

DOMINIKA BOGUSZEWSKA-MAŃKOWSKA

Zakład Agronomii Ziemiaka

Instytut Hodowli i Aklimatyzacji Roślin — PIB

Oddział Jadwisin

Odporność ziemniaka na suszę glebową i metody oceny

Potato soil drought resistance and assessment methods

Celem niniejszego przeglądu literatury jest przedyskutowanie możliwości wykorzystywania różnych strategii odporności roślin w pracach hodowlanych. Z fizjologicznego punktu widzenia odporność roślin na suszę glebową polega na unikaniu lub tolerowaniu odwodnienia, przy czym zazwyczaj dominuje jeden rodzaj strategii, a drugi działa uzupełniająco. Wrażliwość roślin na suszę może zmieniać się wraz ze stadium rozwojowym, a także może być modyfikowana przez różnorodne czynniki środowiska (aklimatyzacja). Stosując różne metody oceny odporności ziemniaka na suszę glebową można wyodrębnić genotypy odporne i wrażliwe na niedobory wody oraz ocenić zakres zmienności genetycznej. W pracy opisano wiele metod oceny odporności roślin na suszę glebową. Stwierdzono, że najczęściej wykorzystywane są parametry oparte na wielkości plonu. Natomiast najwyższe korelacje pomiędzy wskaźnikami fizjologicznymi i agronomicznymi występują w momencie, kiedy wskaźnik fizjologiczny zostanie zastosowany w trakcie trwania suszy w najbardziej wrażliwym stadium rozwojowym rośliny.

Słowa kluczowe: *Solanum tuberosum* L., susza, metody oceny

The aim of this review is to discuss the possibility of using different strategies of plant resistance in breeding work. From a physiological point of view, the plant resistance to soil drought is a result of dehydration avoidance or tolerance or both strategies. Plants usually developed one dominating strategy, the second one works supplementary. Plant sensitivity to drought may change with the developmental phase and may be modified by various environmental factors (acclimatization). Using different methods to assess the resistance of potato to soil drought, it is possible to choose genotypes resistant or susceptible to water shortages and assess their genetic variation. This paper describes a number of methods for assessment of the plants response to soil drought. It was found that the most commonly used parameters are based on the yield. Nevertheless the highest correlation between the physiological and agronomic indicators occurs at a time when a physiological marker is used during drought and will cover the most sensitive development stage of the plant.

Key words: *Solanum tuberosum* L., drought, assessment methods

WSTĘP

Ziemniak (*Solanum tuberosum* L.) obok pszenicy, ryżu i kukurydzy należy do roślin uprawnych decydujących o wyżywieniu ludności świata i zajmuje piętnaste miejsce pod względem obszaru uprawy (FAOstat, 2012). Oprócz celów konsumpcyjnych ziemniak wykorzystywany jest m.in. w przemyśle skrobiowym, tekstylnym, papierniczym oraz jako biopaliwo. Nasilające się, nieprzewidywalne zjawiska atmosferyczne, wzrost kosztów produkcji zbóż oraz zainteresowanie biopaliwami podnoszą znaczenie jego uprawy.

Ziemniak jest uznawany za roślinę wrażliwą na niedobory wody w glebie. Najbardziej krytycznym okresem dla roślin *Solanum tuberosum* pod względem zaopatrzenia w wodę jest okres rozwoju bulw, ale największe straty plonu spowodowane suszą występują w okresie od 2 do 3 tygodni po rozpoczęciu tuberyzacji (Głuska, 2004). Nawet w optymalnych warunkach nawadniania plantacji często obserwuje się występowanie okresowego niedoboru wody, zazwyczaj w południe, z powodu wysokiej transpiracji (Harris, 1978; Kumar i in., 2003).

Pod względem wrażliwości na suszę ziemniak należy do roślin o dużym zapotrzebowaniu na wodę, które wynosi od 400 do 600 litrów potrzebnych do wyprodukowania 1 kg suchej masy bulw (Beukema i van der Zaag, 1979). W warunkach polowych wymagania wodne wahają się między 350 a 500 mm w ciągu sezonu wegetacyjnego, w zależności od okresu uprawy, warunków środowiskowych oraz rodzaju gleby, a także od odmiany (Sood i Singh, 2003). Według Głuskiej (2004) orientacyjne potrzeby wodne w okresie od maja do września dla odmian wczesnych wynoszą 300, a dla późnych 362 mm, natomiast plonowanie zależy od dobrze zaplanowanego nawadniania obejmującego niewielkie objętości wody i dużą częstotliwość prowadzenia zabiegów (Vayda, 1994; Wright i Stark, 1990). Tak więc optymalizacja potrzeb wodnych plantacji ziemniaczanych może doprowadzić do zwiększenia o około 50% światowej wydajności plonowania wynoszącej średnio 20 t/ha (Kumar i in., 2003).

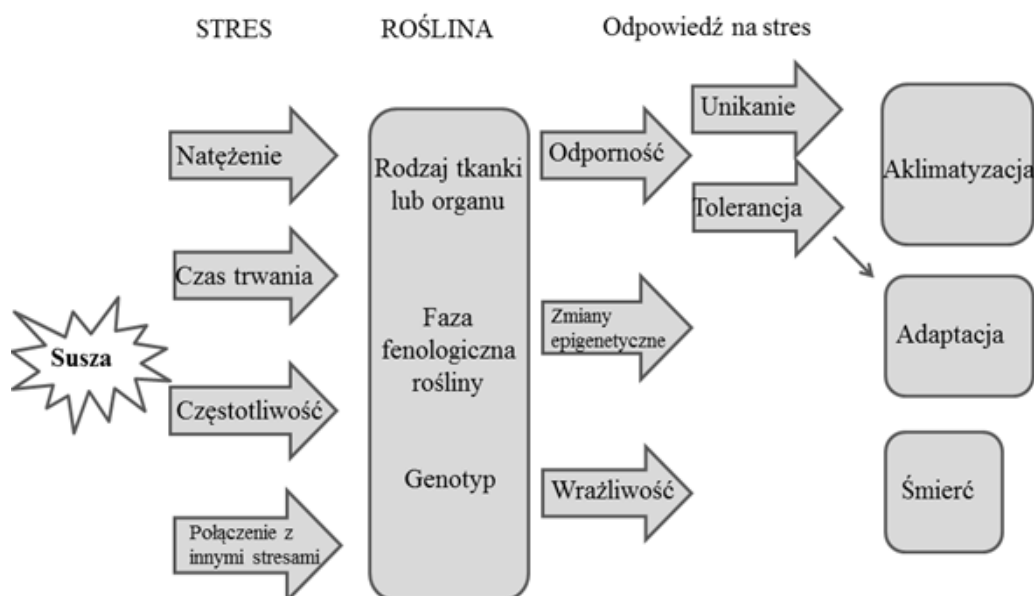
W obliczu zmian klimatu okresy suszy mogą pojawiać się częściej w wielu regionach, narażając na straty plon roślin uprawnych, który w przypadku ziemniaka wynosi 117 kg/ha przy 1 mm deficytu wody (Vos i Groenwold, 1988). W Polsce największy niedobór opadów w stosunku do potrzeb ziemniaka, występuje w północno-zachodniej i środkowo-zachodniej części kraju (Kalbarczyk i Kalbarczyk, 2009), a obniżka plonu przy opadach niższych od optymalnych może sięgać nawet 45% (Chmura i in., 2009). Globalny spadek plonu ziemniaka wynikający ze zmian klimatycznych podczas trzech pierwszych dekad ubiegłego stulecia, szacowany jest pomiędzy 18 a 32% (Hijmans, 2003). Przyczyną tego stanu wydaje się być także fakt, że współcześnie uprawiane odmiany ziemniaka są zazwyczaj bardzo wrażliwe na suszę (Monneveux i in., 2013).

KONCEPCJA STRESU W FIZJOLOGII ROŚLIN

W naturalnych warunkach środowiska rośliny narażone są na działanie wielu niekorzystnych czynników określanych mianem czynników stresowych. Termin „stres”

pochodzi od łac. stringere i oznacza „wymuszać reakcję”. Po raz pierwszy w odniesieniu do roślin terminu tego użył Levitt (1980), według którego stres to wszystkie odbiegające od normy sytuacje, stawiające nadmierne wymagania wobec żywych organizmów. Natomiast Larcher (1987) w swojej definicji stwierdził, że „stres zawiera elementy destrukcyjne i konstruktywne, dlatego jest czynnikiem selekcyjnym, przyczyniającym się do ulepszenia odporności i ewolucji adaptacyjnej”. Z kolei, według Lichtenthalera (1996) stres to taka sytuacja, w której limit tolerancji organizmu został przekroczony, a jego zdolność do adaptacji wyczerpana, w wyniku czego dochodzi do trwałych uszkodzeń, a nawet do śmierci. Obecnie terminem ‘stres’ określa się zarówno czynnik działający na organizm, jak i stan organizmu wywołany jego działaniem. Czynnikiem stresowym lub inaczej stresor to bodziec działający na organizm, natomiast reakcja stresowa lub stan stresowy to odpowiedź organizmu na bodziec, jak i wynikający z niej stan dostosowania organizmu (Kacperska, 2005).

Susza jest czynnikiem stresowym o charakterze abiotycznym i może być zróżnicowana pod względem natężenia, czasu trwania, częstotliwości oraz oddziaływania z innymi stresami w tym samym czasie (rys. 1), co może dotyczyć komórek organów lub całych roślin (Gaspar i in., 2002).



Rys. 1. Reakcja roślin na suszę (wg Gaspar, 2002; zmodyfikowany)
 Fig. 1. Plant response to drought (according to Gaspar, 2002; modified)

W odpowiedzi rośliny na działanie stresora, następują po sobie charakterystyczne fazy, które określa się mianem syndromu reakcji stresowej. Następuje tzw. faza alarmu,

po której następuje faza reakcji na stres, często związana z osłabieniem roślin i regeneracją uszkodzonych procesów. Jeżeli działający bodziec nie jest zbyt intensywny, a organizm roślinny wyposażony jest w mechanizmy naprawcze lub obronne, następuje faza restytucji. Zmiany te prowadzą do kolejnej reakcji, podczas której zwiększa się odporność rośliny na działający czynnik stresowy. Faza wyczerpania organizmu występuje wtedy, gdy stres działa zbyt długo lub zbyt intensywnie. W przypadku przekroczenia limitu tolerancji przez stres następują chroniczne uszkodzenia a nawet śmierć komórki (całej rośliny). Z kolei po ustąpieniu stresora następuje faza regeneracji, w której zostaje przywrócona równowaga fizjologiczna (Starck, 2002).

STRATEGIE ODPORNOŚCI NA SUSZĘ

Odporność na suszę jest cechą wielogenową i wieloczynnikową, wyrażającą się zmianami morfologicznymi, anatomicznymi i metabolicznymi. O odporności na stres decydują właściwości organizmu uwarunkowane genomem, zdolnością organizmu do naprawy uszkodzeń oraz zdolności dostosowawcze organizmu, czyli takie, które pozwalają przystosować się roślinie do życia w warunkach stresu tak, aby zminimalizować jego efekt (Kacperska, 2005).

Rośliny wykształciły różne strategie reagowania na suszę, wśród których podstawowe są dwie: **unikania suszy** i **tolerowania suszy** (rys. 2).

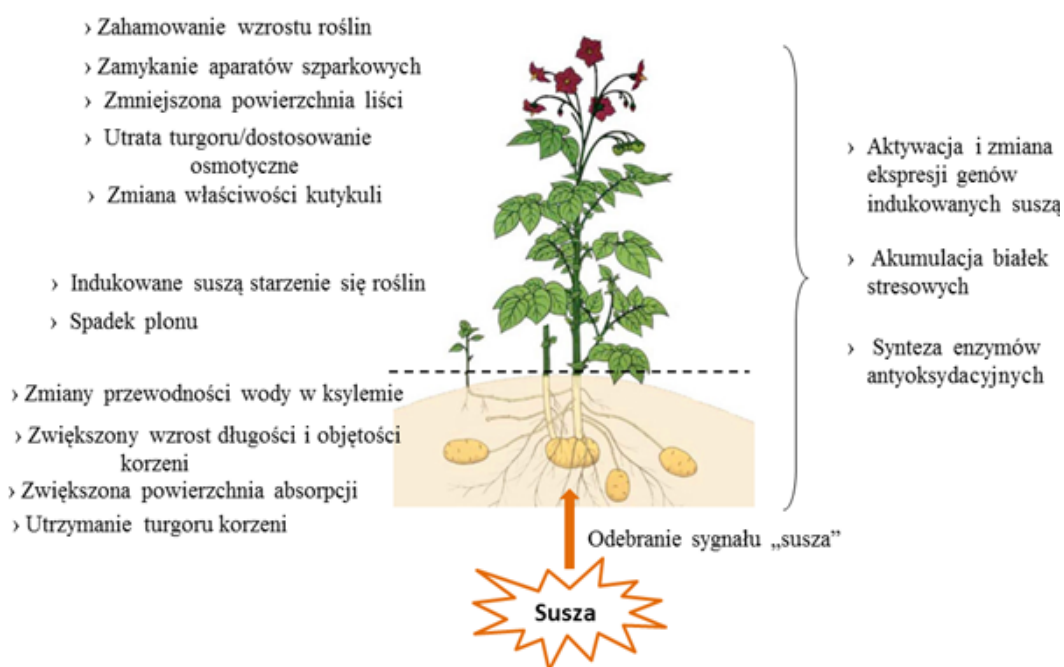


Rys. 2. Odporność roślin na stres środowiskowy (wg Levitt, 1972; za Starck, 2002 zmodyfikowane)
Fig. 2. Resistance of plants to environmental stress (according to Levitt, 1972; Starck 2002, modified)

Ponadto Levitt (1980) rozróżnia również strategię „ucieczki przed suszą”, którą wykazują rośliny o wysokiej plastyczności rozwojowej (efemerydy), zdolne do zakończenia cyklu życia zanim wystąpi deficyt wody. Efemerydy występują głównie na terenach pustynnych i półpustynnych, stepach, ekosystemach trawiastych klimatu

śródziemnomorskiego, na dużych wysokościach w górach oraz w strefie klimatu arktycznego (Blum, 1988). Przykładem efemeryd w polskiej florze jest wiosnówka pospolita, a także mchy i wątrobowce rozwijające się na polach uprawnych w krótkim okresie między zbiorem plonów i zaoraniem pól (Szweykowska i Szweykowski, 2003).

Tolerancja suszy to zdolność rośliny do utrzymania wzrostu i funkcji życiowych w obliczu deficytów wody. Rośliny tolerujące suszę na drodze unikania odwodnienia potrafią utrzymywać dodatni bilans wodny oraz niwelować okresowe niedobory wody. Główne mechanizmy odpowiedzialne za unikanie odwodnienia (rys. 3) polegają na dostosowaniu gospodarki wodnej rośliny do wzrastającego deficytu wody w środowisku. Odbywa się to poprzez ograniczenie transpiracji (zamykanie szparek, zwiększenie grubości kutykuli, pokrycie liści kutnerem, ograniczenie rozmiarów lub redukcja liści, odwracalne pofałdowanie lub zwinięcie liści, zrzucanie liści), sprawne pobieranie wody na drodze dostosowań osmotycznych (akumulacja osmoprotektantów), dobrze rozwinięty system korzeniowy, oraz wydajne przewodzenie wody do pędu (Zagdańska, 1997; Chaves i in., 2003; Kacperska, 2005).



Rys. 3. Odpowiedź roślin na suszę glebową (wg Chaves, 2003, zmodyfikowane)
 Fig. 3. Response of plants to soil drought (according to Chaves, 2003, modified)

U wielu gatunków roślin rolniczych odnotowano mechanizmy unikania i tolerancji suszy. Strategie te nie wykluczają się wzajemnie, a rośliny mogą połączyć różne rodzaje odpowiedzi (Ludlow i in., 1990). Jednak mechanizmy adaptacyjne/ aklimatyzacyjne mają

pewne wady. Ucieczka przed suszą poprzez skrócenie okresu wegetacji prowadzi do zmniejszenia plonów. Unikanie suszy poprzez zmniejszenie strat wody wskutek zamknięcia aparatów szparkowych i zmniejszenie powierzchni liści, może ograniczyć produktywność fotosyntezy powodując zmniejszenie produkcji asymilatów i w konsekwencji straty w plonie. Zwiększone stężenia osmoprotektantów, odpowiedzialne za dopasowanie osmotyczne może skutkować dodatkową stratą energii wymaganej do osmoregulacji. Kolejnym następstwem suszy może być zmniejszenie powierzchni liści, hamowanie wzrostu rośliny, co również skutkuje obniżeniem plonowania. Dlatego też dostosowanie roślin do niekorzystnych warunków środowiska powinno odzwierciedlać równowagę między unikaniem i tolerancją, przy zachowaniu odpowiedniej wydajności w postaci plonu (Blum, 1988; Starck i in., 1995).

ROLNICZE KRYTERIA ODPORNOŚCI NA SUSZĘ GLEBOWĄ

Odporność rośliny na niekorzystne warunki środowiska (w tym suszę glebową), według kryteriów rolniczych, to zdolność rośliny do wydania możliwie najwyższego plonu, przy zachowaniu jego wysokiej jakości. Większość roślin użytkowych jest uprawiana w suboptymalnym środowisku, w którym realizacja pełnego potencjału genetycznego warunkującego wzrost i możliwości reprodukcyjne organizmu nie jest osiągnięta. Abiotyczne czynniki środowiska takie jak: wysoka lub niska temperatura, susza, zasolenie czy dostępność składników pokarmowych są odpowiedzialne za co najmniej 50% obniżenie plonowania roślin uprawnych (Atkinson i Urwin, 2012). Badania Mittlera (2006) wykazały, że straty w produkcji rolniczej USA w latach 1980-2004 spowodowane suszą wyniosły około 20 miliardów USD. Plon pszenicy uprawianej w USA w najlepszym roku pod względem warunków meteorologicznych był ośmiokrotnie większy od przeciętnie uzyskiwanego plonu (Boyer, 1982). Ponadto różnica pomiędzy potencjałem plonowania a uzyskiwanym plonem spowodowana jest nie tylko poprzez zmienne warunki środowiska, ale także przez patogeny. Zgodnie z raportami Systemu Monitoringu Suszy Rolniczej w Polsce (<http://www.susza.iung.pulawy.pl/>) w latach 2009–2011 odnotowano zagrożenie upraw ziemniaka przez suszę. W latach 1983–2002 poziom opadów w trakcie wegetacji ziemniaka osiągnął optimum tylko w pięciu z dwudziestu badanych lat (Boguszevska, 2006), a straty plonu z tego powodu na terenie Polski wahały się od 7% do 45% (Chmura i in., 2009).

Biorąc pod uwagę wysokość plonu rolniczego, duża zdolność aklimatyzacyjna roślin może być zjawiskiem niekorzystnym, gdyż wiąże się ze znacznymi wydatkami energii na przebudowę struktur i przystosowaniem ich funkcji do warunków stresowych, co prowadzi do obniżenia plonu rolniczego.

W badaniach dotyczących produktywności roślin wykorzystuje się często spadek plonu rolniczego jako miarę możliwości badanych odmian na stosowany lub występujący w czasie wegetacji stres lub zespół stresów. Przy takim podejściu plon jest wypadkową wielu różnych mechanizmów odpowiedzialnych za zróżnicowaną wrażliwość roślin na stresy środowiskowe, a każdy z tych mechanizmów może inaczej zadziałać w konkretnych warunkach środowiska. Takie podejście uwzględniające spadek plonu

jako kryterium i miary odporności może być przydatne do ostatecznej oceny efektywności zabiegów hodowlanych i posiada większą wartość selekcyjną na kryteria odporności (Kacperska, 2005).

METODY OCENY ODPORNOŚCI ZIEMNIAKA NA SUSZĘ GLEBOWĄ

Określenie stopnia odporności roślin (lub jej braku) w stosunku do czynnika stresowego np. suszy glebowej jest warunkiem wyboru odpowiedniej metody i czasu oceny. Ocena reakcji roślin na suszę w warunkach częściowo kontrolowanych (hali wegetacyjnej) daje wiarygodny obraz przemian zachodzący w roślinie poddanej stresowi niedoboru wody. Z punktu widzenia rolniczego głównym kryterium klasyfikacji odmian i genotypów ziemniaka pod względem wrażliwości na okresową suszę jest obniżenie plonu bulw obliczane jako wartość względna według wzoru:

$$SP = \frac{P_K - P_S}{P_K} \times 100$$

gdzie:

SP — Względny spadek plonu (%)

P_K — Plon końcowy w warunkach optymalnego zaopatrzenia roślin w wodę

P_S — Plon końcowy w warunkach suszy glebowej.

Przy ocenie plonu ziemniaka istotne jest również wyeliminowanie odmian, rodów z bulwami zdeformowanymi oraz spękanymi pod wpływem niedoborów wody. Jako deformacje kwalifikowano bulwy dzieciuchowate, czyli z wtórnymi przyrostami, bulwy o zniekształceniach wielokierunkowych, tj. bardzo nieregularne, zdecydowanie różniące się od typu kształtu danego genotypu i bulwy silnie nerkowate. Jako spękania uznaje się bulwy z zabliznionymi szczelinami przebiegającymi najczęściej od części wierzchołkowej do stolonowej, stanowiącymi efekt pęknięcia tkanek skórki i miąższu. Spękania płytkie obejmują pęknięcia do 3 mm, spękania głębokie powyżej 3 mm.

Wskaźniki tolerancji: Kolejną grupą wskaźników segregującą genotypy ziemniaka pod względem tolerancji na suszę glebową są indeksy wrażliwości i tolerancji na suszę glebową (DSI, DTI, MSTI) obliczane na podstawie wielkości plonu w warunkach kontrolnych oraz w warunkach suszy glebowej. Przedstawione poniżej indeksy dobrze klasyfikują genotypy ziemniaka na odporne i wrażliwe na niedobory wody. Indeks MSTI szczególnie bardzo dobrze grupuje genotypy rosnących w różnych warunkach środowiska Hassanpanah (2010).

DSI — Indeks wrażliwości na suszę (Drought suscesible index); $DSI = (1 - P_s / P_k) / DI$

DTI — Indeks tolerancji na suszę (Drought tolerance index); $DTI = P_k \times P_s / (P_{ki})^2$

MSTI — Zmodyfikowany indeks tolerancji na suszę (Modified stress tolerance index); $MSTI = K [P_k \times P_s / (P_{ki})^2]$

gdzie:

$K = P_s^2 / P_{si}^2$

P_k = Plon odmiany w warunkach optymalnego nawodnienia

P_s = Plon odmiany w warunkach suszy glebowej

P_{ki} = Średni plon odmian w warunkach optymalnego nawodnienia

P_{si} = Średni plon odmian w warunkach suszy glebowej

$DI = 1 - (P_{si} / P_{ki})$

Wizualna ocena odporności na suszę: Niezwykle istotnym zagadnieniem, zarówno w uprawie, jak i hodowli ziemniaka, jest możliwość prognozowania plonów w niekorzystnych warunkach środowiska na podstawie innych, prostych, ale wiarygodnych kryteriów oceny stopnia odporności badanych materiałów. Wiednięcie w warunkach niedoboru wody jest jednym z najczęściej obserwowanych objawów i najczęściej używanym wskaźnikiem wyrażania stresu suszy (Bettina i in., 2007). Do oceny stopnia odporności na suszę można posłużyć się wizualną oceną kondycji roślin w warunkach suszy glebowej stosując 9-stopniową skalę wiednięcia i regeneracji (Boguszevska i in., 2010). Podobną wizualną skalę do oceny kondycji części nadziemnej roślin ziemniaka w warunkach suszy zaproponowali Ekanayake (1989) oraz Anithakumari i in. (2012). W pracy Boguszevskiej i in. (2010) wykazano istotną korelację pomiędzy stopniem regeneracji roślin po ustąpieniu suszy glebowej a spadkiem plonu.

Skala wiednięcia:

9 — zupełny brak wiednięcia; 7 — tylko dolne liście zwiędnięte; 5 — mniej niż połowa rośliny zwiędnięta; 3 — tylko wierzchołek niezwiędnięty; 2,5 — roślina zwiędnięta łącznie z wierzchołkiem; 2 — cała roślina zwiędnięta, dolne liście suche; 1,5 — suche liście również w wyższych partiach rośliny; 1 — tylko wierzchołkowe liście zielone; 0,5 — tylko łodygi zielone.

Skala regeneracji:

9 — roślina zielona, pełny turgor; 7 — więcej niż połowa rośliny w pełni zielona i w turgorze, dolne liście żółte; 5 — połowa rośliny w pełni zielona i w turgorze, połowa liści żółta; 3 — tylko wierzchołek zielony, pozostałe partie rośliny żółte, zwiędnięte lub zaschnięte; 1 — żółknięte wszystkie liście, dolne liście suche.

Względna zawartość wody w liściach (RWC — ang. Relative Water Content): Jedną z prostszych metod jest pomiar deficytu wodnego liści określany metodą Barra i Weatherleya (1962). Jego wielkość wylicza się ze wzoru: $RWC (\%) = 100 \times (\text{świeża masa tkanki} - \text{sucha masa tkanki}) / (\text{masa tkanki przy pełnym turgorze} - \text{sucha masa tkanki})$. Do oznaczenia pobiera się 10 pojedynczych liści 3 piętra, które są ważone bezpośrednio po pobraniu, celem określenia świeżej masy. Liście umieszcza się w zlewce z wodą na ok. 4 godziny w ciemności, waży (masa liści w pełnym turgorze), następnie suszy w suszarce w temperaturze 80°C przez 24 godziny (sucha masa liści).

Wskaźnik zieloności liści: Według Rolando i in. (2015) zieloność liści mierzona chlorofilomierzem (SPAD minolta-502) może być jednym ze wskaźników odporności roślin ziemniaka na suszę glebową. Największy wzrost zieloności liści roślin ziemniaka poddanych suszy glebowej występuje u roślin wrażliwych na suszę Rolando i in. (2015). Negatywną korelację pomiędzy plonem bulw w warunkach suszy i wzrastającą zielonością liścia przedstawił również Ramirez i in. (2014).

Ocena aparatu fotosyntetycznego: Susza wywołuje uszkodzenia w obrębie aparatu fotosyntetycznego, które w przypadku dłuższego trwania czynnika stresowego mogą prowadzić do znacznego ograniczenia fotosyntezy i uszkodzeń w obrębie fotosystemów.

Pomiar parametrów fluorescencji chlorofilu *a* może być narzędziem detekcji tych uszkodzeń (Kalaji i Łoboda, 2010), a także może być stosowany do porównywania odmian roślin odpornych i wrażliwych na suszę (Oukarroum i in., 2007). Wśród licznych parametrów fluorescencji chlorofilu, w wielu badaniach za miarodajny wskaźnik fotoinhibicji pod wpływem suszy uznano obniżenie wartości F_v/F_m oraz parametru Yield informującego o obniżeniu wydajności fotosyntetycznej (Kalaji i Łoboda, 2010). W badaniach genotypów ziemniaka nie odnotowano istotnych zmian parametru F_v/F_m (Tourneux i in., 2003; Kalaji i in., 2014; Boguszewska i in. mat niepubl.). Natomiast, wskaźnik wydajności PSII (PI_{ABS}) jest czułym indykatorem stanu fizjologicznego roślin zarówno w warunkach polowych jak i laboratoryjnych (Van Heerden i in., 2007). Istnieje istotna korelacja pomiędzy PI_{ABS} a intensywnością fotosyntezy (Van Heerden i in., 2007; Michael i in., 2011; Boguszewska i in., mat niepubl.), dlatego wskaźnik ten może być stosowany jako bioindykator tolerancyjności na suszę glebową).

PODSUMOWANIE

Odporność rośliny na niekorzystne warunki środowiska (w tym suszę glebową), według kryteriów rolniczych, to zdolność rośliny do utrzymania możliwie najwyższego plonu, przy zachowaniu jego wysokiej jakości. Odporność roślin zmienia się w zależności od fazy rozwojowej, a plon jest wypadkową całego sezonu wegetacyjnego. Istnieje wiele metod oceny reakcji roślin na suszę glebową. Jednak najczęściej wykorzystywane są wskaźniki bazujące na wielkości plonu w warunkach kontrolnych oraz w warunkach zadanego stresu. Natomiast wskaźniki fizjologiczne stosowane w konkretnej fazie rozwojowej są ciągle niedoskonałe i podlegają konstruktywnej krytyce, ze względu na niskie korelacje z wartościami plonu. Najwyższa korelacja pomiędzy wskaźnikami fizjologicznymi i agronomicznymi wystąpi tylko wtedy, kiedy fizjologiczne kryterium odporności zastosowane zostanie w trakcie trwania suszy i będzie dotyczyło najbardziej wrażliwego stadium rozwoju badanego materiału roślinnego.

LITERATURA

- Anithakumari A. M., Nataraja K. N., Visser R. G. F., van der Linden C. G. 2012. Genetic dissection of drought tolerance and recovery potential by quantitative trait locus mapping of a diploid potato population. *Mol. Breeding* 30: 1413 — 1429.
- Atkinson N. J., Urwin P. E. 2012. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *J. Exp. Bot.* 63 (10): 3523 — 3543.
- Barr H. D., Weatherley P. E. 1962. A re-examination of the relative turgidity technique of estimating water deficit in leaves. *Aust. J. Biol. Sci.* 15: 413 — 428.
- Bettina M. J. E., Melvin T. T., Thomas A. K. 2007. Visual assessment of wilting as a measure of leaf water potential and seedling drought survival. *J. Tropical Ecol.* 23: 497 — 500.
- Beukema H. P., Van der Zaag D. E. 1979. *Potato Improvement. Some Factors and Facts*. International Agricultural Center, Wageningen, The Netherlands: 224.
- Blum A. 1988. *Plant breeding for stress environments*. CRS Press, Boca Raton.
- Boguszewska D., Głuska A., Nowacki W. 2006. Reakcja wybranych odmian ziemniaka na suszę. *Zeszyty Probl. Post. Nauk Roln.* 511: 165 — 174.

- Boguszewska D., Grudkowska M., Zagdańska B. 2010. Drought-responsive antioxidant enzymes in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Res.* 53: 373 — 382.
- Boguszewska D., Pieczyński M., Wyrzykowska A., Szweykowska-Kulińska Z., Zagdańska B. Divergent strategies displayed by potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars to cope with soil drought. *Mat nieopubl.*
- Boyer J. S. 1982. Plant productivity and environment. *Science* 218: 443 — 448.
- Chaves M. M., Maroco J. P., Pereira J. S. 2003. Understanding plant response to drought — from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30: 239 — 264.
- Chmura K., Chylińska E., Dmowski Z., Nowak L. 2009. Rola czynnika wodnego w kształtowaniu plonu wybranych roślin polowych. *Infrastruktura i Ekologia Terenów Wiejskich.* 9: 33 — 44.
- Ekanayake I. J. 1989. Studying Drought Stress and Irrigation Requirements of Potatoes. *CIP Research Guide:* 30.
- FAO. 2012. statistical databases FAOSTAT, <http://faostat3.fao.org/faostat-gateway/go/to/download/Q/QC/E>.
- Gaspar T., Franck T., Bisbis B., Kevers C., Jouve L., Hausman J. F., Dommes J. 2002. Concepts in plant stress physiology. Application to plant tissue cultures. *Plant Growth Regul.* 37: 263 — 285.
- Głuska A. 2004. Wpływ zmiennego rozkładu opadów na cechy bulw ziemniaka (*Solanum tuberosum* L) w warunkach polowych oraz wyznaczenie okresu krytycznego wrażliwości na niedobór wody u odmian o różnej długości okresu wegetacji. *Zeszyty Prob. Post. Nauk Roln.* 496: 217 — 227.
- Harris P. M. 1978. Water. In: Harris P. M. (Ed.) *The Potato Crop: The Scientific Basis for Improvement.* Chapman i Hall. London: 244 — 277.
- Hassanpanah D. 2010. Evaluation of Potato Advanced Cultivars Against Water Deficit Stress Under in vitro and in vivo Condition. *Biotechnol.* 9 (2): 164 — 169.
- Hijmans R. J. 2003. The effect of climate change on global potato production. *Am. J. Potato Res.*; 80: 271 — 280.
- Kacperska A. 2005. Reakcje roślin na abiotyczne czynniki stresowe. W: Kopcewicz J., Lewak S. (red.) *Fizjologia Roślin*, PWN, Warszawa: 612 — 678.
- Kalaji M. H., Schansker G., Ladle R. J., Goltsev V., Bosa K., Allakhverdiev S. I., Brestic M., Bussotti F., Calatayud A., Dąbrowski P., Elsheery N. I., Ferroni L., Guidi L., Hogewoning S. W., Jajoo A., Misra A. N., Nebauer S. G., Pancaldi S., Penella C., Poli D. B., Pollastrini M., Romanowska-Duda Z. B., Rutkowska B., Seródio J., Suresh K., Szulc W., Tambussi E., Yanniccari M., Zivcak M. 2014. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. *Photosynt. Res.* 122: 121 — 158.
- Kalaji M. H., Łoboda T. 2010. Fluorescencja chlorofilu w badaniach stanu fizjologicznego roślin. Warszawa, SGGW.
- Kalbarczyk R., Kalbarczyk E. 2009. Potrzeby i niedobory opadów atmosferycznych w uprawie ziemniaka średnio późnego i późnego w Polsce. *Infrastruktura i Ekologia Terenów Wiejskich* 3: 129 — 140.
- Kumar D., Minhas J. S., Singh B. 2003. Abiotic stress and potato production. In: Khurana, SMP, Minhas JS, Pandey SK. (Eds.). *The Potato: Production and Utilization in Sub-tropics.* Mehta Publishers, New Delhi (India): 314 — 322.
- Larcher W. 1987. Stress bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* 74: 158 — 167.
- Levitt J. 1980. *Responses of Plants to Environmental Stresses.* Ac. Press, New York.
- Lichtenthaler H. K. 1996. Vegetation Stress: An Introduction to the Stress Concept in Plants. *J. Plant Physiol.*; 148 (1–2): 4 — 14.
- Ludlow M. M., Muchow R. C., Brady N. C. 1990. A Critical Evaluation of Traits for improving crop yields in water-limited environments. *Adv. in Agronomy* 43: 107 — 153.
- Michael M., Ilektra S., Theodora K., Chrysovalantou-Irene A., Ioannis T. 2011. Exogenous proline induces soluble sugar accumulation and alleviates drought stress effects on photosystem II functioning of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Growth Regul.* 65: 15 — 325.
- Mittler R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *TiPS.* 11: 15 — 19.
- Monneveux P., Ramirez D. A, Pino M. T. 2013. Drought tolerance in potato (*S. tuberosum* L.) Can we learn from drought tolerance research in cereals? *Plant Sci.* 205 / 206: 76 — 86.

- Oukarroum A., Madidi S. E., Schansker G., Strasser R. J. 2007. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress and re-watering. *Environ. Exp. Bot.* 60: 438 — 446.
- Ramirez D., Yactato W., Gutierrez R., Mares V., De Mendiburu F., Posades A., Quiroz R. 2014. Chlorophyll concentration in leaves is as indicator of potato tuber yield in water-shortage conditions. *Sci. Hortic.* 168: 202 — 209.
- Rolando J. L., Ramirez D. A., Yactayo W., Monneveux P., Quiroz R. 2015. Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Environ. Exp. Bot.* 110: 27 — 35.
- Sood M. C., Singh N. 2003. Water Management. In: Khurana S. M. P., Minhas J. S., Pandey S. K. (Eds.). *The Potato: Production and Utilization in Sub-tropics*. Mehta Publishers. New Delhi, India: 111 — 120.
- Starck Z., Chofuj D., Niemyska B. 1995. Fizjologiczne reakcje roślin na niekorzystne warunki środowiska. SGGW, Warszawa.
- Starck Z. 2002. Wpływ stresów abiotycznych na plonowanie roślin. W: *Fizjologia plonowania roślin*. Pod red. Górecki J. R., Grzesiuk S. Wydawn. UWM, Olsztyn: 447 — 486.
- Szweykowska A., Szweykowski J. 2003. *Botanika t. 2*, PWN, Warszawa.
- Tourneux C., Devaux A., Camacho M. R., Maani P., Ledent J. F. 2003. Effects of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (1): Morphological parameters, growth and yield. *Agronomie*; 23: 169 — 179.
- Van Heerden P. D. R., Swanepoel J. W., Krüger G. H. J. 2007. Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C3-mode CO2 assimilation. *Env. and Exp. Bot.*; (2): 124 — 136.
- Vayda M. E. 1994. *Environmental Stress and its Impact on Potato Yield*. Wallingford (UK). Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI): 239 — 261.
- Vos J., Groenwold J. 1988. Water relations of potato leaves. I. Diurnal changes, gradients in the canopy, and the effects of leaf-insertion number, cultivar and drought, *Ann. Bot.* 62: 363 — 371.
- Wright J. L., Stark J. C. 1990. *Potato*. American Society of Agronomy (ASA). *Crop Science. Handbook of Potato Production Improvement and Post-Harvest Management*, Food Product Press, New York: 231 — 278.
- Zagdańska B. 1997. Mechanizmy odporności zbóż na suszę glebową: metabolizm energetyczny pszenicy jarej w nabywaniu odporności. *Biul. IHAR* 203: 41 — 55.

