalbeh RNA. 2000. Response of tomato plants to chilling stress in association with nutrient or phosphorus starvation. *Plant Soil* **226**:99-106.

Staszková L, Táborský J. 2005. Vliv chladového stresu na metabolismus prolinu pšenice. Pages 287-290 in Bláha L, editor. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.

Strnadová D. 2010. V hlavní roli – brambory. Pages 110-121 in Bortel R, editor. Alchymie v kuchyni. Národní zemědělské muzeum, Praha.

Stushnoff C, Holm D, Thompson MD, Juany W, Thompson HJ, Joyce NI, Wilson P. 2008. Antioxidant Properties of Cultivars and Selections from the Colorado Potato Breeding Program. *Am J Pot Res* **85**:267-276.

Subbarao GV, Nam NH, Chauhan YS, Johansen C. 2000. Osmotic adjustment, water relations and carbohydrate remobilization in pigeonpea under water deficits. *J Plant Physiol* **157**:651-659.

Suzuki N, Rivero RM, Shulaev V, Blumwald E, Mittler R. 2014. Abiotic and biotic stress combinations. *New Phytologist* **203**:32-43.

Svensson J, Ismail A, Palva ET, Close TJ. 2002. Dehydrins. Pages 155-171 in Storey KB, Storey JB, editors. *Cell and Molecular Responses to Stress*. Elsevier, Amsterdam.

Šantrůček J. 1998. Vodní režim rostlin. Pages 52-88 in Procházka S, Macháčková I, Krekule J, Šebánek J, editors. *Fyziologie rostlin*. Academia, Praha.

Šmálik M. 1987. *Zemiaky*. Příroda, Bratislava.

Švihra J, Talapka S. 1995. Rastovo-produkčný a akumulčný proces vybraných odrôd jarného jačmeňa. *Rostlinná výroba* **41**:249-253.

Švihra J. 1984. *Vodný deficit v ontogenéze obilnín*. Veda, Bratislava.

Tahir A, Sattar S, Saif R, Tahir S, Qadir M. 2019. Morphological and Yield Response of Pulses Against Drought Stress: A Review. *Turkish Journal of Agriculture - Food Science and Technology* **7**:202-208.

Tahir MHN, Imran M, Hussain MK. 2002. Evaluation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) inbred lines for drought tolerance. *Int J Agric Biol* **3**:398-400.

Taiz L, Zeiger E. 1991. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Redwood City.

Taiz L, Zeiger E. 2006. *Plant physiology*. Sinauer Associates, Sunderland.

Takele A, Farrant J. 2013. Water relations, gas exchange characteristics and water use efficiency in maize and sorghum after exposure to and recovery from pre and post flowering dehydration. *African Journal of Agricultural Research* **8**:6468-6478.

Talebi R. 2011. Evaluation of chlorophyll content and canopy temperature as indicators for drought tolerance in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). Australian Journal of Basic and Applied Sciences **5**:1457-1462.

Tan BH, Halloran GM. 1982. Variation and Correlation's of Proline Accumulation in Spring Wheat Cultivars. Crop Sci **22**:459-463.

Tanaka A, Tanaka R. 2003. Chlorophyll metabolism. Current Opinion in Plant Biology **9**:248-255.

Tardieu F, Davies WJ. 1993. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. Plant, Cell and Environment **16**:341-349.

Tardieu F, Tuberosa R. 2010. Dissection and modelling of abiotic stress tolerance in plants. Current Opinion in Plant Biology **13**:206-212.

Tattersall EA, et al. 2007. Transcript abundance profiles reveal larger and more complex responses of grapevine to chilling compared to osmotic and salinity stress. Functional and Integrative Genomics **7**:317-333.

Teixeira J, Pereira S. 2007. High salinity and drought act on an organ-dependent manner on potato glutamine synthetase expression and accumulation. Environmental and Experimental Botany **60**:121-126.

Terzi R, Sağlam A, Kutlu N, Nar H, Kadioğlu A. 2010. Impact of soil drought stress on photochemical efficiency of photosystem II and antioxidant enzyme activities of Phaseolus vulgaris cultivars. Turkish Journal of Botany **34**:1-10.

Tester M, Bacic A. 2005. Abiotic stress tolerance in grasses: From model plants to crop plants. Plant Physiology **137**:791-793.

Tezara W, Mitchell VJ, Driscoll SD, Lawlor DW. 2002. Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. J Exp Bot **53**:1781-1791.

Tezara WMVJ, Mitchell VJ, Driscoll SD, Lawlor DW. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. Nature **401**:914-917.

Thakur P, Kumar S, Malik JA, Berger JD, Nayyar H. 2010. An overview: cold stress effects on reproductive development in grain crops. Environ Exp Bot **67**:429-443.

Theocharis A, Clément C, Barka EA. 2012. Physiological and molecular changes in plants grown at low temperatures. Planta **235**:1091-1105.

Tohidi-Moghadam HR, Shirani-Rad AH, Nour-Mohammadi G, Habibi D, Modarres-Sanavy SAM, Mashhadi-Akbar-Boojar M, Dolatabadian A. 2009. Response of six oilseed rape

genotypes to water stress and hydrogel application. *Pesquisa Agropecuária Tropical* **39**:243-250.

Topbjerg HB, Kaminski KP, Markussen B, Kørup K, Nielsen KL, Kirk HG, Andersen MN, Liu F. 2014. Physiological factors affecting intrinsic water use efficiency of potato clones within a dihaploid mapping population under well-watered and drought-stressed conditions. *Scientia Horticulturae* **178**:61-69.

Trewavas AJ, Malho R. 1997. Signal Perception and Transduction: The Origin of the Phenotype. *Plant Cell* **9**:1181-1195.

Trovato M, Forlani G, Signorelli S, Funck D. 2019. Proline Metabolism and Its Functions in Development and Stress Tolerance. Pages 41-72 in Hossain M, Kumar V, Burritt D, Fujita M, Mäkelä P, editors. *Osmoprotectant-Mediated Abiotic Stress Tolerance in Plants*. Springer, Cham.

Unyayar S, Keles Y, Unal E. 2004. Proline and ABA levels in two sunflower genotype subjected to water stress. *Blug J Plant Physiol* **30**:34-37.

Van Loon CD. 1981. The effect of water stress on potato growth, development, and yield. *American Potato Journal* **58**:51-69.

Van-Heerden PD, De-Villiers OT. 1996. Evaluation of Proline Accumulation as an Indicator of Drought Tolerance in Spring Wheat Cultivars. *South African Journal of Plant and Soil* **13**:17-21.

Vasantha S, Alarmelu S, Hemaprabha G, Shanthi RM. 2005. Evaluation of promising sugarcane genotypes for drought. *Sugar Technol* **7**:82-83.

Vasquez-Robinet C, Mane SP, Ulanov AV, Watkinson JI, Stromberg VK, De Koeyer D, Schafleitner R, Grene R. 2008. Physiological and molecular adaptations to drought in Andean potato genotypes. *Journal of Experimental Botany* **59**:2109-2123.

Vašáková L, Hradecká D. 1994. Vliv vybraných biologicky aktivních látek na aktivitu enzymu glutamátkinázy v listech jarní pšenice. *agris.cz*. Available from http://www.agris.cz/Content/files/main_files/64/141799/vasakova.pdf (accessed January 2020).

Vendruscolo ECG, Schuster I, Pileggi M, Scapim CA, Molinari HBC, Marur CJ, Vieira LGE. 2007. Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *Journal of Plant Physiology* **164**:1367-1376.

Verbruggen N, Hermans C. 2008. Proline accumulation in plants: A review. *Amino Acids* **35**:753-759.

Verslues PE, Sharp RE. 1999. Proline accumulation in maize (*Zea mays* L.) primary roots at low water potentials. II. Metabolic source of increased proline deposition in the elongation zone. *Plant physiology* **119**:1349-1360.

Voetberg GS, Sharp RE. 1991. Growth of the Maize Primary Root at Low Water Potentials. III. Role of Increased Proline Deposition in Osmotic Adjustment. *Plant Physiol* **96**:1125-1130.

Vokál B, Čepl J, Hausvater E, Rasocha V. 2003. *Pěstujeme brambory*. Grada, Praha.

Vokál B, et al. 2013. *Brambory: šlechtění, pěstování, užití, ekonomika*. Profi Press, Praha.

Volf F, Šebánek J, Procházka S, Sladký Z, Kubjatko F, Kropáč Z. 1988. *Zemědělská Botanika*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.

Vomáčka L, Pospíšilová J. 2003. Rehydration of sugar beet plants after water stress: Effect of cytokinins. *Biologia Plantarum* **46**:57-62.

Voral V. 1996. Hodnocení konzumní jakosti brambor. *Úroda* **44**:24-25.

Vorosmarty CJ, Green P, Salisbury J, Lammers RB. 2000. Global water resources: Vulnerability from climate change and population growth. *Science* **289**:284-288.

Wahid A, Rasul E. 2005. Photosynthesis in leaf, stem, flower and fruit. Pages 479-497 in Pessaraki M, editor. *Handbook of Photosynthesis*. CRC Press, Boca Raton.

Waldern RP, Teare ID, Ehler SW. 1974. Changes in Free Proline Concentration in Sorghum and Soybean Plants under Field Conditions. *Crop Sci* **14**:447-450.

Wang W, Chen Q, Hussain S, Mei J, Dong H, Peng S, Huang J, Cui K, Nie L. 2016. Pre-sowing Seed Treatments in Direct-seeded Early Rice: Consequences for Emergence, Seedling Growth and Associated Metabolic Events under Chilling Stress. *Sci Rep* **6**:19637.

Wang ZX, Chen L, Ai J, Oin HY, Liu YX, Jiao ZQ, Zhao Y, Zhang QT. 2012. Photosynthesis and activity of photosystem II in response to drought stress in Amur Grape (*Vitis amurensis* Rupr.): An overview. *Photosynthetica* **50**:189-196.

Widodo W, Vu JC, Boote KJ, Baker JT, Allen JLH. 2003. Elevated growth CO₂ delays drought stress and accelerates recovery of rice leaf photosynthesis. *Environmental and Experimental Botany* **49**:259-272.

Wilkinson S, Davies WJ. 2010. Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant, Cell Environ* **33**:510-525.

Xianshi G, Sinclair TR, Ray JD. 1998. Effect of drought history on recovery of transpiration, photosynthesis, and leaf area development in maize. Annual Proceedings Soil and Crop Science Society of Florida **57**:83-87.

Xie K, Wang XX, Zhang R, Gong X, Zhang S, Mares V, Gavilán C, Posadas A, Quiroz R. 2012. Partial root-zone drying irrigation and water utilization efficiency by the potato crop in semi-arid regions in China. Scientia Horticulturae **134**:20-25.

Xu Ch, Jing R, Mao X, Jia X, Chang X. 2007. A wheat (*Triticum aestivum*) protein phosphatase 2A catalytic subunit gene provides enhanced drought tolerance in tobacco. Annals of Botany **99**:439-450.

Xue GP, McIntyre CL, Glassop D, Shorter R. 2008. Use of expression analysis to dissect alterations in carbohydrate metabolism in wheat leaves during drought stress. Plant Molecular Biology **67**:197-214.

Yactayo W, Ramírez DA, Gutiérrez R, Mares V, Posadas A, Quiroz R. 2013. Effect of partial root-zone drying irrigation timing on potato tuber yield and water use efficiency. Agricultural Water Management **123**:65-70.

Yadav SK. 2010. Heavy metals toxicity in plants: An overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. South African Journal of Botany **76**:167-179.

Yamada M, Morishita H, Urano K, Shiozaki N, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, Yoshida Y. 2005. Effects of free proline accumulation in petunias under drought stress. J Exp Bot **56**:1975-1981.

Yang CW, Lin CC, Kao CH. 2000. Proline, ornithine, arginine and glutamic acid contents in detached rice leaves. Biologia Plantarum **43**:305-307.

Yanqiong L, Xingliang L, Shaowei Z, Hong C, Yongjie Y, Changlong M, Jun L. 2007. Drought-resistant physiological characteristics of four shrub species in arid valley of Minjiang River, China. Acta Ecologica Sinica **27**:870-877.

Yoshida Y, Kiyosue T, Nakashima K, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K. 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. Plant Cell Physiol **38**:1095-1102.

Yu DJ, Kim SJ, Lee HJ. 2009. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in field-grown grapevine cultivars. Biologia Plantarum **53**:133-137.

Zámečníková B, Zámečník J, Jedličková J, Marhulová G. 2007. Sledování charakteristik vodního stavu listů odrůd ječmene jarního v podmínkách vodního stresu. Pages 448-450 in Bláha L, Hnilička F, editors. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2007. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.

Zarzyńska K, Boguszewska-Mańkowska D, Nosalewicz A. 2017. Differences in size and architecture of the potato cultivars root system and their tolerance to drought stress. *Plant Soil Environ* **63**:159-164.

Zhang CS, Lu Q, Verma DPS. 1995. Removal of feedback inhibition of Δ 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase, a bifunctional enzyme catalyzing the first two steps of proline biosynthesis in plants. *Journal of Biological Chemistry* **270**:20491-20496.

Zhang J, Nguyen HT, Blum A. 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J Exp Bot* **50**:291-302.

Zhao J, Li S, Jiang T, Liu Z, Zhang W. 2012. Chilling stress-the key predisposing factor for causing *Alternaria alternata* infection and leading to cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf senescence. *PLoS ONE* 7 (e36126) DOI: 10.1371/journal.pone.0036126.

Zheng M, Tao Y, Hussain S, Jiang Q, Peng S, Huang J, Nie L. 2016. Seed priming in dry direct-seeded rice: consequences for emergence, seedling growth and associated metabolic events under drought stress. *Plant Growth Regul* **78**:167-178.

Zhu JJ, Li YR, Liao JX. 2013. Involvement of anthocyanins in the resistance to chilling-induced oxidative stress in *Saccharum officinarum* L. leaves. *Plant Physiol Biochem* **73**:427-443.

Zimmerer KS, Bell MG. 2015. Time for change: The legacy of a Euro-Andean model of landscape versus the need for landscape connectivity. *Landscape and Urban Planning* **139**:104-116.

Zlatev ZS, Yordanov IT. 2004. Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulg J Plant Physiol* **30**:3-18.

ZOD Kámen. 2020. Sadbové brambory – Ranomi. Zemědělské obchodní družstvo Kámen, Kámen. Available from <https://www.zodkamen.cz/ranomi> (accessed March 2020).

Zouni A, Witt HT, Kern J, Fromme P, Krauss N, Saenger W, Orth P. 2001. Crystal structure of photosystem II from *Synechococcus elongates* at 3.8 Å resolution. *Nature* **409**:739-743.

Živčák M, Brestič M, Olšovská K. 2008. Assessment of physiological parameters useful in screening for tolerance to soil drought in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Cereal Research Communications* **36**:1943-1946.