

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra chemie



**Vliv stresu suchem na obsah glykoalkaloidů hlíz brambor
(Solanum tuberosum L.)**

Bakalářská práce

Autor práce: Vendula Tomčová

Vedoucí práce: Ing. Matyáš Orsák, Ph.D.

© 2017 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv stresu suchem na obsah glykoalkaloidů hlíz brambor" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala panu Ing. Matyáši Orsákovi, Ph.D. za odborné vedení během psaní bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat panu Lukáši Palečkovi, MSc. za pomoc při shromažďování zdrojů literatury.

Vliv stresu suchem na obsah glykoalkaloidů hlíz brambor (*Solanum tuberosum* L.)

Souhrn

Tato bakalářská práce je rešerší vypracovanou na základě předem stanovených cílů. Prvním cílem bylo studiem literatury zajistit dostatek podkladů pro vypracování literární rešerše na téma stres suchem u brambor a druhým cílem bylo zjistit, které látky v hlízách brambor jsou nejvíce suchem ovlivněné.

V první polovině práce je stručně popsán původ a historie brambor, dále jejich morfologie, využití a význam pro člověka a také chemické složení hlíz brambor. Brambory jsou zdrojem celé řady živin významných pro člověka. Z hlediska lidské výživy jsou za důležité látky brambor považovány především vitaminy, minerální látky a bílkoviny, které se vyznačují vysokou tolerancí u člověka a velmi nízkým výskytem alergií.

Druhá polovina práce je zaměřena na toxické látky brambor – glykoalkaloidy. V této kapitole je uveden jejich stručný popis a dále také faktory ovlivňující koncentraci glykoalkaloidů v hlízách brambor, jako je agronomie, uskladnění nebo zpracování. Dále jsou zde stručně popsány biotické i abiotické faktory, které ovlivňují růst rostlin. Z biotických faktorů je jmenováno několik virových a houbových chorob a také škůdců, kteří způsobují každoroční ztráty na úrodě brambor. Z abiotických faktorů jsou vybrány ty, které nejvíce ovlivňují růst a produkci brambor, tedy teplota, záření, nedostatek prvků v půdě a zasolení. Podrobněji je pak popsán vliv vody a s ním spojený stres suchem.

Rostliny jsou schopné se do jisté míry bránit nepříznivých podmínkám. Využívají k tomu různé stupně adaptace, které souvisí se syntézou konkrétních látek. Anatomické a fyziologické způsoby adaptace jsou popsány v posledních podkapitolách této práce, stejně jako látky syntetizované během působení stresu suchem u brambor. K těmto látkám bezpochyby patří například již zmíněné glykoalkaloidy nebo prolin.

Klíčová slova: brambory, stres, sucho, alkaloidy, solanin, monosacharidy, prolin

Effects of Drought Stress on Glycoalkaloids Content in Potato Tubers (*Solanum tuberosum* L.)

Summary

This bachelor thesis covers a literary research project drawn upon two research objectives. The first one was to gather sufficient evidence via self-study of resources to develop a literature review on the topic of drought stress in potatoes. The second objective was to determine which substances in potato tubers are most affected by drought.

The first half of the paper briefly describes the origins and history of potatoes, as well as their morphology, use and significance for human health and chemical composition of potato tubers. Potatoes are a source of a number of important nutrients for humans. In terms of human nutrition, content of several important substances is considered substantial - especially vitamins, minerals and proteins that have high tolerability in humans and very low incidence of allergies.

The second half of the thesis focuses on toxic substances in potatoes - glycoalkaloids. This chapter provides a brief description of these substances and also factors affecting the concentration of glycoalkaloids in potato tubers, such as agronomy, storage or processing. Biotic and abiotic factors that affect plant growth are also briefly described. Biotic factors are represented by several viral and fungal diseases and pests that cause losses in potato yields. Similarly, those abiotic factors that affect the growth and production of potatoes the most are described such as temperature, radiation, lack of elements in soil and its salinity. The influence of water and drought stress is described in more detail in the final part of the chapter.

To a certain extent, plants are able to defend adverse conditions. They apply various levels of adaptation that relates to the synthesis of specific substances. Anatomical and physiological adaptation strategies are described in the last sub-chapters of this work as well as substances synthesized in potatoes during the periods of drought stress. These substances include namely glycoalkaloids or proline.

Keywords: potatoes, stress, drought, alkaloids, solanine, monosacharides, proline

Obsah

1	Úvod.....	6
2	Cíle práce	7
3	Literární rešerše	8
3.1	Historie a původ brambor	8
3.2	Obecná charakteristika a morfologie brambor.....	9
3.2.1	Stonek	9
3.2.2	List	10
3.2.3	Květenství a květ	10
3.2.4	Plod	10
3.2.5	Kořen	10
3.2.6	Podzemní stonek a stolon	11
3.2.7	Hlíza.....	11
3.3	Význam a využití brambor	12
3.3.1	Sortiment odrůd brambor.....	12
3.3.1.1	Odrůdy stolní	13
3.3.1.2	Odrůdy průmyslové	13
3.4	Chemické složení bramborových hlíz.....	14
3.4.1	Voda.....	14
3.4.2	Sušina.....	15
3.4.2.1	Škrob.....	15
3.4.2.2	Monosacharidy	15
3.4.2.3	Bílkoviny	16
3.4.2.4	Fenolové a aromatické látky.....	16
3.4.2.5	Organické kyseliny	16
3.4.2.6	Tuky.....	17

3.4.2.7	Vitaminy	17
3.4.2.8	Minerální látky	18
3.4.2.9	Barviva	19
3.5	Glykoalkaloidy.....	20
3.5.1	Význam pro člověka	21
3.5.2	Faktory ovlivňující obsah glykoalkaloidů	22
3.5.2.1	Agronomie	22
3.5.2.2	Uskladnění.....	23
3.5.2.3	Zpracování.....	23
3.5.2.4	Poměr α -chaconinu ku α -solaninu.....	24
3.6	Stresové faktory rostlin.....	25
3.6.1	Biotické faktory	25
3.6.1.1	Škůdci.....	25
3.6.1.2	Choroby	26
3.6.1.2.1	Houbové choroby	26
3.6.1.2.2	Bakteriální choroby.....	27
3.6.1.2.3	Virové choroby.....	27
3.6.2	Abiotické faktory	27
3.6.2.1	Abiotické faktory fyzikální - teplota	28
3.6.2.1.1	Vybrané abiotikózy způsobené teplotami mimo rozmezí tolerance brambor.....	28
3.6.2.2	Abiotické faktory fyzikální - záření	29
3.6.2.2.1	Vybrané abiotikózy způsobené zářením	29
3.6.2.3	Abiotické faktory chemické - nedostatek prvků v půdě.....	29
3.6.2.3.1	Nutriční poruchy	29
3.6.2.4	Abiotické faktory chemické - salinita půdy.....	31
3.6.3	Abiotické faktory chemické - voda.....	31

3.6.3.1	Abiotikózy způsobené nevyhovujícími vláhovými poměry	32
3.6.3.2	Reakce rostlin způsobené při stresu suchem	33
3.6.3.2.1	Strategie rostlin při odolávání stresu suchem.....	33
3.6.3.2.2	Morfologicko- anatomické způsoby adaptace rostlin k suchu	34
3.6.3.2.3	Fyziologické způsoby adaptace rostlin k suchu	35
3.6.3.2.4	Látky syntetizované rostlinami při působení stresu suchem.....	35
3.6.3.2.5	Látky syntetizované v bramborách při působení stresu suchem	36
4	Závěr	38
5	Seznam literatury	39

1 Úvod

V průběhu posledních několika staletí se brambory staly mimořádně významnou součástí jídelníčku světové populace. Coby jedna z nejčastěji konzumovaných plodin jsou přirozeně častým předmětem zájmu výzkumníků. Význam brambor však přesahuje oblast výživy. Jejich využití je mnohem širší a zahrnuje výrobu hospodářských krmiv, škrobu pro různá odvětví či alkoholu. Specifická využití této plodiny kladou nároky na poznávání jejich vlastností i jejich ovlivňování ve prospěch daných odvětví. To by samozřejmě nebylo možné bez dlouhodobého seriózního výzkumu, na jehož výsledcích tato bakalářská práce jakožto rešerše stojí.

Ke splnění zvolených cílů byla při tvorbě zde předkládaného textu použita dostupná vědecká literatura jak českého, tak především zahraničního původu. Zvláště u témat týkajících se chemických vlastností a ekologie pěstování brambor pocházejí poznatky uvedené v této rešerši z vědeckých článků a knih publikovaných během posledních několika let. Z nich je mimo jiné zřejmé, že právě tématům souvisejícím s aktuálními výzvami, kterým lidstvo čelí při postupujících změnách klimatu, je věnována zvláštní pozornost. To se týká zejména vlivu sucha na zemědělsky významné plodiny, způsob jejich pěstování, výnos a kvalitu.

Rešerši uvozuje kapitola obsahující stručný popis historie a aktuálního významu brambor. V druhé kapitole se věnuje jejich obecné charakteristice a morfologii. Na tuto pak navazuje kapitola popisující využití a význam brambor pro člověka. Kapitola čtvrtá rozebírá chemické složení hlíz brambor. Druhou polovinu práce otevírá pátá kapitola zaměřená na toxické látky - glykoalkaloidy, následovaná šestou, závěrečnou kapitolou, která se věnuje stresovým faktorům rostlin s důrazem na stres způsobený suchem.

2 Cíle práce

- 1) studiem literatury zajistit dostatek podkladů pro vypracování literární rešerše na téma stres suchem u brambor
- 2) zjistit, které látky v hlízách brambor jsou nejvíce suchem ovlivněné

3 Literární rešerše

3.1 Historie a původ brambor

Brambory jsou plodiny původem z Jižní Ameriky, kde je dlouhá staletí využívalo místní obyvatelstvo. Tomu sloužily nejen jako základní potravina, ale v sušené formě například také jako platidlo (Hruška et al., 1974).

V Jižní Americe byla stanovena dvě genová centra původu brambor. První se nacházelo v Andách na území dnešní Bolívie a Peru, kde se předpokládá původ druhu *Solanum andigenum*. Druhé centrum se nacházelo v oblasti dnešního Chile, odkud má pocházet varieta druhu *Solanum tuberosum*. Tyto dvě oblasti vykazují zcela odlišné přírodní podmínky s ohledem na pravidelnost srážek, denní a noční teploty nebo vzdušnou vlhkost. Které z planých druhů brambor byly přímými předchůdci dnešních kulturních odrůd, však dodnes není přesně známo (Hruška et al., 1974).

V Evropě se brambory objevují v šedesátých letech 16. století, kdy byly přivezeny do Španělska. Odtud se na přelomu 16. a 17. století šířily jako vzácná okrasná plodina. Poté se začaly používat i jako léčivá plodina nebo pochoutka (Hruška et al., 1974). O více než 200 let později se brambory postupně uplatňovaly v polní kultuře. Teprve tehdy byly zařazeny mezi polní plodiny a to nejprve v Irsku (Vokál et al., 2003).

V prvních desetiletích 17. století pronikly brambory i na území Čech. Jejich příchod provázely nepříznivé ohlasy a negativní očekávání. Byly označovány za cizáckou plodinu nezdravou pro člověka, která je vhodná nejvýše pro krmení dobytka. V době neúrody obilí to však byly právě brambory, které zachránily nejchudší vrstvy obyvatelstva před hladověním a kurdějemi a tak se v polní kultuře rozšiřovaly stále víc (Hruška et al., 1974). Spotřeba brambor pak rychle stoupala a v roce 1850 dosáhla svého vrcholu se spotřebou 170 kg brambor na osobu za rok. S postupem času a zpestřováním jídelníčku spotřeba opět klesala a dnes dosahuje 77 kg brambor na osobu za rok (Vokál et al., 2003).

Pro zvyšování objemu výroby masa a zlepšení zemědělské výroby vylučováním úhorů si brambory na konci 18. století získaly uznání vrchnosti, což přispělo k dalšímu rozvoji jejich využití. Pro feudální velkostatky se staly hlavní surovinou pro výrobu lihu, zpracování škrobu a výrobu sirupu (Hruška et al., 1974). Navíc brambory umožnily významný rozvoj zemědělství i na území s chudšími půdami a sehrály významnou roli při přechodu od extenzivního k intenzivnímu hospodaření na půdě (Vokál et al., 2003).

3.2 Obecná charakteristika a morfologie brambor

Hruška et al. (1974) a Rybáček et al. (1988) se shodují, že druh *Solanum tuberosum* L. (Lilek brambor) řadíme do čeledi lilkovitých (*Solanacea* Pers), rodu lilek (*Solanum* Tourn), do kterého zahrnujeme 2000 druhů. Nejnižší systematickou jednotkou je odrůda, která představuje klon vzniklý vegetativním množením (Hruška et al., 1974).

Lilek brambor je jednoletá bylina. V rodu *Solanum* se však vyskytují i vytrvalé druhy (Rybáček et al., 1988).

Brambory se mohou rozmnožovat generativně pomocí semen, nebo vegetativně pomocí hlíz. Nejen v naší zemi, ale téměř všude ve světě, se kulturní brambor množí výhradně hlízami, tedy vegetativně. Generativní množení má význam u šlechtění nových odrůd brambor. Při vegetativním množení v pěstitelské praxi tak stále množíme tutéž rostlinu a tím zachováváme její vlastnosti, zatímco při generativním množení začínáme život nové odrůdy (Vokál et al., 2000).

Lilek brambor má několik vlastností, které považujeme za typické pro čeleď lilkovitých. Jednou z nich je schopnost tvořit jedovaté látky v podobě glykosidů a alkaloidů, které se nachází v různých částech rostliny v rozdílných koncentracích (Rybáček et al., 1988). Brambor vytváří glykosid solanin, jehož nejvyšší obsah je v nezralých hlízách (Hruška et al., 1974). Další typickou vlastností je tvorba bikolaterálních cévních svazků v nadzemních i podzemních částech rostliny. Tím se cévní soustava rostliny rozšiřuje a je schopna lépe a rychleji přenášet živiny (Rybáček et al., 1988).

Morfologické části bramboru lze rozdělit na dvě skupiny. Nadzemní část tvoří stonek, list, květenství a květ a plod. Podzemní část pak tvoří kořeny, podzemní stonek a stolon a hlíza (Hruška et al., 1974).

3.2.1 Stonek

Dělením buněk meristematického pletiva vzrostlého vrcholu vzniká podzemní a nadzemní stonek (Rybáček et al., 1988).

Nadzemní část stonku roste nad povrchem půdy. Na průřezu má trojhranný nebo čtyřhranný tvar a je kryta trichomy (Rybáček et al., 1988). Typickým znakem stonku je pigmentování, které vytváří odstíny hnědočervené, fialové nebo tmavozelené barvy (Hruška et al., 1974). Při morfologickém popisu stonku nás zajímá zejména jeho výška a postavení, tloušťka a tvar, barva, křídlení a větvení stonku. Podle těchto kritérií se dá odhadnout, o jakou odrůdu

se jedná. Například výška stonků je ovlivněna počátkem narůstání hlíz. Proto mají rané odrůdy krátké stonky a pozdní odrůdy stonky nejdelší (Rybáček et al., 1988).

U podzemního stonku, který roste pod povrchem půdy, jsou výše uvedené znaky redukovány (Rybáček et al., 1988).

3.2.2 List

Tvar listu je přetřhovaně lichozpeřený a skládá se z řapíku a čepele. Rozložení listů na stonku je rovnoměrné, na vrcholu nebo naspodu seskupené (Hruška et al., 1974). Odrůdovým znakem je velikost listu, srůstání vrcholových lístků, počet mezilístků (Hruška et al., 1974) nebo také tvar čepele (Rybáček et al., 1988).

Na povrchu listu se v různém množství nachází krycí chlupy a průduchy. Na lící straně listu je těchto útvarů méně, na rubové straně více (Rybáček et al., 1988).

3.2.3 Květenství a květ

Na konci stonku se nachází květenství uspořádané do dvojvijanu. Vyrůstá z paždí posledního nebo bočního listu. Květ se skládá z lístků kališních, korunních, z tyčinek s krátkými nitkami a prašníky a z pestíku. Pestík je tvořen semeníkem, čnělkou a bliznou (Hruška et al., 1974). Květy bývají nejčastěji pětičetné. Kališní lístky asi do jedné třetiny výšky srůstají v kalich, pak už jsou volné. Korunní lístky srůstají v korunu, pouze jejich vrcholy zůstávají volné (Rybáček et al., 1988).

Květ je nesen krátkou stopečkou - perikladiem s oddělovací vrstvou - korkovým prstencem. Ten je tvořen parenchymatickými buňkami, které mají schopnost tvořit korek. Korkovatěním buněk pak dochází k opadávání plodů (Rybáček et al., 1988).

3.2.4 Plod

Plodem bramboru je dvoupouzdrá bobule, nejčastěji kulatá nebo oválná. Barva může být zelená nebo pigmentovaná. V dužnaté části bobule se nachází světle žlutá semena vejčitého tvaru (Hruška et al., 1974).

3.2.5 Kořen

Hruška et al. (1974) uvádí, že z matečné hlízy vyrůstá podzemní stonek, ze kterého vyrůstají u vegetativního množení pouze adventivní kořeny. Podle Rybáčka et al. (1988) u generativního množení vyrůstá ze semene nejdříve zárodečný kořínek, ze kterého se vyvíjí kulový kořen

s bohatě větvenými postranními kořeny. Teprve pak se z podzemní části stonku vytváří adventivní kořeny.

3.2.6 Podzemní stonek a stolon

Stolony jsou podzemní osy, které vyrůstají z podzemní části stonku. Nemají chlorofyl a jejich povrch je pokryt lenticelami. Rostou do délky a určují rozložení hlíz, protože na jejich konci vzniká dužnatá hlíza (Hruška et al., 1974).

3.2.7 Hlíza

Morfologicky se jedná o ztlustlý stolon (Rybáček et al., 1988). Hlíza plní funkci zásobního orgánu a je nepostradatelným prostředkem vegetativního rozmnožování. Mezi hlavní znaky hlízy patří tvar, poloha oček, barva slupky a dužiny (Hruška et al., 1974).

Tvar hlízy je převážně odrůdovým znakem, ale může být ovlivněn i podmínkami danými prostředím. Například nepravidelné rozdělení srážek má významný vliv na tvar hlízy (Hruška et al., 1974).

Poloha oček má vliv na tvar hlízy a je důležitá pro hospodářské využití (Hruška et al., 1974). Každé očko hlízy může obsahovat 3 až 7 pupenů (Rybáček et al., 1988).

Barva slupky je důležitá pro určení vyzrállosti hlízy a je dána obsahem pigmentu v korové vrstvě. Barva dužiny je odrůdovým znakem a nesouvisí s barvou slupky (Hruška et al., 1974).

3.3 Význam a využití brambor

Rybáček et al. (1988) uvádí, že od samého počátku potravinářského využití jsou brambory označovány jako „druhý chléb“. Měšťan a rolník Jan Braum v roce 1770 napsal: „Jestliže člověk má brambory, nepotřebuje chleba, je bezpečný před jakýmkoliv hladem. Z této plodiny se může připravovat nejen dobrý chléb, nýbrž i nejchutnější polévky, nemluvě už ani o dobré pálenice, pěkném škrobu a jemném pudru na vlasy.“ Braum připomíná i význam pro zemědělství: „Výborně se hodí k výkrmu hovězího a vepřového dobytka i drůbeže, k čemuž se v naší vlasti spotřebuje mnoho obilí.“

Brambory jsou čtvrtou nejvíce pěstovanou plodinou na světě hned po rýži, pšenici a kukuřici, a třetí nejdůležitější potravinou po pšenici a rýži. Historicky největší produkci a spotřebu brambor přisuzujeme Americe a Evropě, kde spotřeba na obyvatele za rok běžně přesahovala několik stovek kilogramů. V těchto zemích však spotřeba brambor výrazně klesá. V posledních několika desetiletích zaznamenáváme významné změny v celosvětové produkci brambor, zejména v Asii, přičemž Čína se stala největším světovým producentem brambor. V roce 2013 Čína vyprodukovala 88 987 220 tun, což je více než Rusko, Spojené státy, Polsko a Německo dohromady, zatímco Indie produkovala 45 milionů tun (FAOSTAT, 2015). Od roku 2010 se více než 70 % celosvětové produkce brambor vypěstuje v rozvojových zemích. Ve vyspělých zemích produkce ročně klesá o 1 %, zatímco v rozvojových zemích se o 1 % zvyšuje (Navarre et al., 2016).

V kapitole Historie a původ brambor jsem již naznačila několik způsobů využití a význam brambor. Řadu z uvedených způsobů zpracování brambor využíváme i dnes. V dřívějších dobách zachránily brambory tisíce lidí před hladem a kurdějemi. To už dnes ve vyspělých zemích pravdou není, ovšem brambory stále zůstávají významnou položkou v našem jídelníčku i pro své dobré živinové vlastnosti, kterými se budu blíže zabývat v kapitole Chemické složení bramborové hlízy. Proto se následující sekce zaměřuje na odrůdy brambor, které jsou podle Hrušky et al. (1974) hlavním kritériem pro třídění brambor z hlediska pěstitele i spotřebitele.

3.3.1 Sortiment odrůd brambor

Odrůda je významný faktor, který nejvíce ovlivňuje úspěch pěstování. Každá odrůda vyniká jinými vlastnostmi, které rozhodují o výnosu, kvalitě produkce a o uplatnění a využití sklizně (Vokál et al., 2003).

Při volbě odrůdy nás zajímá zejména dynamika tvorby hlíz, výnos, kvalita hlíz, počet hlíz pod trsem a jejich velikost. Spotřebitele zajímá také tvar hlíz a zpracovatele u průmyslových odrůd zase škrobnatost udávaná v procentech (Vokál et al., 2003).

Hruška et al. (1974) rozděluje brambory podle užitkových směrů na odrůdy stolní a průmyslové. Každý užitkový směr se pak dělí podle vegetační doby na dvě základní skupiny. První skupina jsou velmi rané a rané a druhá skupina polorané a polopozdní. Vokál et al. (2003) rozděluje brambory pouze podle vegetační doby, tzn. od doby sázení do odumření natě, na čtyři základní skupiny: velmi rané, rané, polorané, polopozdní až pozdní.

3.3.1.1 Odrůdy stolní

Důležitým znakem je stolní hodnota vařených hlíz. Udává moučnatost, konzistenci, strukturu, vlhkost a změnu barvy hlíz. Varný typ vyjadřuje, pro jaké uplatnění je vařená hlíza jednotlivých odrůd vhodná. Varný typ A je ideální pro přípravu salátů a příloh. Varný typ B pak pro přípravu jídel všeho druhu. Obecně bramborám tohoto typu říkáme přílohové. Varný typ C je dobrý na přípravu těst a kaší (Vokál et al., 2003).

Odrůdy velmi rané jsou určeny pro nejranější sklizeň. Brzké sklizně se dosahuje díky předkličování sadby a závlaze. Je zapotřebí důslednější ochrany proti plísni a mít na paměti, že jsou náročnější na stanoviště (Rybáček et al., 1988).

Odrůdy rané ve sklizni navazují na velmi rané. Jsou u nich ovšem kladeny vyšší nároky na výnos a kvalitu a především na odolnost proti plísním a chorobám (Hruška et al., 1974).

Polorané a polopozdní odrůdy jsou důležité pro podzimní a zimní spotřebu a pro dlouhodobé skladování (Rybáček et al., 1988).

3.3.1.2 Odrůdy průmyslové

Tyto odrůdy se pěstují zejména pro zpracování škrobu nebo pro potravinářské výrobky. Odrůdy podle vegetační doby máme rané, polopozdní a pozdní (Rybáček et al., 1988). U velmi raných odrůd nelze dosáhnout vysokého podílu škrobnatosti. V období tvorby škrobu jsou brambory náročné na dostatek závlahy (Hruška et al., 1974) a zároveň se zkracující se vegetační dobou stoupá jejich náročnost na ochranu proti plísni bramborové (Rybáček et al., 1988).

3.4 Chemické složení bramborových hlíz

Jediným využitelným orgánem bramborového trsu pro člověka jsou bramborové hlízy. Pro všechny užitkové směry nás proto zajímá především jejich kvalita, která je dána chemickým složením. Právě chemické složení z nich dělá potravinu pro člověka a surovinu pro další využití (Vokál et al., 2003).

Z biochemického hlediska obsahuje hlíza mnoho sloučenin a komplexů sloučenin, které představují systémy různé složitosti a jejich rozložení není rovnoměrné. Komplexy sloučenin tvoří sušinu, jejíž obsah se stanovuje sušením při 105 °C. Zbývající podíl z hmotnosti hlízy tvoří voda (Hruška et al., 1974).

Tabulka č. 1: Obsah významných látek v bramborové hlíze

(Rybáček et al., 1988)

Látka - složka bramborové hlízy	Obsah	
	v % původní hmoty	v % sušiny
voda	76,3	-
sušina	23,7	-
škrob	17,5	73,8
cukry	0,5	2,1
bílkoviny	2	8,4
tuky	0,1	0,4
celkový popel	1,1	4,6

3.4.1 Voda

Voda v bramborové hlíze zabírá největší podíl - až 76,3 % z původní hmoty (Rybáček et al., 1988). V metabolismu hlízy zastává nejdůležitější funkci - účastní se biosyntézy organických sloučenin jako nezbytná stavební látka, dopravuje metabolity buněčných reakcí a reguluje teplotu. V buňkách se vyskytuje ve formě volné, hydratační nebo vázané (Hruška et al., 1974).

3.4.2 Sušina

Je ovlivněna mnoha faktory a není stálou veličinou. Její hodnota závisí na odrůdě, vegetačním roku nebo podmínkách pěstování. Nejvíce sušiny se tvoří v období mezi plným květem a odkvětem rostliny (Hruška et al., 1974).

3.4.2.1 Škrob

Škrob tvoří převážnou část veškeré sušiny. Jeho obsah v hlíze je dán odrůdou brambor, jelikož je geneticky předurčen. U konzumních brambor se jeho obsah pohybuje v hodnotách do 16 %, nad 16 % škrobu mají brambory pro průmyslové zpracování (Rybáček et al., 1988). Běžně obsah škrobu brambor pro zpracování nepřesahuje 24,5 % původní hmoty (Hruška et al., 1974).

V bramborových hlízách je škrob uložen v podobě škrobových zrn s typickým lasturovitým tvarem a velikostí 15 - 100 μm (Rybáček et al., 1988). Ze všech vlastností škrobu nás nejvíce zajímá jeho chování ve vodném prostředí. Škrobová zrna jsou hydrofobická a při dosažení vyšších teplot mazovatější (Hruška et al., 1974).

Podle Jaréna et al. (2016) škrob hraje v lidské výživě významnou roli, protože dodává velké množství energie. Skládá se ze dvou hlavních polymerů glukózy: amylozy, která tvoří lineární molekuly, a amylopektinu, který vytváří vysoce rozvětvené molekuly. Podle in vitro trávení pak Jarén et al. (2016) rozděluje škrob na tři základní typy. Rychle stravitelný škrob, který zvyšuje hladinu cukru v krvi krátce po požití. Pomalu stravitelný škrob, který je rozštěpen až v tenkém střevě a rezistentní škrob, který není rozložen ani v tenkém střevě, postupuje až do tlustého střeva, kde následně kvasí. Na lidské zdraví má významný dopad právě rychle stravitelný a rezistentní škrob.

3.4.2.2 Monosacharidy

Hlavními cukry v bramborových hlízách jsou sacharosa, fruktosa a glukosa. Jsou v nich přítomny ve velmi malých koncentracích - přibližně okolo 1 %. Přesto hrají důležitou roli při zpracování brambor. Vysoké hladiny redukujících cukrů (fruktózy a glukózy) vedou ke hnědnutí během smažení hlíz. Tento jev je z hlediska spotřebitele nežádoucí (Jarén et al., 2016). Dále významně ovlivňují chuť a vůni brambor (Rybáček et al., 1988).

V hlízách brambor byly prokázány i další cukry např. mannosy, xylosy nebo rafinosy. Jejich přítomnost však zřejmě nemá žádný vliv na kvalitu hlíz (Rybáček et al., 1988).

3.4.2.3 Bílkoviny

I přes relativně nízkou koncentraci bílkovin v hlízách (přibližně 1,7 %) poskytují brambory hned po pšenici nejvíce proteinů na hektar (Karboune et Waglay, 2016).

Základem bílkovin a jejich frakcí jsou aminokyseliny. Nejvýznamnější z nich jsou aminokyseliny esenciální, tedy takové, které si lidské tělo nedokáže syntetizovat, ale musí je přijímat společně s potravou (Hruška et al., 1974). Brambory obsahují kvalitní bílkoviny složené z esenciálních aminokyselin lysinu, threoninu, tryptofanu a methioninu, které v zelenině a obilovinách často nejsou přítomny (Karboune et Waglay, 2016).

Proteiny brambor rozdělujeme do tří skupin: patatin, inhibitory proteázy a proteiny s vysokou molekulovou hmotností. Vynikají řadou výhod pro lidské zdraví. Například mají nízký výskyt alergických reakcí, mají antikarcinogenní, antimikrobiální a antioxidantní účinky, také regulují krevní tlak a hladinu cholesterolu. Jejich uplatnění v potravinářství se rozšiřuje díky dobrým technologickým vlastnostem bílkovin brambor jako emulgační a pěnicí schopnost (Karboune et Waglay, 2016).

Bílkoviny o vysoké molekulové hmotnosti jsou enzymy. Podle jejich funkce je dělíme na hydrolázy, lyázy, transferázy, izomerázy, oxidoreduktázy a syntetázy. Některé jsou důležité z hlediska zpracovatelského průmyslu. Například polyfenoloxidáza (EC 1.14.18.1.) katalyzuje oxidaci tyrosinu (bude zmíněn níže) a způsobuje tmavé zbarvení produktů (Rybáček et al., 1988).

3.4.2.4 Fenolové a aromatické látky

Fenolové sloučeniny a jejich deriváty jsou původci hnědého a šedomodrého zbarvení bramborových hlíz syrových i uvařených. Mezi fenolové látky brambor patří aminokyselina tyrosin, p-kumarová kyselina, kávová kyselina, chlorogenová kyselina, umbeliferin, eskuletin, eskulin, scopolin, vanilín nebo katechin (Hruška et al., 1974).

Aromatické látky v bramborách vznikají teprve při jejich zahřívání. Významnou složkou vůně vařených brambor jsou těžké sírné sloučeniny, které vznikají odbouráním sírných aminokyselin (Rybáček et al., 1988).

3.4.2.5 Organické kyseliny

Organické kyseliny v bramborové hlíze ovlivňují aciditu a pufovací schopnost. Význam mají především organické kyseliny, které vznikají při dýchání a jako meziprodukty látkové výměny (Hruška et al., 1974). Především obsah citrónové kyseliny a jablečné kyseliny (obsah se pohybuje okolo 1 % původní hmoty) má význam při biochemismu rostliny. Hodnota pH

se obvykle pohybuje mezi 5,6 -6,5 a má velký význam pro chuť a vůni vařených brambor, protože ovlivňuje uvolňování chuťových látek (Rybáček et al., 1988).

Mezi další organické kyseliny přítomné v hlízách patří: isocitrónová kyselina, pyrohroznová, vinná, šťavelová, fytinová a podobně. Některé z těchto kyselin se účastní ve fyziologických procesech, jiné jsou přechodného charakteru a v rostlinách a hlízách jsou přítomny pouze v malých množstvích (Rybáček et al., 1988).

3.4.2.6 Tuky

Tuky představují přibližně 0,1 až 0,5 % z celkové hmotnosti hlízy. Převážně jsou zastoupeny fosfolipidy, glykolipidy a neutrálními lipidy. Více než 94 % tuků je v hlízách přítomno ve formách obsahujících esterifikované mastné kyseliny. Energetická hodnota bramborového tuku je vysoká, nicméně jeho malý obsah v hlízách obecně znamená, že příjem tohoto cenného tuku z brambor je minimální (Ramadan, 2016).

3.4.2.7 Vitaminy

Brambory jsou nejlépe známy jako zdroj vitamínu C a draslíku. Mezi 98 zkoumanými vzorky zeleniny bylo zjištěno, že brambory jsou nejméně nákladným a zároveň pro člověka snadno dostupným zdrojem vitamínu C (Navarre et al., 2016). Vitaminy jsou skupinou životně důležitých látek, které si lidské tělo nedokáže samo syntetizovat, a proto je musí přijímat v potravě (Hruška et al., 1974).

Vitamin C je rozpustný ve vodě, je kofaktorem mnoha enzymů, funguje jako donor elektronů a hraje důležitou roli v detoxikaci reaktivní formy kyslíku (Navarre et al., 2016).

Dalšími vitaminy, které se nachází v hlízách brambor, jsou členové rodiny B vitaminů. Mezi ty, které se nachází v hlízách, patří thiamin (vitamin B₁), riboflavin (B₂), niacin nebo Niacinamid (B₃), pantotenová kyselina (B₅), pyridoxin (B₆) a listová kyselina (B₉) (Navarre et al., 2016).

Nedostatek thiaminu vede k onemocnění beri-beri, které způsobuje poškození nervového a kardiovaskulárního systému. Niacin snižuje hladinu cholesterolu a krevního tlaku. Jeho nedostatek vede k onemocnění zvanému pelagra, které způsobuje průjmy, dermatitidy nebo demenci (Navarre et al., 2016).

Tabulka č. 2: Obsah vitamínu v mg na 100 g výrobku z brambor

(Navarre et al., 2016)

Vitamin	Hranolky smažené v rostlinném oleji	Brambůrky	Pečené loupané brambory	Brambory vařené ve slupce
B ₁	0,08 mg	0,17 mg	0,067 mg	0,106 mg
B ₃	0,28 mg	3,83 mg	1,41 mg	1,44 mg
B ₅	0,5 mg	0,4 mg	0,38 mg	0,52 mg
B ₆	0,36 mg	0,78 mg	0,31 mg	0,30 mg
B ₉	0,03 mg	0,075 mg	0,026 mg	0,01 mg

3.4.2.8 Minerální látky

Stanovení obsahu minerálních látek v hlízách není snadné, protože zde hraje významnou roli, zda vezmeme celou hlízu nebo ji zbavíme slupky. Pokud slupku oloupeme, můžeme ji tak zbavit až 20 % její hmoty, čímž se ochuzujeme o cenné látky (Talbert et al., 1987).

Minerální látky se obvykle udávají ve formě solí v relativních procentech popela. Průměrný obsah popela v sušině je přibližně 5 % a vyjadřuje anorganický zbytek po spálení organických součástí (Hruška et al., 1974).

Tabulka č. 3: Složení popela z bílých brambor udáno v %

(Talbert et al., 1987)

Složka	Průměrný obsah	Rozsah
K ₂ O	56 %	43,95-73,61 %
P ₂ O ₅	15 %	6,83-27,14 %
SO ₃	6 %	0,44-10,69 %
MgO	4 %	1,32-13,58 %
Na ₂ O	3 %	0,07-16,93 %
CaO	1,5 %	0,42-8,19 %
SiO ₂	1 %	0,16-8,11 %

Nejvíce jsou v bramborách obsaženy následující prvky: draslík, fosfor, síra, hořčík, sodík, vápník a křemík. Další prvky, jejichž přítomnost v bramborách byla prokázána, jsou: chlor, železo, hliník, mangan, zinek, měď, bor, brom, titan, nikl, molybden a některé další (Talbert et al., 1987). Koncentrace těchto prvků je závislá na intenzitě a druhu hnojení a také na množství vláhy. Stres suchem obecně způsobuje vyšší koncentrace prvků v hlízách (Navarre et al., 2016).

Z uvedených prvků je pro člověka velmi významný zejména draslík. Je důležitý pro udržování acidobazické rovnováhy v těle, pro správnou funkci ledvin, srdce, svalů a trávicího systému. Právě pro správnou funkci kardiovaskulárního systému je podle odborníků důležité zvýšit v potravě poměr draslíku na úkor sodíku. V tomto ohledu jsou brambory vynikajícím zdrojem potravy, protože jejich poměr sodíku ku draslíku je ve srovnání s jinými druhy zeleniny velmi nízký (Navarre et al., 2016).

3.4.2.9 Barviva

Barviva hrají roli především u rozdělování brambor na odrůdy podle barvy slupky a dužiny. Zbarvení slupky do červené, modré nebo fialové barvy způsobují antokyany, barviva rozpuštěná v buněčné šťávě periferních částí korové vrstvy (Hruška et al., 1974). Dužina bramborových hlíz je zbarvena v odstínech žluté a oranžové, v závislosti na obsahu karotenoidů. Spíše oranžové zbarvení způsobuje barvivo zeaxantin, zatímco žluté zbarvení koreluje s obsahem luteinu (Navarre et al., 2016). Dále se v hlíze nachází flavonoly, flaviny a flavony (Rybáček et al., 1988).

Karotenoidy mají mnoho zdraví prospěšných vlastností a snižují riziko vzniku řady onemocnění. Převážně jsou důležité pro zdraví očí a pomáhají snižovat riziko vzniku věkem podmíněné makulární degenerace, která je příčinou ztráty zraku ve stáří (Navarre et al., 2016). U rostlin je nejdůležitějším barvivem chlorofyl, který se vyskytuje ve dvou formách jako chlorofyl a a chlorofyl b (Hruška et al., 1974). Ten má jako jediné barvivo přímý vliv na kvalitu hlíz. Pokud se k hlízám brambor dostane sluneční světlo, začnou se zbarvovat do zelena. Je to způsobeno přeměnou leukoplastů na chloroplasty vlivem slunečního záření (Rybáček et al., 1988).

3.5 Glykoalkaloidy

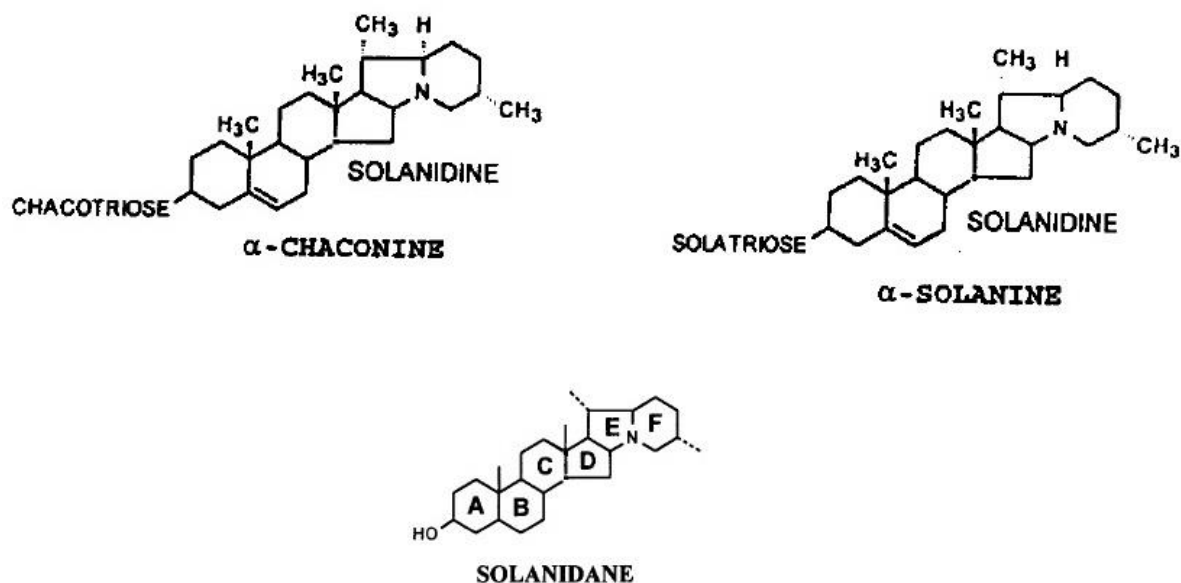
Brambory, stejně jako ostatní *Solanaceae*, obsahují sekundární metabolity nazývané glykoalkaloidy. Jsou to toxiny, které rostlině napomáhají v ochraně před škůdci a posilují odolnost proti patogenům (Navarre et al., 2016).

Z celého bramborového trsu obsahuje nejvíce glykoalkaloidů nadzemní část rostliny, v hlízách je obsah výrazně nižší. Množství těchto toxinů v hlíze závisí také na odrůdě brambor a v neposlední řadě na podmínkách okolního prostředí (Friedman et Levin, 2016).

Glykoalkaloidy brambor obvykle patří do jednoho ze dvou strukturních typů. Tím jsou buď solanides, kam řadíme solanin a chaconin, nebo spirosolanes (Navarre et al., 2016). Nejvíce se v hlízách vyskytují právě α -solanin a α -chaconin (Friedman et Levin, 2016), které zabírají až 90 % celkového obsahu glykoalkaloidů v hlíze (Navarre et al., 2016). Samotný solanin zabírá 0,01-0,10 % obsahu sušiny hlízy, přičemž ve slupce ho najdeme dvakrát více než v dužině (Talbert et al., 1987).

V menších množstvích pak v hlíze najdeme další produkty hydrolýzy solaninu a chaconinu - β -formy, γ -formy a aglykonové formy. Další kategorií alkaloidů, které byly v bramborách identifikovány teprve v roce 1993, jsou calystegin a nortropan. U některých divokých druhů brambor, které obsahují větší množství glykoalkaloidů než kulturní formy, byla prokázána přítomnost dalších neobvyklých forem těchto toxinů (Friedman et Levin, 2016). Podle Navarre et al. (2016) jedna hlíza divoce rostoucích brambor může obsahovat až 90 různých alkaloidů.

Jak již bylo zmíněno výše, nejvíce se v hlízách vyskytují α -solanin a α -chaconin (Friedman et Levin, 2016). Ty jsou odvozeny od aglykonu solanidinu, kde aglykon je nepolární složkou celého glykoalkaloidu. Polární složku obvykle tvoří ve vodě rozpustný sacharid. Obecně se glykoalkaloidy řadí mezi glykosidy, které mají k aglykonu připojeny různě složené cukry v postranním řetězci. α -solanin i α -chaconin tedy mají společný solanidin, na kterém je navázán vždy jiný řetězec (Friedman et al., 1997). U α -solaninu se jedná o triglykosid složený z galaktosy, glukosy a rhamnosy, celá sacharidická část se nazývá solatriosa, zatímco u α -chaconin se skládá z glukosy a dvou skupin rhamnosy. Sacharidická část se nazývá chacotriosa (Barceloux, 2009).



Obrázek 1: solanidin, α -solanin, α -chaconin, (Friedman et al., 1997)

3.5.1 Význam pro člověka

Z hlediska dietologického jsou glykoalkaloidy považovány za antinutriční sloučeniny (Navarre et al., 2016). K otravám z hlíz brambor dochází jen velmi zřídka a v minulosti se tak dělo převážně kvůli pokusům o konzumaci bramborové natě (Talbert et al., 1987). Požití velkého množství glykoalkaloidů je pro člověka nebezpečné. Může například vyvolat zvracení, průjem, křeče, pocení, zrychlený tep. Konzumace kritického množství glykoalkaloidů může způsobit kóma nebo být až smrtelná. Odhady se liší, ale za toxické množství glykoalkaloidů se považuje 1-5 mg na 1 kg tělesné hmotnosti. Dávka 5-6 mg na 1 kg tělesné hmotnosti už může být smrtelná (Navarre et al., 2016).

Účinky glykoalkaloidů však nemusí být pouze negativní. Při konzumaci v malém množství mají prokazatelně kladné účinky nejen na lidské zdraví, ale i na chuť brambor (Navarre et al., 2016). Napomáhají snižovat hladinu cholesterolu v krvi a chrání před vznikem infekce způsobeným bakterií *Salmonella Typhimurium*. Brambory s nízkým obsahem glykoalkaloidů byly hodnoceny jako chuťově nevýrazné, zatímco ty s vyšším obsahem měly jemně nahořklou chuť (Friedman et Levin, 2016).

Nejnovější studie prokázaly, že některé glykoalkaloidy z brambor mají protirakovinné účinky, a to jak in vitro, tak in vivo. Rakovina plic je velmi nebezpečná především proto, že dříve než je nádor diagnostikován, metastazuje do okolních tkání. Při použití buněk z lidského karcinomu bylo prokázáno, že α -chaconin snižuje průnik metastáze (Shih et al., 2007). Další

glykoalkaloid přítomný v bramborách se nazývá solamargin. U něj bylo prokázáno, že zvyšuje náchylnost na léčiva zaměřená proti dvěma různým typům rakoviny plic (Liang et al., 2008).

3.5.2 Faktory ovlivňující obsah glykoalkaloidů

Při působení stresu, způsobeného podmínkami okolního prostředí, dochází ke zvyšování hladiny glykoalkaloidů. Je to způsobeno tím, že brambory v reakci na stres syntetizují více těchto toxických látek. Dokonce až nad hodnoty, které považujeme za bezpečné pro konzumaci člověkem (Friedman et Levin, 2016).

3.5.2.1 Agronomie

Pěstitelské procesy prováděné v zemědělství ovlivňují kvalitu brambor stejně tak, jako ovlivňují obsah glykoalkaloidů. Na vliv těchto procesů se zaměřilo již několik studií, ovšem většinou se jejich závěry rozcházejí, a to především pokud jde o vliv ekologického zemědělství nebo vliv obsahu oxidu uhličitého v půdě (Friedman et Levin, 2016).

Podle Nitithamyong et al. (1999) lze za faktory s potvrzeným účinkem na zvýšený obsah glykoalkaloidů považovat vystavení hlíz světelnému záření, zvyšující se teplotu prostředí a fyzické poškození. Barceloux (2009) jako potvrzené faktory zvyšující obsah glykoalkaloidů uvádí také fyzické poškození hlízy a vystavení světelnému záření, dále ještě zmiňuje nízkou teplotu skladování, nezralost a fyziologický stres. Zdůrazňuje také, že obsah glykoalkaloidů i jeho zvyšování se odvíjí od příslušnosti k dané odrůdě.

Podle studie Dimensteina et al. (1997) má na zvýšený obsah glykoalkaloidů vliv také roční období, ve kterém byly brambory pěstovány. Brambory pěstované v létě měly větší obsah těchto látek než ty, které byly pěstovány v zimním nebo jarním období.

V intenzivním zemědělství mezi další faktory, které mají patrně vliv na zvýšený obsah glykoalkaloidů, patří hnojení dusíkatými hnojivy nebo používání insekticidů (Friedman et Levin, 2016).

Nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím obsah glykoalkaloidů je stres suchem. Podle studie Bejarano et al. (2000) stres suchem obecně zvyšuje hladiny glykoalkaloidů až o 43 %. Ovšem hladiny konkrétně α -solaninu nebyly prokazatelně zvýšeny. Navíc uvádí, že z celkového obsahu zvýšených alkaloidů se 88 % z nich vyskytovalo ve slupce hlízy.

Podle André et al. (2009) je jedním z důležitých faktorů, které ovlivňují reakce glykoalkaloidů, příslušnost k dané odrůdě. Při svém pokusu vystavil celkem pět odrůd stresu

suchem. Ve výsledku dvě odrůdy nevykazovaly žádnou změnu v obsahu glykoalkaloidů, ovšem u ostatních tří zaznamenal zvýšení těchto látek až o 40 %.

3.5.2.2 Uskladnění

Podle Kozukue et al. (2001) pokračují hlízy v tvorbě glykoalkaloidů i během uskladnění v reakci na stres po sklizni. S tím souvisí zelenání hlíz během pobytu ve skladu. Podle úrovně zelenání může producent i spotřebitel vyhodnotit, jak velkému světelnému stresu po sklizni byly hlízy vystaveny.

André et al. (2009) ve své studii uvádí, že pokud měly brambory v rámci jedné odrůdy už během pěstování kvalitní závlahu, pak během skladování hlízy obsah glykoalkaloidů příliš nezvýšily. Na druhou stranu brambory, které byly během pěstování vystaveny stresu suchem, výrazně zvyšovaly obsah glykoalkaloidů během 4 měsíců skladování při 10 °C.

V řadě dnes běžných velkokapacitních prodejen potravin jsou brambory vystaveny fluorescenčnímu záření, které zvyšuje obsah glykoalkaloidů více, než nepřímé denní světlo. To lze označit za nesprávné, protože pokud byly hlízy vystaveny světlu ze zářivek po 8 dní, zvýšil se obsah glykoalkaloidů o 249 %. Při poranění hlíz se zvyšuje o 246 % během 48 hodin (Friedman et Levin, 2016).

3.5.2.3 Zpracování

Jak již bylo zmíněno, vystavení hlíz světlu, mechanické poškození a skladování jsou hlavní důvody zvyšování obsahu toxických látek. Proto je správné zacházení s hlízami během jejich zpracování na potravinářské výrobky klíčové (Friedman et Levin, 2016).

Nejlepší způsob, jakým zbavíme hlízu největšího podílu glykoalkaloidů, je oloupání slupky a odstranění klíčků. Glykoalkaloidy jsou totiž látky nerozpustné nejen ve vodě, ale také v etheru. Proto se během vaření brambor jejich obsah téměř nezmění (Friedman et Levin, 2016).

Podle Rytela et al. (2005) však lze usuzovat, že glykoalkaloidy se dají odbourat velmi vysokými teplotami, neboť během smažení dosahují ztráty těchto látek téměř 90 %.

Ročně se loupáním brambor vytvoří obrovské množství odpadu s vysokým obsahem glykoalkaloidů. To nabízí spoustu možností jak tento odpad využít jako vedlejší produkt, například jako krmivo pro hospodářská zvířata. Při zkrmování slupek dobyt看kem nedošlo k ovlivnění kvality hovězího masa. U prasat byl zaznamenán dobrý přírůstek (Nelson, 2010). Slupky plné glykoalkaloidů vykazují antimikrobiální účinek - to může být důvodem

skutečnosti, že při zkrmování bramborových slupek drůbeží, došlo ke snížení počtu mikrobu ve slepičím trusu i slepém střevě (Ohh et al., 2009).

3.5.2.4 Poměr α -chaconinu ku α -solaninu

Poměry α -chaconinu a α -solaninu se u různých odrůd liší a jsou předmětem zájmu především proto, že α -chaconin je mnohem toxičtější než α -solanin (Friedman et Levin, 2016). Barceloux (2009) uvádí, že nejčastější poměr α -chaconinu ku α -solaninu je 60:40. Zdá se, že každý z těchto glykoalkaloidů je syntetizován v odděleném kanálku, a proto se jejich množství může lišit v závislosti na odrůdě (Choi et al., 1994). Další možností, proč se jejich poměry liší, může být různá délka metabolismu opět závislá na odrůdě brambor (Friedman et Levin, 2016).

3.6 Stresové faktory rostlin

Stresové faktory vnějšího prostředí hrají důležitou roli v omezování zemědělské produkce. Každoročně způsobují na úrodách značné škody jak abiotické tak biotické faktory prostředí (Wittenmayer et Merbach, 2005).

Každý rostlinný druh vyžaduje určité rozpětí vnějších podmínek, ve kterých je schopen růst. Faktory, které rostlinu ovlivňují negativně, označujeme jako stresové faktory. Působení těchto faktorů vyvolává v těle rostliny změny. V reakci na ně musí rostlina mobilizovat energetické zdroje, obranné nebo adaptivní reakce. Takto vyvolaný stav, který rostlinu zatěžuje, nebo jakkoliv odlišný stav od normy označujeme jako stres (Kůdela et al., 2013).

Jen těžko lze pěstovat rostliny tak, aby během svého růstu nebyly vystaveny žádným stresovým podmínkám. proto je důležité chápat reakce rostlin na jednotlivé stresové faktory (Nilsen et Orcutt, 1996). Díky těmto poznatkům a znalostem pak můžeme včas zabránit vzniku epidemií infekčních chorob, vyhodnotit rizika zavlečení karanténních organismů do nových oblastí nebo předpovídat dopad klimatických změn na výskyt a škodlivost patogenů (Kůdela et al., 2013). Následující kapitoly se zaměřují na vybrané stresové faktory, které ovlivňují růst brambor.

3.6.1 Biotické faktory

Biotické faktory jsou zobecněním nejrůznějších původců chorob - viry, houby, bakterie. Lze sem zařadit také ekologické jevy jako konkurence nebo alelopatie a v neposlední řadě sem patří také působení býložravců (Nilsen et Orcutt, 1996).

3.6.1.1 Škůdci

Škůdci brambor ohrožují celou rostlinu - tedy její nadzemní i podzemní části. Mohou škodit hned několika způsoby: požerem, sáním, vytvářením vstupních bran pro patogenní organismy a nebo původce onemocnění přímo přenášet (Vokál et al., 2000). Vybrala jsem několik příkladů škůdců brambor, které stručně popíšu. Jejich počet je však mnohem vyšší a jejich výčet by přesahoval formát bakalářské práce.

Háďátka bramborové je jedním ze škůdců, který způsobuje značné škody na hlízách brambor (Vokál et al., 2000). *Globoderra pallida* a *Globodera rostochiensis* napadají brambory i některé další z čeledi *Solanaceae*. Dokážou se dlouhodobě živit na hlíze bez jejího zjevného poškození díky přesné shodě látek obsažených ve slinách tohoto parazita s přenosovou buňkou. Vytváří cysty, které po sklizni setrvávají v půdě. Vajíčka v cystách dokážou přežít

sucho i mrazy a v této podobě v půdě přežijí mnoho let (Stone, 1979). Podle studie Muldera (1994) nebyla nalezena významná souvislost mezi působením sucha na míru napadení hádátkem. Škody jím způsobené vykazovaly po tři roky stále stejnou míru na výnosech ať už byla závlaha dostatečná nebo ne.

Dalším významným škůdcem brambor je mandelinka bramborová. Způsobuje požerky především na nati, ale i na hlízách vyčnívajících z půdy nebo rostoucích lehce pod povrchem. Ke konci vegetace už škodí vyrostlí brouci, kteří ožírají pouze hlízy (Hausvater et Doležal, 2014).

Jako nepřímý škůdce působí na bramborách mšice. Jedná se o významné přenašeče virů brambor. Například u viru svinutky není znám jiný způsob přenosu, než právě prostřednictvím mšic (Vokál et al., 2000).

Drátovci, jak nazýváme larvy brouka kovaříka, způsobují významné škody na hlízách brambor. Tyto larvy hloubí v hlízách chodbičky, které jsou navíc zaplněny jejich tmavým trusem (Hausvater et Doležal, 2014).

3.6.1.2 Choroby

Pokud je nadzemní část rostliny bramboru sužována chorobou, nejčastěji se negativní dopad projeví i na výnosech. Snižování asimilačních ploch při napadení nadzemních částí, poškození kořenů a stolonů, napadení hlíz - to vše může úrodu snížit nebo až úplně znehodnotit. U brambor známe tři nejčastější původce chorob. Jedná se o viry, bakterie a houby (Vokál et al., 2000).

3.6.1.2.1 Houbové choroby

Houbové choroby jsou způsobeny celou řadou původců. Pěstitelé často provádí řadu opatření, která mohou napomoci předejít napadení bramboru. Nejčastěji se jedná o výběr vhodného pozemku, důležitá může být také včasná sklizeň, předcházení mechanickému poškození hlíz a samozřejmě ošetření porostu fungicidy (Hausvater et Doležal, 2014). Důležité je také věnovat pozornost vlivům počasí. Při vysokých letních teplotách může přehnaná závlaha napomoci zvyšovat náchylnost ke vzniku houbových chorob. Životní cyklus houbových chorob ovlivňuje do značné míry kombinace vzdušné vlhkosti a teploty, přičemž vyšší vzdušná vlhkost a vyšší teplota jsou pro jejich rozvoj velmi příznivé. S růstem teploty nad optimální pásmo pak nebezpečnost opět klesá. Během srážek, a určitou dobu po nich, zůstává na povrchu rostlin vodní film, který v kombinaci s teplotou vzduchu také napomáhá k podpoře vzniku houbových chorob. Dopadající kapky navíc mohou uvolňovat a vymršťovat

spory do okolí. Vydatné a dlouhotrvající srážky naopak mohou poškozovat povrchová mycelia a tím omezovat produkci konidií, smývat je z povrchu rostlin a bránit jejich klíčení (Litschmann et al., 2014).

Mezi nejzávažnější houbová onemocnění brambor patří plíseň bramborová, vločkovitost hlíz, fusariová hniloba, mokrá bakteriální hniloba a spousta dalších (Vokál et al., 2000). Každá z těchto chorob má svého specifického původce a zároveň i specifický způsob projevu. Způsobují celé řady různých vad od skvrn přes povlaky až po nekrózy.

3.6.1.2.2 Bakteriální choroby

Bakteriální černání stonku a měkká hniloba hlíz bramboru jsou onemocnění způsobená bakteriemi *Pectobacterium carotovorum*, *Pectobacterium atrosepticum* a *Dickeya chrysanthemi*. Způsobují černání bází stonků, vadnutí rostliny a její celkové odumření. Hlízy macerují a jejich rozklad doprovází silný zápach (Hausvater et Doležal, 2014).

Aktinobakteriální obecná strupovitost bramboru je onemocnění, jehož původcem je *Streptomyces scabiei*. Má za následek vznik strupů na slupce hlíz, čímž znehodnocuje jejich vzhled a zvyšuje množství odpadu (Hausvater et Doležal, 2014).

3.6.1.2.3 Virové choroby

Virové choroby jsou nebezpečné zejména proto, že výrazně snižují výnosy, navíc jsou velmi snadno přenášeny buď samotnou sadbou, dotykem nebo pomocí přenašečů, jako jsou například mšice nebo háďátka, jak již bylo zmíněno výše (Vokál et al., 2000).

Y-viróza bramboru je onemocnění způsobené virem *Potato virus Y*. Projevuje se mozaikou na listech, jejich kadeřavěním nebo čárkovitostí. Na hlízách vznikají zduřenininy a nekrózy (Hausvater et Doležal, 2014). Snižuje výnosy o 30 až 70 % a příznaky jsou závislé na odrůdě a kmeni viru (Vokál et al., 2000).

Vokál et al. (2000) uvádí několik dalších virových onemocnění bramboru. Mimo viry útočící přímo na brambory, je mohou napadat i viry běžně se vyskytující na jiných rostlinách jako například Tabákový rattle virus nebo virus nekrózy tabáku.

3.6.2 Abiotické faktory

Abiotické faktory můžeme rozdělit na fyzikální a chemické. Mezi fyzikální patří sucho, teplota, záření, zavodnění, vítr nebo magnetické pole. Do chemických faktorů lze zařadit znečištění ovzduší, znečištění těžkými kovy, pesticidy, toxiny, ovlivnění pH půdy nebo salinitu (Nilsen et Orcutt, 1996). Litschmann et al. (2014) pojednává o meteorologických stanicích využívaných v rostlinné výrobě pro obecné informace o hodnotách základních

meteorologických veličin. S ohledem na produkci brambor mezi nutné měřené prvky patří teplota vzduchu, vlhkost vzduchu, srážky a teplota půdy. Na základě toho jsem se zaměřila na ty faktory, které rostlinám i pěstitelům působí největší obtíže.

3.6.2.1 Abiotické faktory fyzikální - teplota

Vokál et al. (2000) a Kůdela et al. (2013) se shodují, že teplota hraje při růstu brambor velmi důležitou roli. Faktory jako vlhkost nebo výživa mají také svou úlohu, nicméně ne tak významnou, jako právě teplota. Brambory jsou ke změnám teploty značně citlivé, takže rozmezí teplot, které jim neškodí, je pro brambory velmi úzké (Vokál et al., 2000).

Kůdela et al. (2013) uvádí mezní tepelné hodnoty pro jednotlivé druhy rostlin. Dále mezní tepelné hodnoty rozděluje z hlediska ekologického a produkčního. Produkční hledisko zdůrazňuje teplotní rozmezí důležitá především pro tvorbu sušiny, pro růst a vývoj. Vokál et al. (2000) označuje za teplotu pro růst optimální takovou teplotu, při níž je rychlost růstu nejvyšší. Teplota pro růst minimální je nejmenší potřebná teplota, při jejíž dosažení rostlina začíná růst. Při zvýšení teploty nad 30 °C růst brambor značně zpomaluje a pokud dosáhne teplota pro růst svého maxima, růst se úplně zastaví.

3.6.2.1.1 Vybrané abiotikózy způsobené teplotami mimo rozmezí tolerance brambor

Zmrznutí hlíz nastává, pokud teplota klesá pod bod mrazu. Hlízy po rozmrznutí uvolňují vodu a dužina se zabarvuje do šedohněda. Důležitá je včasná sklizeň a udržení optimální teploty během skladování (Hausvater et Doležal, 2015).

Abiotická hlízkovitost bramboru nastává při extrémních změnách teplot ke konci vegetace. Kolem matečné hlízy se po výsadbě tvoří dceřiné hlízky na krátkých stolonech a nadzemní část rostliny neroste nebo je redukována (Hausvater et Doležal, 2015).

Chladové hnědé a duté srdéčko hlíz bramboru jsou dvě fáze téže poruchy, jejíž vznik má na svědomí pokles teploty půdy pod 13 °C na dobu delší než 5-7 dní. Ve středu hlízy se vytváří diskolorace a pletiva hnědnou. Pokud hlíza rychle roste, napadená pletiva se od sebe oddělí a vzniká tak dutina nazvaná duté srdéčko (Kůdela et al., 2013).

Dále může docházet také k horkostnímu poškození natě bramboru nebo k narůstání horkostních výhonů (Kůdela et al., 2013).

3.6.2.2 Abiotické faktory fyzikální - záření

Pro rostliny je sluneční záření nejen zdrojem energie pro průběh fotosyntézy a výměny tepla, ale také reguluje jejich růst a vývoj. Rostliny na délku záření reagují tvarovými změnami orgánů, orientačním růstovým pohybem, přechodem do reproduktivní fáze a několika dalšími fotoperiodickými aktivitami (Kůdela et al., 2013). Právě s ohledem na tyto projevy, můžeme brambory považovat za rostliny specifické. Z hlediska tvorby květu je totiž řadíme mezi rostliny dlouhodobní, zatímco z hlediska tvorby hlíz je řadíme mezi rostliny krátkodobní (Vokál et al., 2000).

Kůdela et al. (2013) a Vokál et al. (2000) se shodují, že jak na rostliny obecně, tak na brambory, působí různými vlivy jednak různá spektrální oblast světla, ale také jeho různé vlnové délky. Nejvýznamnější je rozsah záření v modré oblasti 400 - 500 nm, a to zejména pro růst a fotosyntézu.

3.6.2.2.1 Vybrané abiotikózy způsobené zářením

Abiotické zelenání hlíz bramboru je způsobeno denním nebo umělým světlem dopadajícím na hlízy brambor. Jak slupka, tak dužina získávají zelené zbarvení, což, jak již bylo zmíněno výše, nepřímo vede ke zvyšování obsahu glykoalkaloidů. Je třeba dbát na dostatečnou hloubku výsadby a nahrnutí hrůbků (Hausvater et Doležal, 2015).

Sluneční úžeh hlíz bramboru může nastat právě tehdy, pokud se silné sluneční záření dostane k nedostatečně zakrytým hlízám. Na těchto pak způsobuje hnědé nekrózy (Hausvater et Doležal, 2015). Na povrchu hlízy se vytváří puchýře a nabývá kokový vzhled. Pletivo pod lenticelami vodnatí a hnědne (Kůdela et al., 2013).

3.6.2.3 Abiotické faktory chemické - nedostatek prvků v půdě

Příjem živin rostlinami a jejich využití je obecně velmi složitý proces. Přijímání prvků v různých formách se děje na základě synergetických nebo antagonistických působení mnoha vnitřních a vnějších faktorů. Tyto procesy řídit nedokážeme, dokážeme je však do jisté míry ovlivnit obohacením půdy živinami (Vokál et al., 2000). Nedostatek určitého prvku má většinou specifický projev.

3.6.2.3.1 Nutriční poruchy

Nejvýznamnější živinou, kterou řadíme mezi stavební prvky rostlin, je dusík. Rostliny ho přijímají ve formě NH_4^+ a NO_3^- . U brambor má dusík přímý vliv na výnosy a kvalitu hlíz (Vokál et al., 2000). Při jeho nedostatku jsou brambory světle zelené a pomalu rostou. Dochází ke ztrátě spodních listů a snížení výnosů. Nadbytek dusíku oddaluje tvorbu hlíz,

podporuje jejich zmlazování a způsobuje nadměrný růst natě. Listy jsou malé, deformované a svinuté směrem dolů (Kůdela et al., 2013).

V biochemických reakcích a při přenosu energie má velký význam fosfor. Rostliny ho přijímají ve formě H_2PO_4^+ a HPO_4^{2-} . Brambory mají střední schopnost přijímat fosfor (Vokál et al., 2000). Při nedostatku fosforu na začátku vegetace je zpomalen konečný růst a rostliny mohou zůstat zakrnělé, vytáhlé a ztuhlé. Listy jsou tmavší, než je u brambor běžné, může se vyskytnout i purpurovitost. Starší listy mají tendenci se zkroutit, dostávají lžícovitý tvar a postupně mohou odpadávat (Kůdela et al., 2013).

Na základní funkce rostlin, jako je transport látek, hospodaření s vodou, aktivitu enzymů, kvalitu škrobu nebo kvalitu hlíz, má vliv draslík. Rostliny obecně ho přijímají ve formě K^+ . Draslík je pro brambory dobře dostupný a z půdy ho čerpají velké množství (Vokál et al., 2000). Nedostatek draslíku pozorujeme hlavně na spodních listech. Horní listy však mohou vypadat zcela normálně. Zpočátku můžeme pozorovat zakrnělost rostlin, neobvykle zelený až černý vzhled listů, které mají zkadeřený povrch. Starší listy na okrajích nekrotizují a předčasně stárnou. Nápadné je celkové bronzovatení listů, které mají na spodní straně hnědé tečky. Hlízy jsou celkově menší a na jejich pupeční části se mohou vytvářet vkleslé, hnědé, nekrotické léze (Kůdela et al., 2013).

Hořčík je prvkem, který má u brambor významné postavení v procesu fotosyntézy, aktivaci enzymů a syntézy bílkovin. Rostliny ho přijímají ve formě Mg^{2+} (Vokál et al., 2000). Při jeho nedostatku se nejdříve objevují mezižilkové chlorózy dospělých listů. Vytváří se bledé zbarvení a poté vzniká nekróza. Příznaky pozorujeme nejprve na vrcholech listů, šíří se přes okraje, pokračují mezi žilkami a nejsilnější jsou směrem ke středu čepele. Listy jsou ztlustlé a křehké a svinují se směrem nahoru. Listy postižené nekrozou mohou opadávat. Kořeny bramboru krní, čímž následně znemožňují rostlině přijímat další prvky (Kůdela et al., 2013).

Důležitým prvkem v půdě je také kyslík. Je nepostradatelný pro dýchací procesy nejen kořenů rostlin, ale také pro mikroorganismy žijící v půdě. Ve srovnání s atmosférou je v půdě kyslíku o poznání méně. Pokud jeho koncentrace v půdě klesne pod 4 %, dochází u rostlin ke snížení respiračních procesů, tím dochází ke změně syntézy fytohormonů a k syntéze stresových proteinů (Procházka et al., 1998). Pokud má hlíza bramboru nedostatek kyslíku, v její dužině dochází ke vzniku tzv. černého srdéčka. Ve středu hlízy tak vzniká modročerně až černě ohraničená plocha a může se tvořit i dutina. Černé srdéčko vzniká tehdy, pokud je kyslíku nedostatek a není schopen proniknout pletivem až do středu hlízy. Může k tomu dojít také v případech, že půda je zaplavena (Kůdela et al., 2013).

3.6.2.4 Abiotické faktory chemické - salinita půdy

Zasolení půdy je jedním z hlavních faktorů limitujících produktivitu a růst rostlin. Zasolení negativně ovlivňuje hlavní procesy probíhající v rostlině jako je fotosyntéza, syntéza bílkovin, metabolismus lipidů a energie. V případě, že salinitu zmírníme a stres ustoupí, rostliny bývají schopné pokračovat v růstu (Parida et Das, 2005).

Salinizace je proces hromadění rozpustných solí v půdním horizontu v takovém množství, že výrazně snižuje úrodnost půdy. Během tohoto procesu dochází k nahromadění především sodíku, chloru a síranu. V zasolených půdách převládá množství sodíku nad draslíkem. Zároveň je obvyklá extrémně nízká koncentrace vápníku a fosforu (Kůdela et al., 2013).

Při zasolení půdy mnoho rostlin reaguje tvorbou prolinu jakožto netoxické a ochranné látky. Všechny ostatní aminokyseliny jako cystein, arginin nebo methionin svůj obsah značně snižují, pokud je rostlina vystavena stresu způsobeným zasolením půdy. Naopak prolin v tomto případě svou koncentraci v rostlině zvyšuje (Parida et Das, 2005).

Pokud jsou brambory vystaveny zasolení, dochází u nich k rozvoji vakuolizace, k otoku endoplazmatického retikula a mitochondrií, degradaci cytoplasmy a fragmentaci tonoplastu buněk listů. Dochází také ke snížení množství chloroplastů a zmenšení mezibuněčných prostor. U rostlin bramboru ošetřených roztokem chloridu sodného došlo ke snížení obsahu škrobu (Parida et Das, 2005).

Heuer et Nadler (1998) potvrzují úzký vztah mezi nárůstem osmotického tlaku v listech brambor a akumulací prolinu, zejména v pozdějších fázích růstu rostlin při ošetření půdy solným roztokem. Tento vztah se potvrdil i ve stoncích a hlízách.

3.6.3 Abiotické faktory chemické - voda

Voda se na stavbě rostlinného těla podílí nejvíce ze všech látek. V buněčných strukturách se vyskytuje ve formě vázané nebo volné. V různých částech rostliny je zastoupeno různé množství vody a podle toho jsou na ní jednotlivé orgány závislé. Listy obsahují až 90 % vody, zatímco semena pouhých 5 až 15 %, proto také životaschopnost semene přetrvává i po delším období bez vody, zatímco listy po mnohem kratší době bez vody umírají (Vokál et al., 2000).

Brambory řadíme mezi rostliny velmi citlivé na nedostatek vody. Při jejím nedostatku je ovlivněna výška rostliny, listová plocha a živá hmotnost, zároveň ale bylo prokázáno, že obsah sušiny nebo délka listů nedostatkem vody nebo salinitou ovlivněny nejsou (Heuer et Nadler, 1998). Vokál et al. (2000) uvádí, že brambory reagují citlivě především na rozložení srážek v čase. Požadavky na vláhu se dále odvíjejí také od fáze růstu, výživy,

teploty a v neposlední řadě od odrůdy. Watanabe et al. (2011) ve své studii uvádí několik genů izolovaných z divoce rostoucích brambor, které by mohly zvýšit odolnost kulturních odrůd brambor právě při nedostatku vody.

Pokud má brambor dostatečné množství závlahy, poskytuje na jednotku vody více potravy než například obilniny. Na každý jeden m³ vody aplikované na tuto plodinu vyprodukuje brambor 5600 kcal dietní energie. Pro srovnání na stejné množství vody kukuřice vyprodukuje 3860 kcal, pšenice 2300 kcal a rýže 2000 kcal. Kvůli této skutečnosti jsou brambory upřednostňovanou plodinou ze strany státní správy nebo tvůrců veřejných strategií (Monneveux et al., 2013).

Za hlavní zdroj zásobování rostlin vodou v našich podmínkách považujeme atmosférické srážky. Ty můžeme chápat nejen jako zdroj vody, ale například také jako půdotvorný faktor. Pokud převládají srážky nad výparem, dochází k vyluhování svrchních vrstev. Pokud naopak převládá výpar nad množstvím spadlých srážek, dochází k vynášení látek vodou vzlínající k povrchu, s čímž souvisí i pohyb živin v půdě, například dusíku. Někdy mohou atmosférické srážky způsobovat škody na úrodě, a to zejména pokud přicházejí v podobě přívalových dešťů. Ty představují erozní nebezpečí zejména pro pozemky svažité nebo málo pokryté vegetací. Ze spadlých srážek však rostliny využijí jen část. Jak velkou část využijí, se odvíjí podle fyzikálních vlastností půdy, stavu půdního povrchu, stupně nasycení půdy vodou a svažitosti pozemku (Litschmann et al., 2014).

Ati et al. (2012) uvádí, že pro produkci brambor je voda limitujícím faktorem. Při pěstování je vhodné využívat kapkových závlah, zejména v oblastech chudých na atmosférické srážky. Monneveux et al. (2013) uvádí jako příklad severní oblast Číny, kde se ročně vypěstuje 45 % čínské a 10 % světové produkce brambor a kde již od roku 1990 zažívají extrémně dlouhé období sucha. Pomocí umělé závlahy můžeme ovlivnit množství přiváděné vody po celou dobu vegetačního růstu brambor, což je dobré pro zdraví rostlin a následné výnosy. Můžeme tak předejít řadě problémů v důsledku nevyrovnaných vláhových poměrů v půdě (Ati et al., 2012).

3.6.3.1 Abiotikózy způsobené nevyhovujícími vláhovými poměry

Vhodná závlaha slouží jako prevence před vznikem následujících poruch, vzniklých následkem extrémních vlivů klimatických podmínek stanoviště.

K vadnutí natě a poškození porostů suchem dochází při nedostatku vody v půdě doprovázeném vysokými teplotami. Dochází ke ztrátě turgoru v listech i stoncích (Hausvater et Doležal, 2015).

Nevyrovnanými vláhovými poměry v půdě jsou způsobeny poruchy jako abiotická sklovitost hlíz bramboru, kdy jsou hlízy protažené, pupková část je vodnatá, má světlou sklovitou barvu a později zahnívá. Dále jsou takto způsobeny také deformace hlíz, nárůstky na hlízách nebo růstové rozprasky hlíz bramboru (Hausvater et Doležal, 2015).

Pokud dojde k narušení dormance extrémními výkyvy teplotních a vlhkostních poměrů v druhé polovině vegetace, může dojít ke klíčení hlíz již v brázdě ještě před sklizní. Hlízy klíčí a vytváří nové podzemní i nadzemní orgány. K tomuto jevu dochází pouze u specifických odrůd brambor (Hausvater et Doležal, 2015).

Po delším období sucha může u brambor dojít k obnovení intenzivního růstu. Dochází pak k tvorbě dceřiných hlíz v důsledku zmlazování a ze starších hlíz vyrůstají stolony, ze kterých pak rostou mladé hlízy (Hausvater et Doležal, 2015).

3.6.3.2 Reakce rostlin způsobené při stresu suchem

Sucho je celosvětově jedním z limitujících faktorů rostlinné produkce a předpokládá se, že v budoucnu bude tento problém ještě závažnější. V zemědělství se za sucho označuje za takový nedostatek vlhkosti v půdě, při kterém je narušen normální růst rostlin, které pak nedokážou dokončit svůj životní cyklus. Sucho u rostlin poškozuje nejen růst, ale také narušuje vodní vztahy v rostlině a snižuje efektivitu hospodaření s vodou. Rostliny však mají celou řadu fyziologických a biochemických mechanismů jak na buněčné úrovni, tak v celém svém těle, díky kterým se přizpůsobují a odolávají nepříznivým vnějším podmínkám (Farooq et al., 2012).

Negativní dopady sucha na pěstování brambor se budou pravděpodobně projevovat stále více. Nejen kvůli klimatickým změnám, které mohou v budoucnu četnost sucha zvyšovat, ale také díky expanzi pěstování brambor i do oblastí tropů a subtropů, kde se pěstují jako zimní plodina. Závažnost a délka nedostatku vody se může rok od roku měnit, což by mohlo rostlinám ztěžovat a znemožňovat adaptaci na nově vzniklé podmínky. Prognózy na následujících 30 let mluví o hrozících ztrátách v rozsahu 18 až 32 % v produkci brambor způsobených rostoucím suchem, a proto je zvýšení tolerance brambor k suchu pomocí biotechnologií a šlechtění pro mnoho vědců hlavní prioritou (Monneveux et al., 2013).

3.6.3.2.1 Strategie rostlin při odolávání stresu suchem

Únik před suchem volí zpravidla rostliny jednoleté, které se vykazují vysokým stupněm vývojové flexibility a dokážou dokončit svůj vývojový cyklus ještě před nástupem sucha.

Spoléhají tedy na úspěšný průběh reprodukce, a proto soustřeďují většinu asimilátů a energie do rozvoje plodů a semen (Bacelar et al., 2012).

Rostliny, které se suchu vyhýbají, obvykle mají tkáně, které jsou na nedostatek vody velmi citlivé. Jejich cílem je tedy zabránit výkyvům v přísunu vody. Toho dosahují za pomoci několika adaptačních vlastností. Do této skupiny rostlin řadíme letničky a trvalky, které mají hluboko a bohatě prorostlé kořeny, díky kterým mají přísun vody z širokého objemu půdy (Bacelar et al., 2012).

Strategií na nejvyšší úrovni je vytvoření tolerance k suchu, která s sebou nese vytvoření adaptací, díky kterým rostlina přečká nepříznivé podmínky, ať už s nebo bez snížení výkonu (Bacelar et al., 2012).

3.6.3.2.2 Morfologicko- anatomické způsoby adaptace rostlin k suchu

Odolnost rostlin vůči suchu se opírá o adaptivní strategie založené na zvýšení absorpce a zadržování vody a snižování ztrát vody v období sucha. Rostliny vykazují také strukturální změny vytvářením mechanických výztuží tkání. Díky tomu zabrání hroucení a poškození buněk během vadnutí, které způsobuje nevratné poškození tkání a ztrátu jejich funkčnosti během vodního deficitu (De Micco et Aronne, 2012).

Rozsah škod způsobených suchem se odvíjí také od jeho načasování (tzn. do jaké fáze vývoje brambor zasáhne), dále od jeho trvání a závažnosti. Vzházení a nasazování hlíz jsou dvě nejkritičtější období, během kterých má sucho největší vliv na výnos (Monneveux et al., 2013).

Jak při popisu svého zkoumání uvádějí Miccová et Aronne (2012), je možné při důkladném prozkoumání kořenových průřezů pod mikroskopem jasně vidět anatomické přizpůsobení tkání suchu. U *Lygeum spartum* z čeledi lipnicovitých je tak zřetelně vidět zesílení a korkovatění subepidermálních buněk, dále smrštění buněk parenchymu, které po zpřístupnění vody odezní.

Adaptace na suchu je založena na mnoha morfologicko- anatomických rysech. V každé části a orgánu rostliny se projevuje na různých úrovních. Vzhledem k tomu, že tyto projevy se vzájemně nevyklučují, jejich kombinace vedou k různým adaptivním strategiím, což umožňuje různým rostlinným druhům sdílet totéž životní prostředí. Přežití rostliny v suchu se odvíjí také od její schopnosti zároveň čelit i ostatním stresovým faktorům okolního prostředí (De Micco et Aronne, 2012).

3.6.3.2.3 Fyziologické způsoby adaptace rostlin k suchu

Jedním z fyziologických projevů, jakým se kořeny rostlin v období sucha brání, je snížení hydraulické vodivosti. Díky tomu jsou buňky schopné zabránit dehydrataci. Obecně známější je uzavírání průduchů na listech rostlin, ovšem změna hydraulických vlastností u kořenů je stejně důležitou a účinnou reakcí, díky které rostlina dokáže přežít delší období sucha (North et Nobel, 1992).

Příjem vody kořeny rostlin záleží na vlastnostech rostliny. Obvykle se děje tak, že voda je z půdy přijímána xylémem, odkud se vydává třemi různými směry: apoplastickou cestou, symplastickou cestou nebo transcelulární cestou. Apoplastická cesta zahrnuje vodu, která cirkuluje podél buněčných stěn a v mezibuněčných prostorech. Symplastická cesta zahrnuje vodu cirkulující uvnitř buněk. Transcelulární cesta zahrnuje vodu, která proudí přes buněčné membrány. Symplastickou a transcelulární cestu není možné experimentálně rozlišit, proto se souhrnně označují za transport z buňky do buňky. Za normálních okolností nejvíce vody v rostlině cirkuluje apoplastickou cestou. Za ztížených podmínek během noci nebo v období sucha však dochází ke změně osmotického tlaku a tím se většina vody dostává do oběhu přímo z buňky do buňky (Aroca et Ruiz-Lozano, 2012).

3.6.3.2.4 Látky syntetizované rostlinami při působení stresu suchem

V momentě, kdy klesne obsah vody v půdě, začnou se u rostlin spouštět reakce, kterými se brání nedostatku vody. Jednou z řady reakcí, jimiž rostliny reagují na nedostatek vody v půdě, je syntéza abscisové kyseliny, zkráceně nazývané ABA, v tkáních kořenů rostlin (Wang et al., 1999). Tato kyselina v rostlině vydává signály pro uzavírání průduchů a současně s její syntézou dochází ke zkracování délky kořenových vlásků (Rouphael et al., 2012).

Jak již bylo zmíněno, během sucha a ztížených podmínek dochází ke změně osmotického tlaku. Ten je považován za hlavní příčinu zvýšené koncentrace většiny látek rozpustných ve vodě, jako například monosacharidy, organické kyseliny, ionty - zejména K^+ . Vysoká koncentrace iontů pak způsobuje inhibici enzymů extrahovaných z cytosolu buněk rostlin (Taiz et Zieger, 1998). Aby se zachoval vodní potenciál, musí se do cytosolu vylučovat další organické sloučeniny, které nazýváme kompatibilní osmolyty. Tyto osmolyty funkce enzymů neovlivňují. Jsou to látky, které chrání buněčné membrány a metabolické systémy během dehydratace (Chaves et al., 2003). Mezi ně řadíme také aminokyseliny - například prolin, asparagovou kyselinu a glutamovou kyselinu, dále sloučeniny jako kvartérní amoniové sloučeniny, polyalkoholy, cukry a proteiny s nízkou molekulovou hmotností (Bacelar et al., 2012).

Z těchto látek byl nejvíce studován již zmíněný prolin, který zvyšuje svou koncentraci v rostlinách nejen během sucha, ale také během zasolení. Jeho výskyt je spojován s prevencí denaturace bílkovin, zachování struktur a aktivity enzymů. Dále také chrání membrány před poškozením reaktivními formami kyslíku, které vznikají během sucha a vysokého záření (Bacelar et al., 2012).

Především vyšší rostliny během sucha syntetizují velké množství látky zvané glycin betain. Betainy jsou kvartérní amoniové sloučeniny, ze kterých je nejvíce studován a v rostlinách se nejčastěji vyskytuje, právě glycin betain, dále také prolin betain nebo β -alanin betain (Bacelar et al., 2012).

I přes sníženou míru asimilace uhlíku je v listech rostlin vystavených suchu zvyšována koncentrace cukrů. Tento proces se děje na úkor škrobu, jehož koncentrace rapidně klesá a pro rostlinu je zásadní v udržení odolnosti proti vysychání a urychluje metabolickou aktivitu v mladých listech (Chaves et al., 2003).

3.6.3.2.5 Látky syntetizované v bramborách při působení stresu suchem

Účinnost využití vody znamená, kolik sušiny rostlina vyprodukuje na jednotku spotřebované vody. V období sucha se účinnost využití vody mění. U pšenice a rajčat se v důsledku snížené transpirace za sucha zvyšuje, zatímco pokud brambory z počátku jejich růstu postihne sucho, účinnost využití vody se snižuje (Farooq et al., 2012).

Monneveux et al. (2012) uvádí, že přizpůsobení osmotického tlaku je u brambor do jisté míry omezeno. Následkem toho pak není dostatečně udržováno napětí v listech rostlin během období sucha. Bylo však zaznamenáno, že odrůdy brambor, u kterých jsou výnosy vyšší i přes působící stres suchem, je úprava osmotického tlaku vyšší. Zkoumání akumulace kompatibilních osmolytů u rostlin bramboru zatím nebyla věnována dostatečná pozornost. Dosud bylo zjištěno, že u odrůd brambor náchylnějších k nedostatku vláhy se hladina prolinu zvyšuje dříve, než u odrůd s vyšší tolerancí k suchu.

S ohledem na hormonální regulaci u brambor stimuluje uzavírání průduchů již zmíněná abscisová kyselina. Jedná se o fytohormon, který hraje klíčovou roli při rozvoji vegetativních orgánů brambor během působení sucha (Li et Liu, 2016).

Brambory se přizpůsobují suchu úpravou vodní bilance také na molekulární úrovni. To zahrnuje snižování nebo zvyšování exprese genových transkriptů a akumulaci stresových proteinů. Pokud jsou brambory sužovány suchem, dochází u nich k zvýšení syntézy takzvaného chloroplastového proteinu mRNA vyvolaného suchem (v anglickém originále

CDSP 32 chloroplastic drought-induced stress protein). Tento protein chrání chloroplast před oxidativním poškozením způsobeným suchem (Farooq et al., 2012).

V případě CDSP 32 se jedná o první kategorii genů, které se přímo podílejí na ochraně rostliny před vlivem okolního prostředí. Druhá kategorie se týká takových genů, které regulují další geny, které se následně podílí na ochraně rostliny proti suchu. Andské brambory přizpůsobené ke stresu suchem projevují vyšší expresi genů, které ovlivňují antioxidanty, flavoidy, proteiny teplotního šoku apod. Příkladem může být Δ 1-pyrrolin-5-karboxylát syntetáza (EC 1.2.1.88.) - gen, jehož exprese je spojena s vysokým rozvojem kořenů brambor. Tento enzym limituje rychlost prolinu (Monneveux et al., 2013).

4 Závěr

Pro zpracování bakalářská práce byly stanoveny dva cíle - studiem literatury zajistit dostatek podkladů pro vypracování literární rešerše na téma „stres suchem u brambor“; zjistit, které látky v hlízách brambor jsou nejvíce suchem ovlivněné.

Brambory jsou čtvrtou nejvíce pěstovanou polní plodinou na světě, mají nezastupitelný význam nejen v lidské výživě. Pro svůj obsah bohatý na cenné živiny pro člověka, ale také v několika odvětvích průmyslu. Především pro rozvojové země, kde jejich produkce v poslední letech narůstá, jsou významnou polní plodinou.

Brambory, stejně jako řada dalších plodin, musí odolávat podmínkám prostředí. Jako plodina citlivá na nedostatek vody trpí nejvíce při stresu suchem. Do budoucna se předpokládá, že kvůli klimatickým změnám bude četnost období sucha narůstat. To by s sebou neslo následky v podobě sníženého růstu, který sucho způsobuje, a s tím i snížení výnosu. Sucho ovlivňuje také kvalitu hlíz - během něj dochází u některých odrůd brambor ke zvýšení obsahu toxických látek glykoalkaloidů.

Brambory, podobně jako jiné rostliny, reagují na působení sucha řadou fyziologických a anatomických reakcí. Zvýšením syntézy látek, jako je prolin nebo abscisová kyselina, dokážou však období sucha déle přečkat.

5 Seznam literatury

André, C.M., Schafleitner, R., Guignard, C., Oufir, M., Aliaga, C.A.A., Nomberto, G., Hoffmann, L., Hausman, J.F., Evers, D., Larondelle, Y. 2009. Modification of the health-promoting value of potato tubers field grown under drought stress: emphasis on dietary antioxidant and glycoalkaloid contents in five native Andean cultivars (*Solanum tuberosum* L.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 57. 599–609.

Aroca, R., Ruiz-Lozano, J. M. 2012. Regulation of Root Water Uptake Under Drought Stress Conditions. In: Aroca, R. (ed.) *Plant Responses to Drought Stress From morphological to Molecular Features*. Springer-Verlag. Heidelberg. p. 113-129. ISBN 978-3-642-32652-3.

Ati, S.A., Iyada, D.A., Najim, M.S. 2012. Water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) under different irrigation methods and potassium fertilizer rates. *Annals of Agricultural Science*. 57 (2). 99-103.

Bacelar, E. L. V. A., Moutinho-Pereira, J. M. , Gonçalves, B. M. C., Brito, C. V. Q., Gomes-Laranjo, J., Ferreira, H. M. F., Correia, C. M. 2012. Water Use Strategies of Plants Under Drought Conditions. In: Aroca, R. (ed.) *Plant Responses to Drought Stress From morphological to Molecular Features*. Springer-Verlag. Heidelberg. p. 145-171. ISBN 978-3-642-32652-3.

Barceloux, D. G. 2009. Potatoes, Tomatoes, and Solanine Toxicity (*Solanum tuberosum* L., *Solanum lycopersicum* L.). *Disease-a-month*. 55 (6). 391-402.

Bejarano L., Mignolet, E., Devaux A., Espinola, N., Carrasco, E., Larondelle, Y. 2000. Glycoalkaloids in potato tubers: the effect of variety and drought stress on the α -solanine and α -chaconine contents of potatoes. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 80 (14). 2096-2100.

Burr, H.K., Schwimmer, S., Talburt, W.F.1987. Structure and Chemical Composition of the Potato Tuber. In: Smith, O., Talburt, W.F. (eds.). *Potato processing Fourth Edition*. An AVI Book. New York.p.11-46. ISBN: 0-442-28315-6.

De Micco, V., Aronne, G. 2012. Morpho-Anatomical Traits for Plant Adaptation to Drought. In: Aroca, R. (ed.) Plant Responses to Drought Stress From morphological to Molecular Features. Springer-Verlag. Heidelberg. p. 37-63. ISBN 978-3-642-32652-3.

Dimenstein, L., Lisker, N., Kedar, N., Levy, D. 1997. Changes in the content of steroidal glycoalkaloids in potato tubers grown in the field and in the greenhouse under different conditions of light, temperature and daylength. *Physiological and Molecular Plant Pathology*. 50. 391–402.

Ezekiel, R., Singh, N., Sharma, S., Kaur, A. 2013. Beneficial phytochemicals in potato. *Food Research International*. 50 (2). 487-496.

FAOSTAT, 2015. <http://faostat.fao.org/site/567/DesktopDefault.aspx?PageID=567#ancor>

Farooq, M., Hussain, M., Wahid, A., Siddique, K. H. M. 2012. Drought Stress in Plants: An Overview. In: Aroca, R. (ed.) Plant Responses to Drought Stress From morphological to Molecular Features. Springer-Verlag. Heidelberg. p. 1-37. ISBN 978-3-642-32652-3.

Friedman, M. 2004. Analysis of biologically active compounds in potatoes (*Solanum tuberosum*), tomatoes (*Lycopersicon esculentum*), and jimson weed (*Datura stramonium*) seeds. *Journal of Chromatography A*. 1054 (1-2). 143-155.

Friendam, M., Levin, C.E. 2016 Chapter 7 – Glycoalkaloids and Calystegine Alkaloids in Potatoes. In: Jaspreet, S., Lovedeep, K. (eds.). *Advances in Potato Chemistry and Technology (Second Edition)*. Academic Press. San Diego. p. 167-194. ISBN: 9780128000021.

Friedman, M., McDonald, G. M., Filadelfi-Keszi, M. 1997. Potato Glycoalkaloids: Chemistry, Analysis, Safety, and Plant Physiology. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 16(1). 55-132.

Hausvater, E., Doležal, P. 2014. Praktické informace – nejdůležitější škodliví činitelé bramboru. Výzkumný ústav bramborářský Havlíčkův Brod, s.r.o. a Poradenský svaz „Bramborářský kroužek“. Havlíčkův Brod. 23 s. ISBN: 978-80-86940-54-0.

Hausvater, E., Doležal, P. 2015. Abiotikózy bramboru – Fyziologické vady a poruchy. Výzkumný ústav bramborářský Havlíčkův Brod, s.r.o. a Poradenský svaz „Bramborářský kroužek“, z.s. Havlíčkův Brod. 19 s. ISBN: 978-80-86940-64-9.

Heuer, B., Nadler, A. 1998. Physiological response of potato plants to soil salinity and water deficit. *Plant Science*. 137(1). 43-51.

Hruška, L., Beránek, J., Míča, B. 1974. *Brambory*. Státní zemědělské nakladatelství. Praha. 416 s.

Chaves, M. M., Maroco, J. P., Pereira, J. S. 2003. In: Bacelar, E. L. V. A., Moutinho-Pereira, J. M., Gonçalves, B. M. C., Brito, C. V. Q., Gomes-Laranjo, J., Ferreira, H. M. F., Correia, C. M. 2012. *Water Use Strategies of Plants Under Drought Conditions*. In: Aroca, R. (ed.) *Plant Responses to Drought Stress From morphological to Molecular Features*. Springer-Verlag. Heidelberg. p. 145-171. ISBN 978-3-642-32652-3.

Choi, D., Bostock, R.M., Avdiushko, S., Hildebrand, D.F. 1994. Lipid-derived signals that discriminate wound-and pathogen-responsive isoprenoid pathways in plants: methyl jasmonate and the fungal elicitor arachidonic acid induce different 3-hydroxy-3-methylglutaryl-coenzyme A reductase genes and antimicrobial isoprenoids in *Solanum tuberosum* L. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 91. 2329–2333.

Jarén, C., López, A., Arazuri, S. 2016. Chapter 19 - Advanced Analytical Techniques for Quality Evaluation of Potato and Its Products. In: Jaspreet, S., Lovedeep, K. (eds.). *Advances in Potato Chemistry and Technology (Second Edition)*. Academic Press. San Diego. p. 563-602. ISBN: 9780128000021.

Karboune, S., Waglay, A. 2016. Chapter 4 - Potato Proteins: Functional Food Ingredients. In: Jaspreet, S., Lovedeep, K. (eds.). *Advances in Potato Chemistry and Technology (Second Edition)*. Academic Press. San Diego. p. 75-104. ISBN: 9780128000021.

Kozukue, N., Tsuchida, H., Friedman, M. 2001. Tracer studies on the incorporation of [2-¹⁴C]-DL-mevalonate into chlorophylls a and b, α -chaconine, and α -solanine of potato sprouts. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 49. 92–97.

Kůdela, V., Ackermann, P., Prášil, I.T., Rod, J., Veverka, K. 2013. *Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění*. Academia. Praha. 566 s. ISBN: 978-80-200-2262-2.

Li, X., Liu, F. 2016. Drought Stress Memory and Drought Stress Tolerance in Plants: Biochemical and Molecular Basis. In: Hossain, A.M., Wani, H. S., Bhattacharjee, S., Burritt, D. J. Tran, P.L. (eds.). *Drought Stress Tolerance in Plants, Vol 1 Physiology and Biochemistry*. Springer International Publishing. Switzerland. .p.17-45. ISBN: 0-442-28315-6.

Liang, C.H., Shiu, L.Y., Chang, L.C., Sheu, H.M., Tsai, E.M., Kuo, K.W. 2008. Solamargine enhances HER2 expression and increases the susceptibility of human lung cancer H661 and H69 cells to trastuzumab and epirubicin. *Chemical Research in Toxicology*. 21. 393–399.

Litschmann, T., Doležal, P., Hausvater, E. 2014. Sledování meteorologických faktorů v rostlinné výrobě. Výzkumný ústav bramborářský Havlíčkův Brod, s.r.o. a Poradenský svaz „Bramborářský kroužek“. Havlíčkův Brod. 23 s. ISBN: 978-80-86940-61-8.

Monneveux, P., Ramírez, D.A., Pino, M. 2013. Drought tolerance in potato (*S. tuberosum* L.) Can we learn from drought tolerance research in cereals?. *Plant Science*. 205-206. 76-86.

Mulder, A. 1994. Tolerance of the potato to stress associated with potato cyst nematodes, drought and pH. CIP-DATA KONINKLIJKE BIBLIOTHEEK. Den Haag. 190 s. ISBN: 90-5485-242-9.

Navarre, A.D., Shakya, R., Hellmann, H. 2016. Chapter 6 – Vitamins, Phytonutrients, and Minerals in Potato. In: Jaspreet, S., Lovedeep, K. (eds.). *Advances in Potato Chemistry and Technology (Second Edition)*. Academic Press. San Diego. p.117-166. ISBN: 780128000021.

Nelson, M.L. 2010. Utilization and application of wet potato processing coproducts for finishing cattle. *Journal of Animal Science*. 88. 133–142.

Nilsen, E. T., Orcutt, D. M. 1996. The physiology of plants under stress: abiotic factors. John Wiley & Sons, Inc. New York. p. 689. ISBN: 0-471-03152-6.

Nitithamyong, A., Vonelbe, J.H., Wheeler, R.M., Tibbitts, T.W. 1999. Glycoalkaloids in potato tubers grown under controlled environments. *American Potato Journal*. 76. 337–343.

North, G. B., Nobel, P. S. 1992. Drought-induced changes in hydraulic conductivity and structure in roots of *Ferocactus acanthodes* and *Opuntia ficus-indica*. *New Phytologist*. 120(1). 9-19.

Ohh, S.H., Shinde, P.L., Jin, Z., Choi, J.Y., Hahn, T.-W., Lim, H.T., Kim, G.Y., Park, Y., Hahm, K.-S., Chae, B.J. 2009. Potato (*Solanum tuberosum* L. cv. Gogu valley) protein as an antimicrobial agent in the diets of broilers. *Poultry Science*. 88. 1227–1234.

Parida, A. K., Das, A.B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 60 (3). 324-349.

Procházka, S., Macháčková, I., Krekule, J., Šebánek, J. 1998. *Fyziologie rostlin*. Academia. Praha. 484 s. ISBN: 80-200-0586-2.

Ramadan, F.M. 2016. Chapter 5 – Potato lipids. In: Jaspreet, S., Lovedeep, K. (eds.). *Advances in Potato Chemistry and Technology (Second Edition)*. Academic Press. San Diego. p. 105-116. ISBN: 9780128000021.

Rouphael, Y., Cardarelli, M., Schwarz, D., Franken, F., Colla, G. 2012. Effects of Drought on Nutrient Uptake and Assimilation in Vegetable Crops. In: Aroca, R. (ed.) *Plant Responses to Drought Stress From morphological to Molecular Features*. Springer-Verlag. Heidelberg. p. 171-199. ISBN 978-3-642-32652-3.

Rybáček V., Čača, Z., Fric, V., Fricová, E., Šroller, J., Votoupal, B., Daniel, J., Findejs, R., Míča, B., Radil, B., Rasochová, M., Rasocho, V., Tuček, V., Vokál, B., Zrůst, J. 1988. *Brambory*. Státní zemědělské nakladatelství. Praha. 352 s.

Shih, Y.W., Chen, P.S., Wu, C.H., Jeng, Y.F., Wang, C.J. 2007. Alpha-chaconine-reduced metastasis involves a PI3K/Akt signaling pathway with downregulation of NF-kappaB in human lung adenocarcinoma A549 cells. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 55. 11035–11043.

Stone, A.R. 1979. Co-evolution of nematodes and plants. *Symbolae Botanicae Upsaliensis*. 22(4). 46-61.

Taiz, L., Zieger, E. 1998. In: Bacelar, E. L. V. A., Moutinho-Pereira, J. M. , Gonçalves, B. M. C., Brito, C. V. Q., Gomes-Laranjo, J., Ferreira, H. M. F., Correia, C. M. 2012. Water Use Strategies of Plants Under Drought Conditions. In: Aroca, R. (ed.) *Plant Responses to Drought Stress From morphological to Molecular Features*. Springer-Verlag. Heidelberg. p. 145-171. ISBN 978-3-642-32652-3.

Talburt, W.F., Burr, H.K., Schwimmer, S. 1987. Structure and Chemical Composition of the Potato Tuber. In: Smith, O., Talburt, W.F. (eds.). *Potato processing Fourth Edition*. An AVI Book. New York. p. 11-46. ISBN: 0-442-28315-6.

Vokál, B., Cvrček, M., Čepl, J., Čížek, M., Domkářová, J., Fér, J., Hausvater, E., Králíček, J., Prugar, J., Rasocha, V., Zrůst, J. 2000. *Brambory*. Agrospoj. Praha. 242 s.

Vokál, B., Čepl, J., Hausvater, E., Rasocha, V. 2003. *Pěstujeme brambory*. Grada Publishing a. s. Praha. 103 s. ISBN: 80-247-0567-2.

Wang, H., Zhang, J., Liang, J., Yin, W. 1999. Root and xylem ABA changes in response to soil drying in two woody plants. *Chinese Science Bulletin*. 44(24). 2236–2241.

Watanabe, K. N., Kikuchi, A., Shimazaki, T., Asahina, M. 2011. Salt and Drought Stress Tolerances in Transgenic Potatoes and Wild Species. *Potato research*. 54. 319-324.

Wittenmayer, L., Merbach, W. 2005. Plant responses to drought and phosphorus deficiency: contribution of phytohormones in root-related processes. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 168 (4). 531-540.

