

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra botaniky a fyziologie rostlin**



**Vliv zasolení na rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivost u šruchy zelné (*Portulaca oleracea* L.)**

**Diplomová práce**

**Bc. Barbora Benáčková**

**Produkční zahradnictví AMZZ**

**Ing. Helena Hnilíčková, Ph.D.**

© 2019 ČZU v Praze



### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "**Vliv zasolení na rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivost u šruchy zelné (*Portulaca oleracea* L.)**" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 8.4.2019

\_\_\_\_\_

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala především vedoucí práce Ing. Heleně Hniličkové Ph.D. za milý a vstřícný přístup, obětavost, trpělivost, poskytlé materiály a také rady, kterými mi k napsání této práce pomohla. Děkuji také členům rodiny a všem mým blízkým za podporu při studiu, a v neposlední řadě kolegyni, která se na pokusu spojeným s prací podílela.

# Vliv zasolení na rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivost u šruchy zelné (*Portulaca oleracea* L.)

## Souhrn

Cílem práce bylo zhodnotit, jak na vybrané fyziologické parametry (rychlost fotosyntézy, transpiraci a stomatální vodivost) halofytní rostliny šruchy zelné působí různé koncentrace NaCl v půdním roztoku. Dále pak zjistit míru závislosti rychlosti fotosyntézy a transpirace na stomatální vodivosti.

Pokus byl založen v klimaboxu Katedry botaniky a fyziologie rostlin na České zemědělské univerzitě v řízených podmínkách. U každé ze tří variant byly navozeny podmínky zasolení při různých koncentracích (0, 100 a 300 mmol/l NaCl). Rostliny byly solnému stresu vystaveny po dobu 37 dní, za tuto dobu proběhlo celkem sedm měření již výše zmíněných fyziologických parametrů. Ty byly měřeny pomocí přístroje LCpro+, který funguje na principu schopnosti CO<sub>2</sub> a vodních par absorbovat infračervené záření.

Při měření rychlosti fotosyntézy bylo stanoveno, že prvních devět dní pokusu byly hodnoty u solí stresovaných variant vyšší než u kontrolní varianty. Průměrná hodnota po těchto devět dní u nulové koncentrace byla 7,69  $\mu\text{mol (CO}_2\text{)} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , zatímco u koncentrace 100 a 300 mmol/l byla 9,2 a 9,01  $\mu\text{mol (CO}_2\text{)} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Po zbytek pokusu byly hodnoty rychlosti fotosyntézy u stresovaných variant nižší než u varianty kontrolní.

U transpirace a stomatální vodivosti výsledky ukázaly, že stresované varianty mají nižší hodnoty transpirace, respektive stomatální vodivosti hned od začátku pokusu. U transpirace byla průměrná hodnota u kontrolní varianty 1,26  $\text{mmol (H}_2\text{O)} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , u stresovaných variant to bylo 0,88 a 0,46  $\text{mmol (H}_2\text{O)} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Průměrné hodnoty stomatální vodivosti byly u stresovaných variant 0,049 a 0,051  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  a u kontrolní varianty 0,077  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .

Z této práce plyne, že šrucha dokáže dobře snášet i velmi vysoké míry zasolení. Při krátkodobém vystavení solnému stresu se rychlost fotosyntézy zvyšuje, což dokazuje, že jí tyto podmínky dokonce vyhovují.

**Klíčová slova:** salinita, šrucha, fotosyntéza

# Effect of salinity on rate of photosynthesis, transpiration and stomatal conductance in portulaca (*Portulaca oleracea* L.)

## Summary

The goal of this work was to evaluate the effect of different concentrations of NaCl in the soil solution on the selected physiological characteristics (photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance) of a halophyte plant purslane. Additionally, we aimed to ascertain the degree of dependency of photosynthesis and transpiration on stomatal conductance.

The experiment was based in a controlled environment of the Climabox belonging to the Department of Botany and Plant Physiology of the Czech University of Life Sciences. In each of the three variants, the salinity was introduced in different concentrations (0, 100 and 300 mmol/l). The plants were exposed to the salt stress for the duration of 37 days, during which seven measurements of the previously listed physiological characteristics were performed. These were measured using LCpro+, a device exploiting the CO<sub>2</sub>'s and water vapour's ability to absorb infrared radiation.

During the rate of photosynthesis measurement, it was found that the first nine days of the experiment, the salinity levels in plants in the salt stress condition were higher than in the controls. The mean measurement during these nine days in zero concentration was 7.69  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ , whereas in concentration 100 and 300 mmol/l, the values were 9.2 and 9.101  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ . For the rest of the experiment, the values of photosynthesis in stressed variants were lower than in control.

For the transpiration and stomatal conductance, the results showed that the stressed variants have lower levels of transpiration/stomatal conductance, since the beginning of the experiment. For the transpiration, the mean measure value in the control variant was 1,26  $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ , and in the stress condition, it was 0,88 a 0,46  $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ . The mean stomatal conductance values were 0,049 a 0,051  $\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$  in the stress condition, and 0,077  $\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$  in the control condition.

The results of this work indicate, that purslane can handle very high salinity levels. Short exposure to the salt stress increases the photosynthesis, which suggests that these conditions suit it.

**Keywords:** salinity, purslane, photosynthesis



# Obsah

1	Úvod.....	1
2	Cíl práce.....	2
3	Literární rešerše .....	3
3.1	Fotosyntéza.....	3
3.2	Abiotické stresory a jejich vliv na fotosyntézu .....	6
3.2.1	Zasolení .....	7
3.2.2	Sucho.....	8
3.2.3	Zaplavení.....	8
3.2.4	Vysoké teploty .....	8
3.2.5	Nízké teploty .....	9
3.3	Zasolení.....	9
3.4	Halofytní a glykofytní druhy .....	13
3.4.1	Halofytní rostliny.....	13
3.4.2	Glykofytní rostliny .....	16
4	Metodika .....	17
4.1	Pokusná rostlina.....	17
4.2	Podmínky pokusu .....	17
4.3	Průběh měření .....	17
4.4	Měření výměny plynů.....	18
4.5	Přístroj LCpro+.....	18
4.6	Zpracování výsledků .....	18
5	Výsledky .....	20
5.1	Fotosyntéza.....	20
5.2	Transpirace .....	21
5.3	Stomatální vodivost.....	22
5.4	Závislost fotosyntézy na stomatální vodivosti .....	23
5.5	Závislost transpirace na stomatální vodivosti .....	24
6	Diskuze .....	25
6.1	Halofytní a glykofytní druhy .....	25
6.2	<i>Portulaca oleracea</i> .....	27
6.3	Vliv zasolení na fotosyntézu .....	28
6.4	Vliv zasolení na transpiraci a stomatální vodivost .....	29
7	Závěr .....	31
8	Literatura.....	32



<b>9</b>	<b>Seznam příloh .....</b>	<b>39</b>
<b>9.1</b>	<b>Seznam použitých obrázků .....</b>	<b>39</b>
<b>9.2</b>	<b>Seznam použitých grafů.....</b>	<b>39</b>
<b>9.3</b>	<b>Seznam použitých tabulek .....</b>	<b>39</b>

# 1 Úvod

Rostlina je na svém stanovišti vystavena různým biotickým i abiotickým stresům. Mezi abiotické stresy mimo jiné patří zasolení, které se řadí v zemědělství mezi stále aktuálnější problémy. Uvádí se, že zhruba 7 % půd na celém světě je ovlivněno nadměrnou koncentrací solí (Kafi & Rahimi 2011).

Mezi tyto plochy se řadí i přirozeně zasolené půdy, například v aridním podnebí, v oblastech kolem moří anebo v místech, kde vyvěrají minerální prameny (Kůdela 2013). Řada zasolených oblastí ovšem vznikla vinou člověka při nesprávném používání hlavně dusičných a draselných minerálních hnojiv, pesticidů, při používání solemi kontaminovaných zdrojů vod při závlaze (Mot'ková et al. 2014) nebo vlivem posypových solí v zimním období (Kůdela 2013).

Vysoké koncentrace solí snižují osmotický potenciál půdy, což snižuje dostupnost vody a narušuje přepravu vody a živin do kořenů rostlin (Hniličková et al. 2017). Nedostatek vody způsobuje pokles turgoru listů, dále způsobuje uzavření průduchů a snížení stomatální vodivosti ( $g_s$ ), což je jeden z faktorů omezujících míru fotosyntézy (Chaves et al. 2009). Omezená rychlost fotosyntézy má za následek menší výnos biomasy. Rostliny mají výrazně zpomalený růst jak nadzemní, tak i podzemní části. Listy jsou menší, stejně tak i kořeny, které jsou navíc i méně větvené (Bláha 2011). V neposlední řadě mají rostliny menší násadu květů, což má za následek i menší počet plodů (Shannon & Grieve 1998).

Vzhledem ke stále zvětšujícímu se území, které se s problémem zasolené půdy potýká, je nutné zkoumat, jak ho co nejefektivněji využít a které rostliny je zde vhodné pěstovat bez toho, aniž by to výrazně ovlivnilo jejich výnos.

## 2 Cíl práce

Zasolené půdy se stávají v zemědělství stále aktuálnější a závažnějším problémem. Cílem této práce bylo sledovat vliv zasolení vyvolané NaCl na proces fotosyntézy, transpiraci a stomatální vodivost u *Portulaca oleracea* L. U jednotlivých fyziologických parametrů bylo uskutečněno porovnání výsledků mezi kontrolní a stresovanými variantami v průběhu času a byla vyjádřena závislost transpirace a fotosyntézy na stomatální vodivosti.

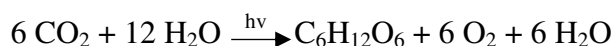
- Hypotéza 1: zasolení ovlivňuje rychlost fotosyntézy, transpiraci a stomatální vodivost
- Hypotéza 2: u šruchy zelné jako halofytní rostliny nižší koncentrace soli neovlivní rychlost fotosyntézy, transpiraci a stomatální vodivost

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Fotosyntéza

Růst rostlin je řízen mnoha fyziologickými, biochemickými a molekulárními procesy, ale fotosyntéza je tím nejdůležitějším jevem, který výrazně přispívá k růstu a vývoji rostlin. Tento zásadní proces probíhá ve všech zelených rostlinách, ať už se jedná o rostliny nižší nebo vyšší, vyskytující se v oceánech nebo na souši a nebo o fotosyntetické bakterie (Ashraf & Harris 2013). Rostliny jsou otevřené systémy, ve kterých dochází k výměně hmoty (CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O, O<sub>2</sub>, minerálních živin), energie a informací s okolím. V biosféře mají mimořádné postavení, jelikož do ní uskutečňují vstup energie zvenčí (Soukupová & Roháček 2003). Při fotosyntéze je energie záření pohlcována a přeměňována na energii chemických vazeb. Zahnuje fotochemické procesy probíhající za přítomnosti světla, enzymatické procesy, které světlo nevyžadují a procesy difúze, které umožňují výměnu oxidu uhličitého a kyslíku mezi chloroplasty a vnějším vzduchem (Larcher 1988). Během světelné a temnostní fáze fotosyntézy vznikají organické látky (jako jsou cukry a tuky) a kyslík, kterého se ročně uvolní do atmosféry asi 10<sup>11</sup> tun.

Fotosyntéza je velký soubor reakcí, při kterých se přijatá sluneční energie využívá k syntéze chemických sloučenin za spoluúčasti CO<sub>2</sub> a H<sub>2</sub>O (Soukupová & Roháček 2003). Tento proces lze znázornit sumární rovnicí:



kde  $h\nu$  vyjadřuje kvantum zářivé energie.

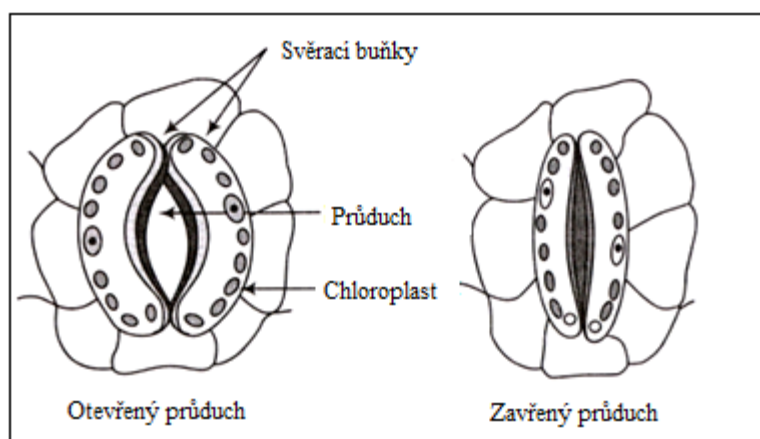
Z této rovnice plyne, že fotosyntetické procesy v rostlinách mohou zůstat aktivní pouze při dostatečně dlouhé době ozáření a kontinuálním příjmu molekul H<sub>2</sub>O a CO<sub>2</sub> (Roháček 2011). Fotosyntézu je možné rozdělit na dvě fáze: světelnou (fotofyzikální; primární) a temnostní (chemosyntetickou; sekundární). Světelná fáze se odehrává na thylakoidní membráně, kde dochází k zachycení sluneční energie a její přeměně na energii chemickou. V temnostní fázi je fixován atmosférický CO<sub>2</sub> a uhlík zabudován do sacharidů v Calvin – Bensonově cyklu (Soukupová & Roháček 2003).

Je nutné zdůraznit, že fotosyntetickou aktivitu nelze považovat za produkční aktivitu (produkční potenciál, produkci), protože nemusí být vždy spojená s prokázaným přírůstkem biomasy rostlin. V průběhu vegetačního období existují úseky, kdy fotosyntetický proces probíhá, produkční aktivita je zřejmá, ale přírůstek biomasy není zaznamenán. V tomto případě se fotosyntetická aktivita a její energetický potenciál využívá v jiných procesech,

například v respiračních procesech porušených buněčných struktur, na tvorbu semen, příjem látek (hlavně živin) a transportní procesy (Masarovičová et al. 2009).

Působení některých významných stresorů (nadbytek solí v půdě a nedostatek vody) na fotosyntézu jsou připisovány průduchům. Kvůli tomu, že jsou uzavřené, neumožňují výměnu plynů mezi rostlinou a prostředím (Ashraf & Harris 2013). Průduchy mají hlavní úlohu v nejdůležitějších funkčních projevech rostlin, jakými jsou fotosyntéza a transpirace. Jejich morfologii a funkci se věnuje mnoho pozornosti i proto, že hustota a velikost průduchů indikují adaptaci druhů na rozmanité environmentální podmínky (Pauková & Jureková 2018). Stomata se skládají z malých pórů v epidermis a jsou obklopena dvěma speciálními svěřacími buňkami. Jsou hlavní cestou ztráty vody z rostliny, jejich otevření a uzavření účinně řídí rychlost transpirace. Velikost průduchu, a tudíž i množství vody, které skrz něj projde, je řízeno změnami tvaru svěřacích buněk (viz Obr. 1). Když je rostlina optimálně nasycena vodou, svěřací buňky jsou plně turgescenční, průduch je otevřený a může skrz něj probíhat transpirace. V případě, že má rostlina vody nedostatek, jsou svěřací buňky stomatu jsou uzavřené a voda se tak neodpařuje.

Většina rostlin má na 1 mm<sup>2</sup> listové plochy asi 50-300 průduchů. Při plném otevření dosahují asi 1,5-3 % povrchu listu (Forbes & Watson 1992).



Obr. 1: Schéma otevřeného a zavřeného průduchu (přeloženo a dostupné na <https://www.jagranjosh.com/articles/ncert-exemplar-solution-for-cbse-class-10-science-chapter-6-life-processes-part-ii-1495179937-1>)

Téměř vše, co je označováno jako fotosyntéza, probíhá v chloroplastech, které obsahují chlorofyly a další barviva (Nátr 2007). Jsou tedy pro fotosyntézu klíčovým místem. Probíhají v nich obě – jak světelná, tak i temnostní fáze fotosyntézy. Tato organela je však velmi citlivá na různá stresová prostředí, jako je zasolení, sucho, extrémní teploty, na různou intenzitu světla a UV záření. Všechny tyto stresy snižují rychlost fotosyntézy (Ashraf &

Harris 2013). Chloroplasty jsou nejmenší strukturní i funkční jednotkou, která je i po izolaci schopna absorbovat záření, fixovat CO<sub>2</sub> a zabudovávat uhlík do sacharidů. Skládá se z dvojité povrchové membrány, vnitřní tekuté fáze zvané stroma, která obsahuje enzymy uplatňující se při fixaci CO<sub>2</sub>, a membránových útvarů, tzv. thylakoidů, s granální strukturou (Roháček 2011). Thylakoidy představují rozprostřené systémy vnitřní membrány podobné zploštělým měchýřkům. V chloroplastech se vyskytují stěsnané thylakoidy tvořící grana, která jsou vzájemně propojená thylakoidální membránou a nestěsnané thylakoidy (Soukupová & Roháček 2003). Membránu thylakoidů lze považovat za lipidovou dvojvrstvu, do níž jsou vnořeny pigment-bílkovinné komplexy, tvořící dvě základní fotosyntetické jednotky – fotosystém II a I (PS II a I).

Chlorofyl je základním fotoreceptorem (tzn. látkou, která je schopna zachytit přicházející fotony), který se podílí na fotosyntéze. Zelenou barvu má z toho důvodu, neboť intenzivně absorbuje viditelné záření v oblastech vlnových délek okolo 430 nm (modrá oblast spektra) a 663 nm (červená oblast), zatímco záření ze zelené oblasti (cca 500 nm) propouští. Rozlišují se dva základní typy chlorofylu, a to chlorofyl *a* a chlorofyl *b* (Roháček 2011). Sluneční záření reprezentuje vlnění, které se dá charakterizovat vlnovou délkou – viditelná oblast elektromagnetického záření je o vlnové délce ( $\lambda$ ) v intervalu od 400 do 700 nm (fotosynteticky aktivní radiace – FAR) (Roháček 2011), a zároveň ho lze chápat jako tok nejmenších a dále nedělitelných částic – fotonů. Každý z nich nese určité množství energie (kvantum,  $q$ ) (Nátr 2007). FAR tvoří z celkového záření asi 39–48 %. Listy z tohoto množství přemění na chemickou energii jen 1–5 %. Fotosynteticky využitelná je sice i ultrafialová část spektra s vlnovou délkou 100–400 nm, ale v případě vyšší intenzity je pro organismy škodlivá (Hnilička & Středa 2016). Čím je vlnová délka záření kratší, tím mají energetická kvanta jeho fotonů větší energii.

Poté, co fotony dopadnou na list a jsou absorbovány molekulami listových barviv nahromaděných na thylakoidních membránách, dochází k rozštěpení molekuly H<sub>2</sub>O, čímž se do vzduchu uvolní kyslík (O<sub>2</sub>). Uvnitř thylakoidů se hromadí protony (H<sup>+</sup>) a elektrony jsou sestavou různých sloučenin přeneseny až na tzv. redukční ekvivalent NADPH. Nahromaděné protony jsou využity na syntézu ATP. Z toho vyplývá, že energie slunečního záření je využita na uvolnění kyslíku, tvorbu ATP a tvorbu NADPH (Nátr 2007).

Ta energie, která je pohlcena chloroplasty, je tedy využita na biochemicky využitelnou energii (ATP, NADPH), dále na tepelnou energii, která je vyzářena do okolí anebo je vyzářena zpět do okolí v podobě fluorescence (Klem 2006).

Nedostatek fotosynteticky aktivních pigmentů může být pro fotosyntézu taktéž limitujícím faktorem. Nedostatek chlorofylu, který se u rostlin projevuje výskytem chlorózy, obvykle rychlost fotosyntézy velmi snižuje. Takové podmínky nastávají na začátku rozvoje listů a pak znovu na podzim, kdy listy žloutnou. Chloróza listů se také objevuje při porušení minerální výživy, za sucha, při zasolení, po infekci a jako následek vystavení škodlivým plynům. Nedostatek chlorofylu ale může být podmíněn i geneticky, jako je tomu u mutantů s panašovanými nebo žlutými listy (Larcher 1988).

### **3.2 Abiotické stresory a jejich vliv na fotosyntézu**

Abiotické faktory lze dělit podle povahy stresorů do tří skupin: podle původu nebo místa výskytu stresorů (kosmické, atmosférické, hydrosférické a pedosférické), podle doby poškození rostlin a jejich produktů stresorem (poškození během vegetace, v průběhu sklizně a po sklizni) a dle povahy stresorů, kam patří mechanické, fyzikální a chemické. Mezi mechanické faktory patří síla a tlak, do fyzikálních faktorů patří vliv větru, teplot nebo slunečního záření a do chemických kupříkladu nedostatek kyslíku a živin v půdě, nadbytek organických látek v půdě, ale i nedostatek vody, nadbytek iontů solí a osmotický stres (Hnilička & Středa 2016).

Stresující prostředí způsobuje změny v široké škále fyziologických, biochemických a molekulárních procesů v rostlinách. Podstatně brzdí proces fotosyntézy většiny rostlin tím, že mění strukturu organel a koncentrace různých pigmentů, včetně enzymů podílejících se na procesu fotosyntézy, stejně jako na regulaci průduchů (Ashraf & Harris 2013). Při snížení rychlosti fotosyntézy dochází k omezení růstu listů, omezení růstu kořenů (Bláha & Hnilička 2011) a k redukci výnosů, což je nežádoucí hlavně u zemědělských plodin (Hnilička & Středa 2016).

Zvýšená odolnost rostlin k různým abiotickým stresorům je založena na produkci osmoticky aktivních látek, kterými jsou například aminokyseliny (prolin, arginin, glutamin, threonin a další), cukry (hlavně sacharóza a fruktóza), nenasycené mastné kyseliny aj. Prolin je aminokyselinou, která má podíl na vytváření odolnosti rostlin. Stresory (jak abiotické, tak biotické) jeho obsah zvyšují mnohdy již po několik hodinách působení stresu (Staszková & Táborský 2005).

### 3.2.1 Zasolení

Jak bylo v předchozí kapitole již zmíněno, negativní účinky zasolení a sucha na fotosyntézu jsou připisovány průduchům, které kvůli tomu, že jsou zavřené, nemohou umožnit výměnu plynů mezi rostlinou a prostředím. Vysoké koncentrace škodlivých iontů ( $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$ ), které se v rostlině hromadí pod vlivem zasolení, poškozují thylakoidní membrány. U některých plodin, například u slunečnice (*Helianthus annuus*), vojtěšky (*Medicago sativa*) nebo pšenice (*Triticum aestivum*), byla pod vlivem zasolení zaznamenána redukce fotosyntetických pigmentů, chlorofylu *a* a *b*. Během procesu degradace fotosyntetických pigmentů se může měnit chlorofyl *b* na chlorofyl *a*, což vede ke zvýšenému obsahu chlorofylu *a*. Solný stres ovlivňuje více biosyntézu chloroplastů než jejich rozpad. Sůl tedy snižuje obsah chloroplastů v rostlině, ale to, jak moc se jejich množství sníží, záleží na konkrétním rostlinném druhu a na tom, zda je tolerantní k zasolení. U slanomilných druhů rostlin se obsah chlorofylů pod solným stresem naopak zvyšuje, takže právě obsah chlorofylu byl navržen jako indikátor tolerance na zasolení u různých plodin, například u pšenice (*Triticum* spp.), hrachu (*Pisum* spp.), melounu (*Citrullus* spp.), slunečnice (*Helianthus* spp.), vojtěšky (*Medicago* spp.) a prosa (*Panicum* spp.). Zde uvedené rostliny patří jak do jednoděložných, tak do dvouděložných a z toho vyplývá, že akumulace chlorofylu v rostlinách není indikátorem jen pro určitou skupinu rostlin. Ovšem v některých studiích se neoznačuje hromadění chlorofylu v podmínkách solného stresu jako indikátor rostliny tolerantní k zasolení. Byl zjištěn slabý vztah mezi obsahem  $\text{Na}^+$  v listech a fotosyntetickými pigmenty u různých kultivarů rajčat, které se vzájemně lišily ve své toleranci k zasolení. Proto není zcela vhodné používat hromadění chlorofylů jako ukazatel tolerance k soli (Ashraf & Harris 2013).

Stres ze soli může mít na fotosyntézu buď krátkodobý nebo dlouhodobý účinek. Krátkodobý účinek nastává po několika hodinách nebo během 1-2 dnů od vystavení solím a tato reakce je důležitá, protože dochází k úplnému zastavení uhlíkové asimilace během několika hodin. Dlouhodobý účinek nastává po několika dnech vystavení solím.

Snížení rychlosti fotosyntézy je způsobeno několika faktory: 1) dehydratací buněčných membrán, které snižují jejich propustnost pro  $\text{CO}_2$ , 2) toxicitou soli, 3) snížením dodávky  $\text{CO}_2$  kvůli uzavření stomat, 4) salinitou, 5) změnami enzymatické aktivity indukované změnami v cytoplazmatické struktuře. Fotosyntetická aktivita klesá s poklesem vodního potenciálu listů (Parida & Das 2005).



### **3.2.2 Sucho**

Sucho, zejména jeho mírná intenzita, může inhibovat fotosyntézu a vodivost průduchů ve většině zelených rostlin. Z řady výzkumů vyplynulo, že se průduchy obvykle zavírají během počátečních fází sucha. Jejich uzavření má větší inhibiční účinek na transpiraci vody než na difúzi CO<sub>2</sub> do listových tkání (Ashraf & Harris 2013). Uzavírání průduchů je reakcí, která je nejbližší ke stresu se suchem a jedná se o dominantní omezení fotosyntézy u mírného a středního sucha v důsledku snížení obsahu enzymu Rubisco (Hnilička & Středa 2016). Při silném stresu z vodního deficitu probíhá dehydratace mezofylových buněk, a způsobuje tedy významnou inhibici základních metabolických procesů fotosyntézy. Sucho též snižuje účinnost buněk mezofylu, takže nemohou tak dobře využívat přijatý CO<sub>2</sub>. Nedostatek vody působí velké škody na fotosyntetických pigmentech a na thylakoidních membránách, což také zapříčiňuje snížení rychlosti fotosyntézy (Ashraf & Harris 2013). Mírné až velké sucho často brzdí aktivitu enzymů spojených s Calvinovým cyklem fotosyntézy. I přes to, že rostliny mají účinné mechanismy, jak chránit fotosyntetický aparát před zraněním, velká sucha mají vždy za následek poškození fotosyntetického aparátu (Wang et al. 2013).

### **3.2.3 Zaplavení**

Po delší dobu trvající zaplavení patří mezi stresové faktory, které přímo ovlivňují mnoho fyziologických a metabolických procesů rostlin. Zaplavení má za následek postupné snížení množství kyslíku v půdě a rhizosféře, což způsobuje redukci aerobní respirace kořenů. Dlouhotrvající zatopení může vést až k jejich odumření. V důsledku hypoxie se mění chemické složení půdy (kdy se hromadí hlavně ethylen, fenolické látky, mastné kyseliny, mění se též koncentrace a distribuce významných prvků), což má za následek ovlivnění růstu, vývoj a produkci rostlin (Kočová et al. 2004).

### **3.2.4 Vysoké teploty**

Fotosyntéza je velmi citlivá na vysoké teploty. Tepelný stres způsobuje narušení membrán, zejména thylakoidních, a tím inhibuje činnost enzymů, což má za konečný následek snížení rychlosti fotosyntézy (Ashraf & Harris 2013).

### 3.2.5 Nízké teploty

Nízké teploty mají za následek zpomalení procesu fotosyntézy a transpirace, změnu intenzity dýchání, také poškozují biomembrány, což změní jejich propustnost a další fyzikální a chemické vlastnosti. Při teplotách pod 0 °C dochází k mechanickému poškozování buněk a k dehydrataci v symplastu a apoplastu. Lze pozorovat různou odolnost rostlinných částí k teplotním výkyvům. Obecně platí, že vegetativní orgány jsou k těmto výkyvům méně náchylné než orgány generativní (Staszková & Táborský 2005).

### 3.3 Zasolení

Salinizace je definována jako proces akumulace rozpustných solí, hlavně sodíku, vápníku a hořčíku v půdním horizontu v takovém rozsahu, že je významně snížena úrodnost půd (Kůdela 2013). Tyto soli se v půdě objevují převážně ve formě chloridů, uhličitanů a síranů. Nepříznivé účinky na rostlinné tkáně má též chlor a bor, a také nevyrovnanost koncentrací cizích solí a případně toxických prvků k prvkům, které patří mezi základní živiny (Kutílek 2012). Nejčastější příčinou zasolení je však NaCl (Munns & Tester 2008), jehož roztoky o různých koncentracích byly použity i při pokusu k této diplomové práci. Jako slané půdy se označují půdy, které mají elektrickou vodivost odpovídající přibližně koncentraci 40 mmol l<sup>-1</sup> NaCl (Mořková et al. 2014).

Kromě způsobení salinity půdy má vysoká koncentrace sodných iontů v rhizosféře další negativní roli, a to narušení příjmu draslíku, hořčíku a vápníku. Draslík má důležitý význam při udržování turgoru, vliv na aktivitu enzymů a také na dlouhivý růst. Vápník mimo jiné příznivě působí na ochranu pletiv, hořčík je nepostradatelný pro fotosyntézu (Kudo et al. 2010).

Čisté soli, jako je NaCl, jsou pro rostliny jedovaté, ale jejich toxické účinky dokáže utlumit i jen malé množství kationtů hořčíku nebo vápníku. Různé soli tedy dokáží navzájem rušit své toxické účinky. Rostlina nemá mechanismus, kterým by selektovala živiny od cizích prvků, takže s nepostradatelnými živinami musí v roztoku zároveň přijímat i toxické a cizí prvky (Kutílek 2012).

Půda je přílišným množstvím sodné soli, která Ca<sup>2+</sup> vymývá ze sorpčního komplexu, odvápněována a mění se její struktura. Stává se utuženější a méně vhodnou pro půdní mikroorganismy, což se projevuje nižší rychlostí rozkladných procesů biomasy. Vápník je

vyplavován do spodních vrstev půdy a sorpční komplex je jednostranně přesycen ionty sodíku (Kůdela 2013). Sorpce sodíku na půdní koloidy je slabá a sodík je z půdy snadno vymývateľný, takže v normálních půdách je více draslíku než sodíku. V půdách, které jsou kontaminovány solemi, je poměr sodíku a draslíku opačný. V takovýchto půdách je, stejně jako draslíku, velice nízká koncentrace fosforu a vápníku (Kutílek 2012).

Vysoké koncentrace solí obsažené v půdní vodě způsobují vzrůst potenciálu půdní vody, což je energie, kterou je voda poutána v půdě (půdní roztok má vysoký osmotický tlak). Slané půdy jsou tak pro rostliny fyziologicky suché – nemohou z nich přijímat vláhu. Průtok vody z rhizosféry do kořene je pomalejší, než by byl v půdě neobsahující větší množství solí. To má na rostliny stejný efekt, jako kdyby poklesla vlhkost půdy, tedy zpomalení růstu celé rostliny (Kutílek 2012). Rychlost fotosyntézy se snižuje, což je zapříčiněno právě omezením rychlosti růstu listů, která je spojená s redukcí listové plochy. Omezen je také růst kořenů. Ty jsou menší s mnoha krátkými postranními kořínky (Bláha & Hnilička 2011). Hromadění solí může vést k odumírání pletiv rostlin, jejich orgánů nebo dokonce celých rostlin a může brzdit dělení a zvětšování buněk. Rostlina také velice brzy zastavuje dělivý a dlouhivý růst. Další podstatnou reakcí je tvorba stresových proteinů, které jsou obdobné těm, které se tvoří při stresu z nedostatku vody a z vysoké teploty (Hnilička & Středa 2016). Potlačení růstu se vyskytuje u všech rostlin, ale míra tolerance k soli a míra růstu se mezi různými druhy rostlin zásadně liší (Parida & Das 2005). Jako příklad lze uvést reakce různých rostlin na koncentraci 200 mmol/l NaCl. U tolerantní rostliny (v tomto případě byla modelovou rostlinou řepa cukrová-*Beta vulgaris* var. *altissima*) vedla tato koncentrace pouze ke 20 % snížení výnosu sušiny. U mírně tolerantního druhu (bavlník-*Gossypium* spp.) byla redukce sušiny 60 % a u vysoce citlivého druhu (sója luštinatá-*Glycine max*) byla tato koncentrace letální (Munns 2002).

Je velmi obtížné určit toleranci k soli i mezi úzce příbuznými rostlinami. Snížení růstu totiž závisí na době, po kterou je rostlina stresu vystavena. Jak již bylo výše zmíněno, během krátké doby, kdy rostlina roste ve slaném prostředí, se výrazně sníží tempo růstu. Tak je tomu u všech rostlin – ať citlivých či tolerantních. Při pokusu se dvěma různě odolnými odrůdami pšenice nebyly v prvních deseti dnech pokusu zjištěny žádné rozdíly mezi tolerantní a netolerantní odrůdou. Proto je více než nutné zohlednit časové měřítko. V následující tabulce jsou dopady na rostlinu v závislosti na dobu působení zasolení (tab. 1) (Munns 2002).

Tab. 1 – Projevy zasolení v závislosti na čase (upraveno podle Munns 2002)

<b>Čas</b>	<b>Pozorovaný efekt na růst u rostlin tolerantních k zasolení</b>	<b>Další efekty na růst u rostlin citlivých na zasolení</b>
<b>Minuty</b>	Okamžité snížení rychlosti růstu listů a kořenů, následně rychlé částečné zotavení	
<b>Hodiny</b>	Snížená, ale stabilní rychlost růstu listů a kořenů	
<b>Dny</b>	Růst listů je ovlivněn více než růst kořenů, snížení počtu nových listů	Poškození viditelná na nejstarších listech
<b>Týdny</b>	Snížená konečná velikost listů anebo počet postranních výhonů	Úhyn starších listů
<b>Měsíce</b>	Změna doby kvetení, snížená produkce semen	Úhyn mladých listů, možný úhyn celé rostliny

Metabolickou odpovědí rostlin na solný stres je syntéza organických osmolytů (osmoprotektantů), které zajišťují udržení osmotického potenciálu. Nejčastějšími jsou různé aminokyseliny, sacharidy a polyalkoholy. Velice významným osmolytem je aminokyselina prolin, která souží jako zásobárna uhlíku a dusíku a stabilizuje buněčné struktury. Dále pak reguluje množství využitého dusíku, podílí se na vyrovnání osmotického tlaku a také snižuje účinky chloridu sodného na buněčné membrány (Chinnusamy et al. 2005). Prolin je produkován a hromaděn rostlinami jako reakce na abiotické stresy, mezi které můžeme řadit zasolení, deficit vody, kontaminace těžkými kovy nebo prudké změny teplot (Munns 2005).

Schopnost rostlin tolerovat sůl je určena mnoha biochemickými cestami, které usnadňují zadržování a nebo získávání vody a chrání funkce chloroplastů. Mezi podstatné cesty patří ty, které vedou k syntéze osmoticky aktivních metabolitů, specifických proteinů a enzymů, které zachytávají volné radikály. Tyto radikály regulují tok iontů a vody a podporují zachytávání kyslíkových radikálů nebo chaperonů. Schopnost rostlin detoxikovat radikály za podmínek stresu ze zasolení je pravděpodobně tím nejdůležitějším požadavkem (Parida & Das 2005).

Příznaky poškození solemi jsou podobné, jako při výživových nedostatcích – snižuje se intenzita růstu rostlin, listů je méně a oproti normálu jsou malé, také se mění jejich barva. Kořeny rostou méně, je malá násada květů a tím zapříčiněný snížený počet plodů. Vysoké koncentrace sodíku a chloru se hromadí v listech a způsobují jejich popálení (Shannon & Grieve 1998). U jehličnanů se salinita projevuje hnědnutím jehlic a chlorózami. Jejich pupeny

obvykle nejsou usmrceny, takže fotosyntetická činnost listů na nových výhonech je v dalším vegetačním období zachována. Listnaté stromy trpí okrajovými nekrózami a hnědnutím listů, odumírají jim výhony (Kůdela 2013). Ze zelenin je na tento stres nejvíce citlivý salát, dále pak mrkev a květák (Štamberková et al. 2012).

Zasolení ale nemusí mít na plodiny jen negativní účinky. Například u špenátu (*Spinacia oleracea*) mohou být jeho výnosy zpočátku zvýšeny při nízkém až středním zasolení. Soli v půdě mohou také zvyšovat obsah cukrů v mrkvi, v bramborách snižuje obsah škrobu. Hlávky zelí jsou při nízkých hodnotách zasolení pevnější, ale se zvyšováním úrovně zasolení se hlávky stávají méně kompaktními (Shannon & Grieve 1998).

Zajímavé je porovnání, na jaké rostlinné části zasolení působí. Například u řepy byl vliv zasolení výrazný přímo na kořenové bulvě, zatímco na listech se projevil méně. Naopak je tomu u cibule. Tam sůl z půdy poškodila více listy a podzemní část, která nás z hlediska výnosu zajímá více, byla poškozena méně. Soli ale působí na každou plodinu jinak. U cibule způsobují jejich vyšší koncentrace předčasné kvetení, naopak rajčata v nástupu do květu zpomalí (Shannon & Grieve 1998). Jedno je všem rostlinám společné – v období klíčení a mladého růstu jsou na rozpustné soli citlivější, než v období plné zralosti (Kutílek 2012).

Účinky zasolení mohou být změněny mnoha faktory, jakými jsou třeba teplota, vlhkost, vítr, světlo nebo znečištění ovzduší. Nízká vlhkost a vysoká teplota vlhkost může snížit toleranci plodin k soli. K významnému snížení výnosu dojde v horkých suchých podmínkách v kombinaci s nižšími koncentracemi solí v půdě. Také zamokření kořenové soustavy může zvýšit příjem solí a tím i jejich negativní dopad na rostliny, oproti půdě nezamokřené. Dalšími faktory, které mohou ovlivnit měřitelné dopady salinity, jsou zvýšené koncentrace atmosférického oxidu uhličitého a ozonu. Zasolení způsobí, že průduchy v listu omezí množství vzduchu vyměňované s okolním prostředím. To sice zlepší hospodaření s vodou v rostlině, ale kvůli zavřeným průduchům sníží množství přijímaného CO<sub>2</sub>. Vysoké koncentrace CO<sub>2</sub> v ovzduší mohou pomoci udržet příznivou asimilaci uhlíku i přes trvalou ztrátu vody průduchy. Pokud jsou ve vzduchu přítomny některé znečišťující látky, jako je například ozon, v důsledku osmotického stresu se sníží výměna vzduchu, což způsobí redukcii příjmu znečišťujících látek a tím se sníží nežádoucí účinky zasolení (Shannon & Grieve 1998).

Způsobů, kterými se půdní profil stává zasoleným, je několik. Velké množství solí se do půdy dostává v zimním období při aplikaci posypových solí na komunikace. Na 1 km dálnice se v zimě spotřebuje 10-20 tun solí. Tato sůl je splavována do půdy, v níž se ovšem neakumuluje, protože je ve vodě velmi rozpustná. Akumuluje se v místech, kde se voda

hromadí, tedy kam stéká. Takto je poškozována nejen kvalita okolní půdy, ale i kvalita povrchových a podzemních vod. Sůl se může dostat do rostliny nejen přes kořeny, ale i přes listy, na které se dostane ve formě kapiček vody, které jsou ze silnice odstříknuty projíždějícími vozidly (Kůdela 2013).

Půdy mohou být zasoleny i při zavlažování, a to v případě, pokud voda obsahuje velké procento solí. V zavlažovacích systémech může být z části salinita vytvořena na poli z důvodu špatného odvodnění. Zasolení půdy nemusí být rovnoměrné zvláště při způsobu zavlažování podmokem. Dalším způsobem, kterým se půdy zasolují, je po odlesnění. V povrchové vrstvě půdy se hromadí soli, jelikož případný náhradní porost není schopen odčerpávat tolik vody a solí, jako porost původní (Kůdela 2013).

V neposlední řadě jsou půdy kontaminovány i pesticidy a hnojivy (Mořková et al. 2014). Na půdě s vyšší koncentrací solí lze buď pěstovat tolerantní plodiny, kterými jsou například ječmen (*Hordeum* spp.), cukrová řepa (*Beta vulgaris* var. *altissima*) a slunečnice (*Helianthus* spp.), nebo se snažit půdu solí zbavit. To se provádí většinou jejím promýváním větším množstvím vody. Další možností je sloupnutí silně zasoleného povrchového horizontu (Kutílek 2012). Jako preventivní ochranu před zasolováním lze uvést vhodnou výživu, hlavně pak nepřehnojování draselnými a dusíkatými hnojivy (Štamberková et al. 2012). U komunikací, které jsou v zimě ošetřovány posypovou solí, se doporučuje vysazovat dřeviny minimálně 35 m od okraje silnice.

U nás se zasolené půdy přirozeně vyskytují kupříkladu u vývěrů minerálních pramenů, jak je tomu u Františkových lázní v západních Čechách (lokalita Soos) (Kůdela 2013).

### **3.4 Halofytní a glykofytní druhy**

Ze všech suchozemských rostlin je jen asi 2 % halofytních druhů a zbylých 98 % je glykofytních, které mají pouze nízkou toleranci ke slanosti prostředí (Radyukina et al. 2007).

#### **3.4.1 Halofytní rostliny**

Halofytní (nebo také slanomilné rostliny) jsou brilantním příkladem tolerance solí. Jsou schopné růst při vysokých koncentracích solí, dokonce i při několikanásobně vyšších koncentracích, než obsahuje mořská voda (více než 2M NaCl). Jsou to rostliny odolné vůči sodíku (Volkov 2015). Za halofytní rostliny jsou označovány takové rostliny, které mohou

růst a rozmnožovat se na místech, kde koncentrace solí v půdě dosahuje 200 mmol/l a více. Nejvíce takových rostlin je v čeledi *Chenopodiaceae*, dále pak *Poaceae*, *Fabaceae* a *Asteraceae* (Aslam et al. 2011).

Pro halofytní rostliny je charakteristická halomorfní stavba těla. Ta se projevuje sukulentností, zvýšeným obsahem solí v buňkách, vysokým obsahem popelovin a povrchem téměř nebo úplně lysým. Kořenový systém sahá zpravidla jen do hloubky 5-7 cm. Na půdách, kde je snižená koncentrace solí tyto halofyty omezují růst. Oproti tomu na půdách s velkým obsahem solí je jejich růst rychlý, obsah vody v rostlinách se zvyšuje (sukulentnost) a transpirační povrch vztažený na objem rostliny klesá (Holubec 2005).

Pro jejich klíčení je nezbytná nižší koncentrace solí v půdě, což je v přírodě zajištěno jarními dešti. Růst probíhá velice rychle a již rostlina s několika málo pravými listy je schopná odolávat kolísání koncentrace solí. U některých halofytních druhů (mangrove) se vyvinula živorodost – semena vyklíčí na mateřské rostlině a semenáčky padají na půdu v době odlivu, kdy převládají toky sladké vody z pevniny do moře. Během několika málo hodin zakoření a jsou schopny snášet slanou vodu (Holubec 2005).

U některých halofytů je obvyklá xenomorfní stavba rostliny. Epidermis je chráněna silnější vrstvou kutikuly a na povrchu listů jsou často trichomy, které překrývají průduchy. Listy jsou menší, kořenový systém hlubší. Takovouto stavbu těla mají rostliny rostoucí na půdách, které jsou sušší a v povrchové vrstvě obsahují méně solí (Holubec 2005).

U rostlin snášejících solné ionty se vyvinula celá řada fyziologických, morfologických a biochemických adaptačních mechanismů, které následně určují míru tolerance k zasolení. Pro správné fungování buněk je nutné v cytosolu udržet vysoký poměr  $K^+$  a  $Na^+$ . Halofyty mají účinné mechanismy, kterými zabraňují toxickým účinkům  $Na^+$  v cytosolu a vyrovnávají osmotickou rovnováhu. Řadíme mezi ně transport a případnou akumulaci iontů  $Na^+$  ve vakuolách, syntézu vodných osmolytů anebo schopnost akumulovat  $K^+$  za přítomnosti vysoké koncentrace  $Na^+$  a  $Cl^-$  iontů. Velice důležitými jsou transportní enzymy jako  $H^+$ -ATPasa a  $H^+$ -PPasa, které ve vakuole zajišťují nadbytek protonů, které se následně mohou účastnit transportu iontů do vakuoly pomocí antiportů.

Díky vysoké koncentraci osmolytů jsou tyto rostliny i při stresu schopné regulovat příjem vody do buněk. Mezi osmolyty řadíme například cukerné alkoholy a aminokyseliny (Mořková et al. 2014).

Tato skupina rostlin se dá rozdělit z několika hledisek:

### Dělení halofytů dle tolerance k salinitě:

#### 1) Pravé (obligátní) halofyty

-optimálního růstu dosahují na půdách, které obsahují více než 0,5 % NaCl

-mezi ně se řadí například *Cressa cretica*, *Aeluropus lagopoides*, *Haloxylon recurvum*

#### 2) Fakultativní halofyty

-optimálně prospívají v zasolených půdách obdobně jako pravé halofyty, ale stejně tak dobře rostou i v půdách nesalinních

-do této kategorie se řadí např. *Tamarix dioica*, *Launaea nudicaulis*, *Eragrostis ciliaris*

#### 3) Přechodné halofyty

-rostou na nezasolených půdách, ale mohou se vyskytovat i na půdách přechodně zasolených

-příkladem jsou *Sporobolus marginatus*, *Haloxylon salicornicum*, *Dactyloctenium aegyptium* (Dagar 2005).

Podle Paridy a Dase (2005) je rozdíl mezi obligátními a fakultativními halofyty i ve stavbě těla. Zatímco pravé halofyty jsou charakterizovány nízkou morfoloickou a taxonomickou rozmanitostí, fakultativní se vyznačují širší fyziologickou rozmanitostí, jež jim umožňuje vyrovnat se se zasolenými i nezasolenými půdami.

### Dělení dle strategií, kterými se vypořádávají s vysokými koncentracemi solí:

#### 1) Rostliny s mechanismy, které zabraňují vstupu soli do buněk

- např. *Rhizophora mangale*

#### 2) Rostliny, u kterých dochází k akumulaci soli

- rod *Atriplex*

#### 3) Rostliny, které soli přijmou, ale následně dochází k jejich vyloučení

- rod *Tamarix* (Motřková et al. 2014)

Proces vylučování vody z listů v tekuté formě se nazývá gutace. Vyskytuje se v širokém spektru cévnatých rostlin. Voda, která je vyloučena může, mimo iontů solí, obsahovat také organické látky nebo cukry. Pokud kapka roztoku vody s rozpustnými solemi zůstane na listu po delší dobu, může způsobovat chlorózy nebo nekrózy (Chen & Chen 2007). Halofyty, které solné roztoky dokáží takto vylučovat, se nazývají krinohalofyté (Holubec 2005).



Podle Holubce (2005) lze halofytní rostliny rozdělit na tři skupiny podle toho, jak vysoké koncentrace solí snesou:

Dělení halofytů dle snášenlivosti solí:

- 1) Vysoká míra zasolení
  - koncentrace chloridů 0,3-0,4 %, koncentrace sulfátů 0,8-1,0 %
  - např. *Salicornia herbacea*, *Salsola crassa*
- 2) Nižší míra zasolení
  - koncentrace chloridů 0,2-0,3 %, koncentrace sulfátů 0,6-0,8 %
  - *Artemisia maritima*, *Limonium otolepis*, *Kochia hyssopifolia*
- 3) Malá míra zasolení
  - koncentrace chloridů 0,01-0,04 %, koncentrace sulfátů 0,15-0,3 %
  - *Centaurea picris*, *Lepidium latifolium*, *Atriplex tatarica*

### 3.4.2 Glykofytní rostliny

Rostliny náležící do této skupiny jsou na sůl naopak přecitlivělé (Yokoi et al. 2002). Solný stres výrazně snižuje jejich produktivitu, což je, vzhledem k tomu, že zemědělské plodiny jsou většinou právě glykofytní, nežádoucí.

Rostliny se musí při zvýšené koncentraci solí v půdě vyrovnat se dvěma hlavními stresy – osmotickým a iontovým. Osmotický stres přichází okamžitě, když naroste koncentrace solí v okolí kořenů, což vede k inhibici příjmu vody, expanzi buněk a vývoji laterálních pupenů. Iontový stres se projeví až později, když se toxické ionty nahromadí v rostlinách, zejména v listech. To vede ke zvýšené četnosti odumírání listů, chlorózám a nekrotám a také k poklesu esenciálních buněčných metabolismů včetně fotosyntézy (Horie et al. 2012).

## 4 Metodika

### 4.1 Pokusná rostlina

K pokusu byla použita šrucha zelná – *Portulaca oleracea* 'Green Purslane' z čeledi *Portulacaceae*. Jedná se o druh jednoleté listové zeleniny pěstované pro svůj obsah betakarotenu, vitamínu C a kyseliny listové. Rostlina prospívá na slunných a suchých stanovištích, v České republice ji lze často vidět jako plevel na vinicích. Šrucha dorůstá výšky 10-25 cm, přičemž její větvené, poléhavé, do červena zbarvené lodyhy mohou být dlouhé i 30 cm. Listy jsou malé, dužnaté, ploché a podlouhle obvejčité. Na konci léta kvete žlutými květy v úžlabí listů, ze kterých se tvoří tobolka obsahující černá semena.

### 4.2 Podmínky pokusu

Pokus byl založen v druhé polovině března 2018 (23.3.) v klimaboxu na Katedře botaniky a fyziologie rostlin na Fakultě agrobiologie a potravinových a přírodních zdrojů České zemědělské univerzity.

Pro výsev bylo použito 0,8 g semen šruchy a byl proveden do květináčů o objemu 1,5 l (13x13 cm) do univerzálního zahradního substrátu od firmy Hawita obsahujícího jíl, bílou a černou rašelinu a PG mix (práškové hnojivo s obsahem dusíku, draslíku a fosforu). Před vzejitím byly rostliny zalévány denně, po vyklíčení zhruba každý třetí den tak, aby bylo zajištěno, že substrát nikdy zcela nevyschne. Vzhledem k výsevu na široko se musel počet rostlin v jednotlivých květináčích asi po dvou týdnech od výsevu zredukovat na 5-7 rostlin na jeden květník. Po celou dobu pokusu nebyly rostliny hnojeny.

Pokus byl prováděn v kontrolovaných podmínkách: byla udržována stálá teplota 22 °C, relativní vzdušná vlhkost 60-70 %, světelný režim 12 hodin světlo, 12 hodin tma.

Rostliny byly v klimaboxu pěstovány dva měsíce, z čehož 25 dní byly zalévány pouze čistou vodou, ve zbytku uvedené doby na nich bylo prováděno měření a každé tři dny byly zalévány přesnými koncentracemi roztoků.

### 4.3 Průběh měření

Rostliny byly rozděleny do tří variant. Každá varianta byla v klimaboxu umístěna ve své vlastní vaně. První varianta byla kontrolní, čítala 17 květináčů a po celou dobu pokusu byla

zelována 100 ml destilované vody. Druhá varianta čítala 16 květináčů a byla zalévána 100 ml solného roztoku o koncentraci 100 mmol/l NaCl. Třetí varianta obsahovala 16 květináčů a byla zalévána 100 ml solného roztoku o koncentraci 300 mmol/l NaCl.

Všechny květináče byly zelovány každý třetí den.

Měření se uskutečnilo v termínu od 17.4.2018 do 24.5.2018. V tomto časovém úseku bylo provedeno celkem sedm měření. U každé varianty byly měřeny hodnoty stomatální vodivosti ( $g_s$ ), transpirace (E) a fotosyntézy ( $P_N$ ). Fyziologické parametry byly měřeny prvně po 25 dnech od výsevu rostlin.

#### 4.4 Měření výměny plynů

Byla měřena čistá fotosyntetická rychlost ( $P_N$ ;  $\mu\text{mol (CO}_2\text{). m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), rychlost transpirace (E;  $\text{mmol (H}_2\text{O). m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) a stomatální vodivost ( $g_s$ ;  $\text{mol. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) byly u každé varianty měřeny na třech rostlinách vždy na plně vyvinutém listu pomocí analyzátoru výměny plynů ADC LCpro+. Parametry byly měřeny pokaždé mezi 6.00 a 8.00, tzn. 3.-6. hodinu od začátku světelné periody. Pro ustálení podmínek uvnitř měřicí komory přístroje každé měření vzorku trvalo vždy cca 10 minut.

#### 4.5 Přístroj LCpro+

Pro pokus byl využit přístroj LCpro+ sloužící k měření a kontrole okolního prostředí listu umístěného v komoře a výpočet fotosyntetické aktivity listu. Je tvořen hlavní konzolou, která kontroluje koncentraci  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$  ve vzduchu vstupujícího do komory. Druhá část je listová komora, která je opatřena osvětlovací jednotkou. Z rozdílů množství  $\text{CO}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$  ve vzduchu vstupujícího do komory a vzduchu vystupujícího z komory jsou cca každých 20 vteřin vypočítávány asimilace a transpirace.

#### 4.6 Zpracování výsledků

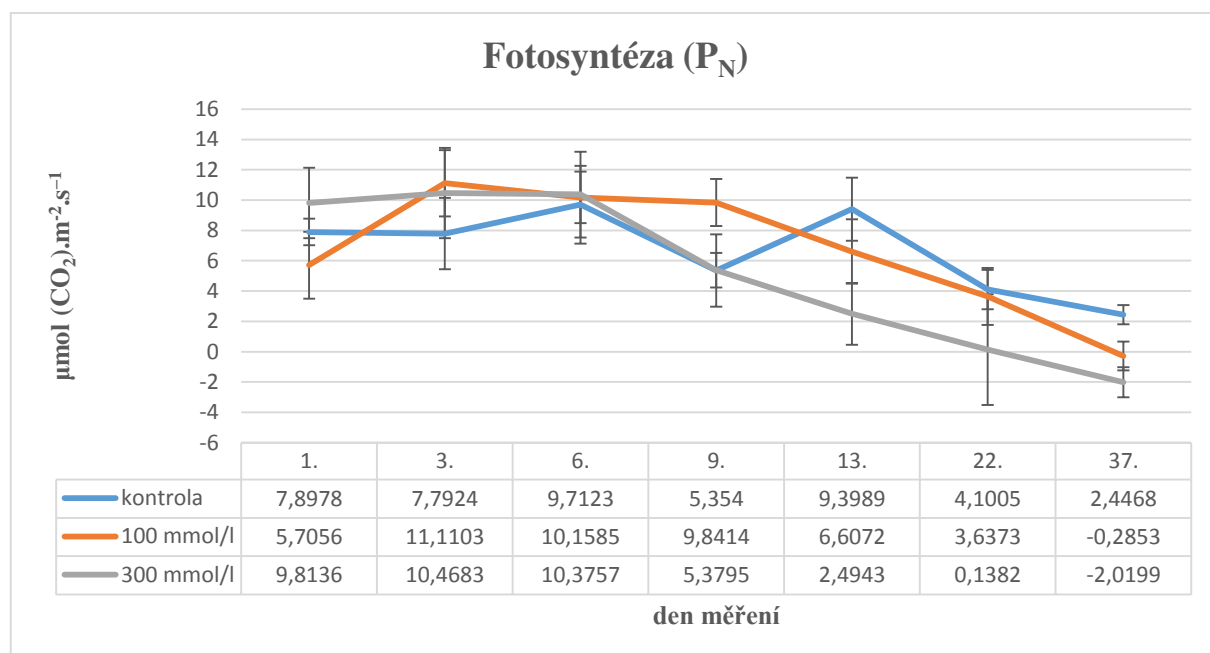
Výstupy z měření byly zaneseny do tabulek a grafů a byly rozděleny podle variant, konkrétních dat měření a měřených charakteristik. Následně byly charakteristiky zpracovány pomocí programu Excel. Z naměřených dat byly vypočteny u každé varianty a fyziologického parametru následující hodnoty: aritmetický průměr a směrodatná odchylka. Pro porovnání

závislostí rychlosti fotosyntézy a transpirace na stomatální vodivosti byl použit koeficient determinace.

## 5 Výsledky

### 5.1 Fotosyntéza

Z grafu č. 1 je patrný vliv zasolení na rychlost fotosyntézy. Celkově nejvyšší rychlost fotosyntézy byla naměřena u varianty zalévané roztokem soli o koncentraci 100 mmol/l, byla naměřena třetí den od začátku zasolování a činila  $11,11 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Naopak nejnižší hodnota byla změřena 37. den u koncentrace 300 mmol/l NaCl a činila  $-2,02 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .



Graf 1- Intenzita fotosyntézy v  $\mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  u šruchy zelné v průběhu pokusu, porovnání kontrolní a stresovaných variant

Kontrolní varianta (zalévána destilovanou vodou) měla nejvyšší rychlost fotosyntézy šestý den měření (a to  $9,71 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), což je, bude-li první hodnota pokusu brána jako 100 %, zvýšení oproti počáteční hodnotě o 22,97 %. Nejnižší hodnota byla zaznamenána 37., tedy poslední den měření ( $2,45 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Průměrná rychlost fotosyntézy během celého měření byla  $6,67 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Tato varianta, vzhledem ke střídavému poklesu a nárůstu rychlosti fotosyntézy, nevykazovala žádný trend.

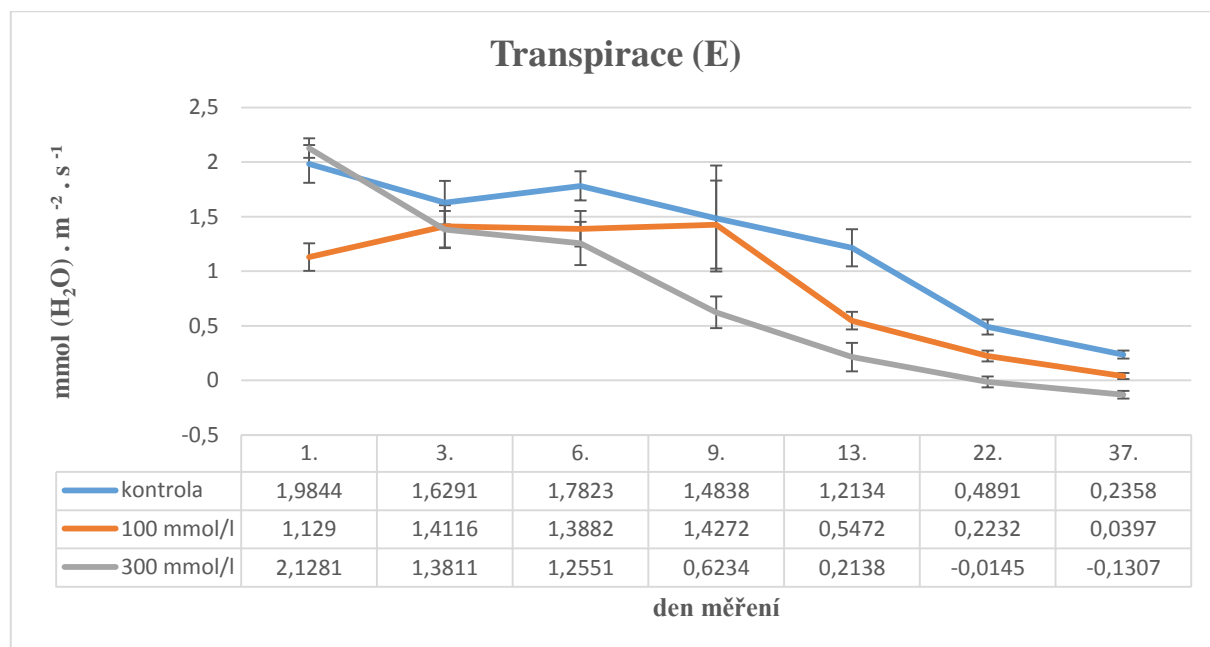
Varianta zalévaná 100 mmol/l vykazovala nejvyšší hodnotu třetí den od začátku měření-  $11,11 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (zvýšení oproti počáteční hodnotě u této koncentrace je o

94,73 %). Hodnota  $-0,29 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , která byla při této koncentraci nejmenší, byla naměřena 37. den pokusu. Průměrně dosahovala rychlost fotosyntézy hodnoty  $6,68 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , což byla nejvyšší průměrná hodnota ze všech variant. Pro zvýšení hodnot v první polovině pokusu nelze hovořit o žádném trendu.

U rostlin zalévaných koncentrací 300 mmol/l bylo nejvyšších hodnot dosaženo třetí den pokusu, kdy byla naměřena rychlost fotosyntézy  $10,47 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (zvýšení o 6,67 % při porovnání s hodnotou naměřenou první den měření), zatímco nejnižších hodnot bylo naměřeno poslední den měření, a to  $2,02 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Průměrná rychlost fotosyntézy byla u této skupiny rostlin  $5,24 \mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Stejně tak jako tomu bylo u předešlých variant, ani u této nelze říci, že by vykazovala trend poklesu nebo nárůstu.

## 5.2 Transpirace

Vliv zasolení na rychlost transpirace je patrný na grafu č. 2. Lze z něj vyčíst, že nejjintenzivněji transpirace probíhala první den měření u varianty zalévané 300 mmol/l ( $2,13 \text{ mmol} (\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) a naopak nejnižší intenzita (hodnota  $-0,13 \text{ mmol} (\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) byla naměřena poslední den pokusu u koncentrace 300 mmol/l NaCl.



Graf 2- Intenzita transpirace v  $\text{mmol} (\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  u šruchy zelné v průběhu pokusu, porovnání kontrolní a stresovaných variant

U kontrolní varianty byla nejvyšší hodnota zaznamenána první den měření ( $1,98 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) a nejnižší poslední den měření ( $0,24 \text{ mmol} (\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Průměrně

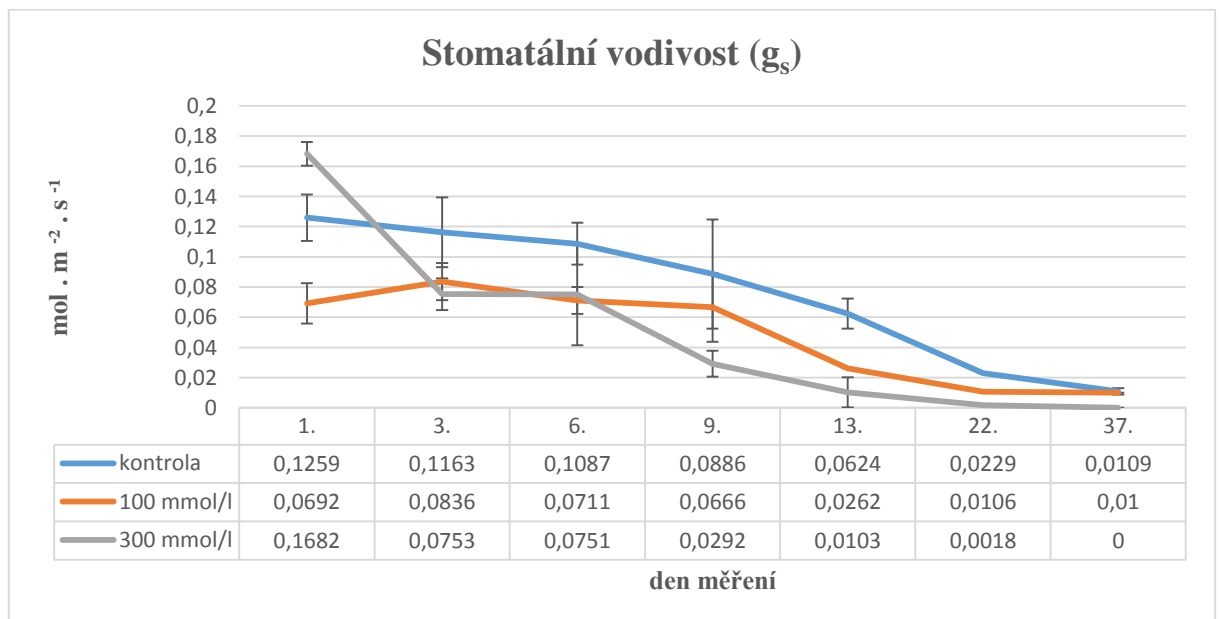
dosahovala rychlost transpirace  $1,26 \text{ mmol (H}_2\text{O). m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , což je nejvyšší průměrnou hodnotou ze všech tří variant. Po počátečním snížení intenzity transpirace byl šestý den zaznamenán mírný nárůst, takže nelze hovořit o vzestupném nebo sestupném trendu.

Při koncentraci  $100 \text{ mmol/l}$  byla naměřena nejvyšší hodnota devátý den od začátku měření, přičemž tato hodnota byla  $1,45 \text{ mmol (H}_2\text{O). m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (26,4 % nárůst v porovnání s prvním dnem měření). Minimální rychlosti transpirace bylo dosaženo 37. den, a to s hodnotou  $0,04 \text{ mmol (H}_2\text{O). m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Průměrná hodnota rychlosti transpirace byla  $0,88 \text{ mmol (CO}_2\text{). m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , přičemž ani zde se nedá říci, že by trend byl po celou dobu sestupný.

V případě varianty  $300 \text{ mmol/l}$  bylo nejvyšší hodnotou  $2,13 \text{ mmol (H}_2\text{O). m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , která byla naměřena v prvním dni měření. Nejmenší rychlost transpirace byla v tomto případě  $-0,13 \text{ mmol (H}_2\text{O). m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  a byla naměřena 37. den měření. Z dat plyne, že průměrná rychlost transpirace byla  $0,78 \text{ mmol (H}_2\text{O). m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , což je nejnižší průměrnou hodnotou ze všech variant. V tomto případě lze konstatovat, že trend je sestupný.

### 5.3 Stomatální vodivost

Graf 3 vyobrazuje, jak byla stomatální vodivost v průběhu času ovlivněna zasolením. Je patrné, že hodnota  $0,13 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , která byla naměřena první den u koncentrace  $300 \text{ mmol/l}$ , byla nejvyšší. Naopak nejnižší hodnoty bylo dosaženo 37. dne u stejné varianty ( $0 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).



Graf 3- Stomatální vodivost v  $\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  u šručky zelné v průběhu pokusu, porovnání kontrolní a stresovaných variant

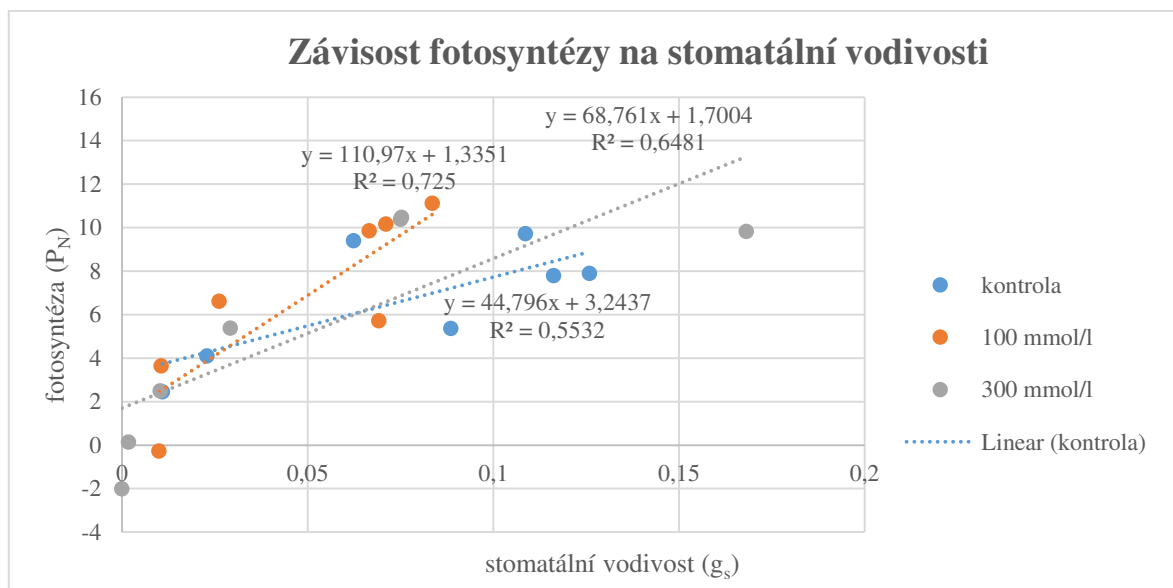
Kontrola začínala na hodnotě  $0,13 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , což byla zároveň i nejvyšší zaznamenaná hodnota nejen u této varianty. Postupem času klesla až na  $0,01 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Průměrná hodnota dosahovala  $0,08 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  a jednalo se trend poklesu.

Rostliny zalévané koncentrací  $100 \text{ mmol/l}$  dosáhly nejvyšší hodnoty stomatální vodivosti ve třetí den měření ( $0,084 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), což je nárůst o  $20,8 \%$ . Hodnota  $0,01 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  byla nejnižší a byla naměřena poslední den měření pokusu. Průměrná hodnota stomatální vodivosti byla v tomto případě  $0,048 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . V průběhu prvních devíti dnů měření hodnoty střídavě klesaly a stoupaly, po devátém dni až do konce pouze klesaly.

Varianta, která byla solí stresována nejvíce, dosáhla maximální hodnoty v prvním dni měření. Ta byla  $0,17 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Minimální hodnota byla naměřena 37. den pokusu a dosáhla  $0 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .  $0,05 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  vyjadřuje průměrnou hodnotu stomatální vodivosti. Po celou dobu měření hodnoty u této varianty klesaly, tudíž lze hovořit o sestupném trendu.

## 5.4 Závislost fotosyntézy na stomatální vodivosti

Graf 4 znázorňuje, v jaké míře je fotosyntéza ( $P_N$ ) závislá na stomatální vodivosti ( $g_s$ ). U kontrolní varianty byla hodnota  $R^2=0,55$  což vyjadřuje, že  $P_N$  je z  $55 \%$  závislá na  $g_s$ . Hodnota  $R^2=0,73$  vyjadřuje, že u koncentrace  $100 \text{ mmol/l NaCl}$  byla fotosyntéza na stomatální vodivosti závislá ze  $73 \%$ . U koncentrace  $300 \text{ mmol/l NaCl}$  tato závislost činila  $65 \%$ . V tomto případě se jedná o středně těsnou závislost.

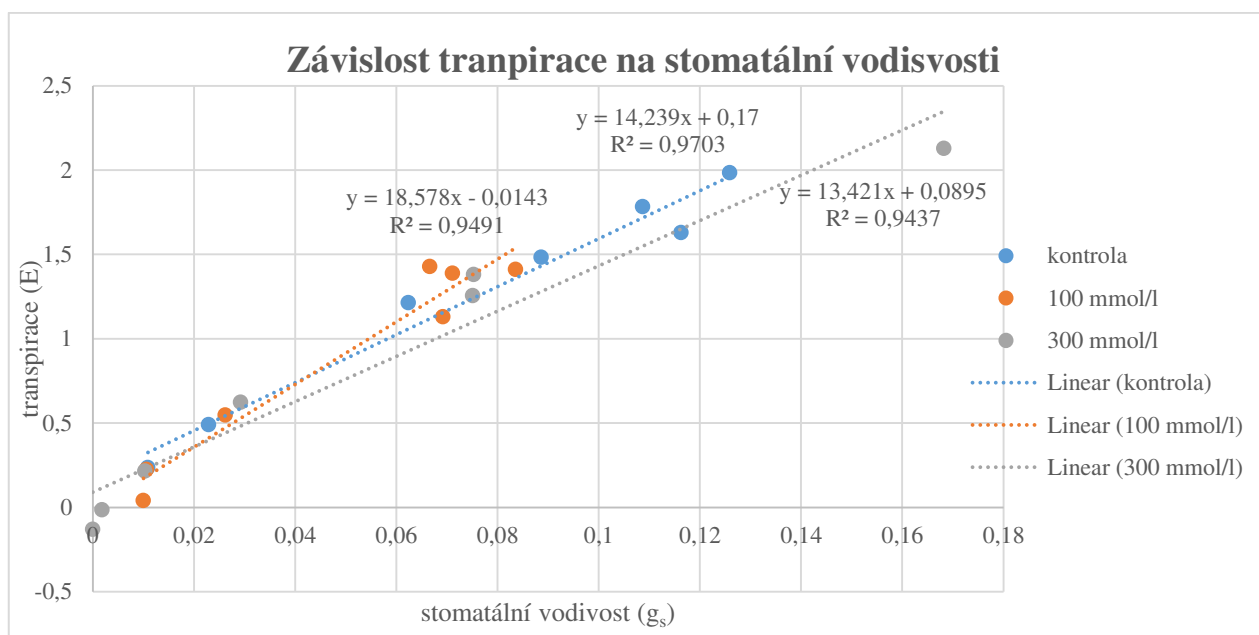


Graf 4- Míra závislosti fotosyntézy na stomatální vodivosti



## 5.5 Závislost transpirace na stomatální vodivosti

Míru závislosti transpirace na stomatální vodivosti ukazuje graf číslo 5. Lze z něj vyčíst, že hodnota  $R^2$  se pohybovala v rozmezí 0,94-0,97. U koncentrace 300 mmol/l NaCl byla změřena v tomto případě nejnižší závislost a to 94 % a naopak u nulové koncentrace NaCl byla zjištěna nejvyšší závislost- 97 %. Tyto hodnoty vyjadřují těsnou závislost.



Graf 5- Míra závislosti transpirace na stomatální vodivosti

## 6 Diskuze

Odhaduje se, že 0,6 % světové půdy a 30 % světových zavlažovaných oblastí již trpí problémy se slaností. Rozšíření zemědělství v polosuchých a vyprahlých oblastech s využitím intenzivního zavlažování zvýší sekundární salinizaci v důsledku změn hydrologické rovnováhy půdy mezi aplikovanou vodou (zavlažování nebo srážky) a vodou užitou plodinami (transpirace) (Chaves et al. 2009).

Hlavními faktory, které jsou zodpovědné za zasolení pozemků jsou: špatná kvalita závlahové vody, přebytečné množství používaných hnojiv a špatné odvodnění některých půd. Z toho důvodu klesají výnosy plodin a není možné pěstovat plodiny, které jsou na obsah soli v půdě citlivé (Teixeira & Carvalho 2009).

Slanost může inhibovat růst rostlin v důsledku různých faktorů, včetně iontové toxicity, poškození minerální výživy a změn ve vodních poměrech. Míra, do které každý z těchto faktorů může ovlivnit růst, závisí na genotypu rostliny a na podmínkách prostředí (Araújo et al. 2006). Chaves et al. (2009) tvrdí, že negativní účinky zasolení na fotosyntézu, stomatální vodivost, difuzi CO<sub>2</sub> do chloroplastů aj. se liší dle intenzity a délky trvání stresu, stáří listů (u starších listů se hromadí vyšší množství soli než u mladších) a mimo jiné i rostlinného druhu.

Současné poznatky o fyziologických omezeních fotosyntetického zotavení po různých intenzitách solného stresu jsou stále vzácné. Pochopení toho, jak rostliny reagují na sucho, sůl a koexistující napětí, může hrát významnou úlohu při stabilizaci plodin v podmínkách sucha a slaného prostředí a při ochraně přirozené vegetace (Chaves et al. 2009).

Řada studií se shoduje, že zasolení snižuje rychlost čisté fotosyntézy, transpiraci i stomatální vodivost u mnoha rostlinných druhů (Marler & Zozor 1996, Tezara et al. 2002; Gibberd et al. 2002, Burman et al. 2003). Tolerance k zasolení tedy souvisí se zachováním těchto fyziologických parametrů (Lakshmi et al. 1996).

### 6.1 Halofytní a glykofytní druhy

Rostliny odolné vůči soli se liší od neodolných tím, že mají nízkou rychlost přenosu Na<sup>+</sup> a Cl<sup>-</sup> iontů do listů a mají schopnost rozdělit tyto ionty do vakuol tak, aby se zabránilo jejich vstřebávání do cytoplazmy nebo stěn buněk (Munns 2002).

Srovnání iontových toků mezi membránami mezi halofyty a glykofyty často demonstruje nižší příjem sodíku pro halofyty. Avšak zřejmým problémem ve srovnání je vysoká variabilita transportu iontů mezi druhy rostlin. Pro dosažení srovnatelných hodnot je proto žádoucí

porovnávat mezi sebou podobné rostliny. U pokusu týkajícího se iontových toků porovnávacího glykofytní rostlinu *Arabidopsis thaliana* a halofytní rostlinu *Thellungiella halophila* (které mají podobný genom a morfologii) bylo zjištěno, že halofytní druh má nižší tok  $\text{Na}^+$  iontů a vyšší selektivitu  $\text{K}^+$  iontů v kořenech. Ty samé výsledky ukázaly pokusy na *Melilotus indicus* (halofyt) a *Medicago intretexa* (glykofyt) (Volkov 2015).

Greenway & Munns (1980) tvrdí, že ve většině plodin bylo zjištěno, že tolerance k soli je spojena s akumulací pouze nízkého množství jak  $\text{Na}^+$ , tak  $\text{Cl}^-$  ve výhonech. Tak například mechanismus vylučování iontů byl pokusem prováděným Jones et al. (1984) prokázán u dvou druhů *Agropyron*. *A. junceum* bylo více odolné vůči soli než *A. intermedium*, a vysoká tolerance soli u první zmiňované rostliny byla spojena s účinným vyloučením jak  $\text{Na}^+$ , tak  $\text{Cl}^-$ . V polním experimentu prováděném na půdách přirozeně zasažených solemi se čtyřmi druhy rostlin rodu *Brassica* (relativně tolerantní soli: *B. napus* a *B. carinata*; citlivé na sůl: *B. campestris* a *B. juncea*), bylo prokázáno úzké spojení mezi stupněm tolerance a schopností soli vyloučit ( $\text{Na}^+$  i  $\text{Cl}^-$ ) (Haq et al. 2002).

Platnost mechanismu vylučování iontů byla však zpochybněna Ashraf et al. (1994) s ohledem na protichůdné výsledky uváděné u různých druhů. Například Van Steveninck et al. (1982) zjistili, že k soli tolerantní druh *Lupinus luteus* nahromadil ve výhonech více  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$  než k soli citlivý druh *L. angustifolius*. Tyto rozdíly v akumulaci iontů dokonce lze pozorovat u jednoho druhu. Hajibagheri et al. (1987) zjistili, že koncentrace iontů se mezi kultivary kukuřice lišila jen nepatrně.

Měření obsahu iontů jako takové tedy slouží pouze s plným pochopením mechanismu iontové odezvy určitého druhu (Ashraf 2004).

Ač je bezprostřední reakcí rostliny na nadbytek soli v půdě snížení rychlosti růstu listů, což vede k poklesu hmotnosti nadzemní i podzemní části v čerstvém i suchém stavu, u rostliny *Salicornia rubra* hmotnost čerstvých listů i sušiny vzrůstá společně se zvýšením zasolení až na 200 mmol/l (Munns & Tester 2008).

Moons et al. (1995) uvádějí rozdíl v růstu kořenů a listů u jedné k soli náchylné odrůdě a dvěma k soli tolerantním odrůdám rýže, kdy byly vystaveny po dobu 10 dní koncentraci 50 mmol/l NaCl. Důležité je, že nebyly pozorovány žádné viditelné příznaky stresu (včetně stárnutí listů způsobené solí).

## 6.2 *Portulaca oleracea*

*Portulaca oleracea* je rostlina C4; při nedostatku vody však může změnit svůj metabolismus fixace uhlíku na metabolismus CAM rostlin. Zatímco posun C3 – CAM je dobře znám, přechod C4 – CAM byl popsán pouze u rodu *Portulaca* (D'Andrea et al. 2014). Přechod mezi C3 a CAM fotosyntézou je známý například u druhu *Mesembryanthemum crystallinum* (Lara et al. 2004). Tato změna umožňuje rostlině snížit ztrátu vody tím, že otevírá stomata v noci, čímž snižuje ztrátu vody transpirací při podmínkách solného stresu. Existuje také posun od C3 k C4 fotosyntéze, a to u rostlin odolných k solím, jakou je například *Atriplex lentiformis* (Parida & Das 2005). Šrucha je ale jediným rodem spadajícím do C4 rostlin, o kterém je známo, že vykazuje CAM metabolismus (Lara et al. 2004). Tato skutečnost vysvětluje záporné hodnoty rychlosti fotosyntézy naměřené při pokusu k této diplomové práci (37. den pokusu, koncentrace 100 a 300 mmol/l NaCl). CAM (Crassulean Acid Metabolism) je klíčová adaptace fotosyntetické fixace uhlíku na omezenou dostupnost vody. Je charakterizován fixací CO<sub>2</sub> v noci, kdy je snižovaná transpirace, což obecně vede k lepší účinnosti využití vody (Cushman & Borland 2002).

Šrucha je podle Gonnella et al. (2010) a též Teixeira & Carvalho (2009) hodnocena jako středně tolerantní k zasolení s prahovou hodnotou 6,3 dS m<sup>-1</sup> (cca 63 mmol NaCl /l). Při hodnotách 6,8 dS m<sup>-1</sup> již bylo pozorováno snížení výnosů. Polovičního výtěžku dosáhne šrucha ještě tehdy, když je elektrická vodivost nasyceného půdního extraktu 11,5 dS m<sup>-1</sup>. V jiné studii bylo popsáno, že při elektrické vodivosti půdního roztoku 24,2 dS m<sup>-1</sup> byly výtěžky sníženy pouze o 30 % (Teixeira & Carvalho 2009). Ve své práci uvádí Mořková et al. (2013), že elektrická vodivost půdního roztoku 1 dS m<sup>-1</sup> se rovná zhruba 10 mmol/l NaCl.

Dle Grieve & Suarez (1997) začíná být šrucha, vzhledem ke své schopnosti akumulovat soli, používána jako rostlina vysazovaná na zasolené půdy. Jak ukázal pokus Hamidov et al. (2007), *Portulaca oleracea* dokázala akumulovat až 497 kg solí z hektaru. *P. oleracea* by mohla být užitečná také ke zvýšení výtěžku hlavní plodiny. Graifenberg et al. (2003) provedli pokus ze kterého vyplynulo, že pokud byla pod plodinou-rajčaty vysazena šrucha, koncentrace Na<sup>+</sup> v listech rajčat byla snížena o 36 % a výnos plodů vzrostl o 33 %. Rostliny rajčat mohly vynakládat více energie na vývoj plodů místo aby vytvářely mechanismy tolerance k soli.

### 6.3 Vliv zasolení na fotosyntézu

I přes nepřeberné množství studií o tom, že zasolení snižuje intenzitu fotosyntézy (Chaudhuri & Choudhuri 1997; AliDinar et al. 1999; Romeroaranda et al. 2001; Kao et al. 2001) existují též studie o tom, že fotosyntéza není vyšším obsahem solí v půdě nijak zpomalena, ale je dokonce mírnými koncentracemi solí stimulována (Rajesh et al. 1998; Kurban et al. 1999). Tyto studie z části potvrzují druhou stanovenou hypotézu k této práci a totiž že u halofytních rostlin nižší koncentrace solných iontů v půdě neovlivní fyziologické procesy. V tomto případě tomu tak bylo pouze u rychlosti fotosyntézy a pouze při krátkém trvání vystavení stresovému prostředí.

Existuje mnoho studií, ve kterých není patrná žádná nebo jen malá asociace mezi růstem rostlin a fotosyntetickou kapacitou [např. *Hibiscus cannabinus* (Curtis & Läuchli 1986), *Hordeum vulgare* (Rawson et al. 1988), *Trifolium repens* (Rogers & Noble 1992), *Olea europea* (Loreto et al. 2003)]. Naopak pozitivní asociace mezi fotosyntézou a výtěžkem biomasy za podmínek solného stresu byla zjištěna u jiných plodin, např. *Zea mays* (Crosbie & Pearce 1982), *Spinacia oleracea* (Robinson et al. 1983), *Phaseolus vulgaris* (Seemann & Critchley 1985), *Asparagus officinalis* (Faville et al. 1999). U některých jiných druhů, jako je cukrová řepa a lilek, se rychlost fotosyntézy při mírných hladinách salinity dokonce zvýšila (Heuer & Plaut 1981). U rostliny *Alhagi pseudalhagi* je rychlost asimilace CO<sub>2</sub> při mírném zasolení (50 mmol/l) vyšší. Při koncentraci 100 mmol/l není asimilace nijak ovlivněna (Parida & Das 2005).

V případě našeho pokusu výsledky ukazují, že při pěstování šruchy při koncentracích 100 mmol/l NaCl nastalo oproti kontrole zvýšení rychlosti čisté fotosyntézy. Do 13. dne pokusu byly hodnoty vyšší než u kontrolní varianty. Stejně tomu bylo u koncentrace 300 mmol/l NaCl, ovšem 13. den pokusu již hodnoty oproti dalším dvěma zkoumaným variantám výrazně klesly. Z těchto výsledků lze soudit, že střední až vysoké koncentrace NaCl v půdním roztoku mají, alespoň při ne příliš dlouhé expozici, na rychlost fotosyntézy u šruchy pozitivní dopad.

Na základě proměnlivého vztahu rychlosti fotosyntézy s tolerancí soli u různých druhů rostlin se dospělo k závěru, že rychlost fotosyntézy je užitečná pouze jako výběrové kritérium pro toleranci solí u těch druhů, u nichž existuje úzký vztah mezi fotosyntézou a růstem v podmínkách solného stresu (Ashraf 2004).

## 6.4 Vliv zasolení na transpiraci a stomatální vodivost

Sharma & Gupta (2005) zkoumali dvě odrůdy *Triticum aestivum*, jednu k soli tolerantní a druhou citlivou. Byl zkoumán vliv zasolení při koncentracích 4, 6 a 8 dS m<sup>-1</sup>. U obou variant se, oproti kontrolní, snižovaly hodnoty transpirace i stomatální vodivosti v závislosti na tom, v jaké koncentraci byly rostliny pěstovány. Snížení všech fyziologických parametrů bylo výraznější u odrůdy citlivé, o něco nižší u odrůdy odolné k solím. Stejných výsledků bylo dosaženo i při tomto pokusu, kdy byly hodnoty transpirace i stomatální vodivosti při koncentracích 100 i 300 mmol/l NaCl nižší než u kontrolní varianty. To potvrzuje první stanovenou hypotézu (že zasolení ovlivňuje fyziologické parametry). Při pokusu Stepień & Kłbus (2006) s okurkou, jejíž rostliny byly vystaveny po 14 dní koncentracím NaCl 0, 50 a 10 mmol/l, bylo zaznamenáno výrazné snížení transpirace i stomatální vodivosti u všech variant. Sousa et al. (2018) se při pokusu zasolování melounů různými koncentracemi (0,3; 1,3; 2,3; 3,3 a 4,3 dS m<sup>-1</sup>) NaCl též shodli, že při zvyšující se salinitě klesá transpirace i stomatální vodivost ve snaze zabránit nadměrné dehydrataci rostlin.

Chaves et al. (2009) tvrdí, že pokles stomatální vodivosti při mírném stresu má pro rostlinu ochranný účinek. Umožňuje tím rostlinám šetřit s v nich obsaženou vodou a zlepšovat její účinnost. Pokles stomatální vodivosti při našem pokusu se šruchou lze připisat právě snaze rostliny snížit výpar z listů a tím zlepšit hospodaření s (díky osmotickému účinku zasolení) nedostatkovou vodou. Osmotický účinek slanosti půdního roztoku způsobuje značnou akumulaci kyseliny abscisové (ABA) a to hlavně v buňkách stomat, což vede k jejich částečnému uzavření, což může způsobit snížení stomatální vodivosti (Ashraf & Harris 2013), koncentraci mezibuněčného CO<sub>2</sub>, obsah chlorofylu a aktivitu přípravku Rubisco (Munns et al. 1982).

Stepień & Johnson (2008) provedli pokus, kdy vystavili tolerantní rostlinu *Thellungiella halophila* a jí příbuznou glykofytní rostlinu *Arabidopsis thaliana* různými koncentracím solí. *A. thaliana* reagovala na přítomnost solí velice rychle uzavřením stomat. Tento pokles stomatální vodivosti byl doprovázen obdobným poklesem asimilace CO<sub>2</sub>. U *T. halophila* nebylo takto rapidní uzavření stomat pozorováno dokonce ani při vystavení koncentraci 500 mmol/l NaCl. Až na konci experimentu (po 14 dnech) byl pozorován mírný pokles stomatální vodivosti, což mělo za následek pouze mírný pokles rychlosti fotosyntézy. Co se týče fotosyntézy, ani nejvyšší použitá koncentrace soli (500 mmol/l) nepředstavovala významný stres a stomatální vodivost nebyla výrazně ovlivněna.

Několik výzkumníků navrhlo použití stomatální vodivosti ( $g_s$ ) jako indikátor k posouzení omezení fotosyntézy v prostředí s nízkým obsahem vody (Ashraf & Harris 2013).

V našem pokusu bylo zjištěno, že míra závislosti fotosyntézy na stomatální vodivosti je  $R^2=0,55$  u kontrolní varianty,  $R^2=0,73$  u koncentrace 100 mmol/l a  $R^2=0,65$  u 300 mmol/l. Znamená to, že fotosyntéza je na stomatální vodivosti závislá z 55, respektive 73, respektive 65 %. Klamkowski & Treder (2006) se ve svém pokusu týkajícím se vlivu nedostatku vody na jahodníku dobrali podobných výsledků v závislosti fotosyntézy na stomatální vodivosti, a to že závislost je těsná ( $R^2=0,92$ ). Těsnější závislost lze vysvětlit nehalofytním charakterem jahodníku.

## 7 Závěr

V pokusu zaměřeném na vliv různých koncentrací solí v půdním roztoku (koncentrace 0, 100 a 300 mmol/l NaCl) na rychlost fotosyntézy, transpiraci a stomatální vodivost bylo pozorováno, že (ač je šruha dle mnoha zdrojů klasifikována jako halofytní rostlina – odolná k určité míře zasolení), naměřené hodnoty transpirace a stomatální vodivosti byly u stresovaných variant nižší než u kontrolní. Jinak tomu ovšem bylo u naměřených hodnot rychlosti fotosyntézy, kdy bylo u variant 100 a 300 mmol/l NaCl pozorováno, že v prvních devíti dnech pokusu byly tyto hodnoty vyšší než u kontroly. Z toho lze usoudit, že pozorované rostlině střední ani vyšší koncentrace NaCl v půdě nevadí, ovšem jen po určitou dobu.

- Průměrně byla rychlost fotosyntézy prvních devět dní pokusu vyšší u stresovaných variant, než u varianty kontrolní (kontrola  $P_N=7,69 \mu\text{mol (CO}_2\text{)}. \text{m}^{-2}. \text{s}^{-1}$ ; koncentrace 100 a 300 mmol/l  $P_N=9,2$  a  $9,01 \mu\text{mol (CO}_2\text{)}. \text{m}^{-2}. \text{s}^{-1}$ ).
- Transpirace byla stresovými podmínkami ovlivněna negativně již od počátku pokusu.
- Průměrné hodnoty transpirace u stresu vystavených variant byly (u 100 mmol/l)  $0,88 \text{ mmol (H}_2\text{O)}. \text{m}^{-2}. \text{s}^{-1}$ , a (u koncentrace 300 mmol)  $0,46 \text{ mmol (H}_2\text{O)}. \text{m}^{-2}. \text{s}^{-1}$ . U kontrolní varianty to bylo  $1,26 \text{ mmol (H}_2\text{O)}. \text{m}^{-2}. \text{s}^{-1}$ .
- Stomatální vodivost byla salinitou též negativně ovlivněna a hodnoty u kontrolní varianty byly vyšší než u variant stresovaných.
- Stomatální vodivost při koncentraci 0 mmol/l měla průměrně hodnotu  $0,077 \text{ mol. m}^{-2}. \text{s}^{-1}$ , při koncentraci 100 mmol/l to bylo  $0,049 \text{ mol. m}^{-2}. \text{s}^{-1}$  a konečně u nejstresovanějších rostlin to bylo  $0,051 \text{ mol. m}^{-2}. \text{s}^{-1}$ .

Jelikož je celosvětově stále více oblastí postiženo vysokým množstvím solných iontů v půdě, je nutné hledat alternativní plodiny, které lze na takových půdách pěstovat. Šruha má, vzhledem ke své schopnosti akumulovat v sobě soli, velký potenciál i jako plodina, která zajistí „odsolování“ půd.



## 8 Literatura

- Ali-Dinar HM, Ebert G, Lüdders P. 1999 Growth, Chlorophyll Content, Photosynthesis and Water Relations in Guava (*Psidium guajava* L.) Under Salinity and Different Nitrogen Supply. *Gartenbauwissenschaft* **64**:54-59.
- Araújo SAM, Silveira JAG, Almeida TD, Rocha IMA, Morais DL, Viégas RA. 2006. Salinity tolerance of halophyte *Atriplex nummularia* L. grown under increasing NaCl levels. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* **10**:848-854.
- Ashraf M, Harris PJC. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica* **51**:163-190.
- Ashraf M. 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora* **199**:361–376.
- Ashraf M, Zafar ZU, Tufail M. 1994. Intra- specific variation for salt tolerance in a potential oil- seed crop, brown mustard (*Brassica juncea* (L.) Czern. and Coss.). *Archives of Agronomy and Soil Science* **38**:449-458.
- Aslam R, Bostan N, Amen N, Maria M, Safdar W. 2011. A critical review on halophytes: Salt tolerant plants. *Journal of Medicinal Plants Research* **5**:7108-7118
- Bláha L, Hnilička F. 2011. Aktuální kapitoly z fyziologie rostlin a zemědělského výzkumu. Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha.
- Burman U, Garg BK, Kathju S. 2003. Water relations, photosynthesis and nitrogen metabolism of Indian mustard (*Brassica juncea* Czern & Coss) grown under salt and water stress. *Journal of Plant Biology* **30**:55-60
- Crosbie TM, Pearce RB. 1982. Effects of Recurrent Phenotypic Selection for High and Low Photosynthesis on Agronomic Traits in Two Maize Populations1. *Crop Science* **22**:809-813
- Curtis PS, Lauchli A. 1986. The Role of Leaf Area Development and Photosynthetic Capacity in Determining Growth of Kenaf under Moderate Salt Stress. *Functional Plant Biology* **13**:553-565.
- Cushman JC, Borland AM. 2005. Induction of Crassulacean acid metabolism by water limitation. *Plant, Cell & Environment* **25**: 295-310.
- Dagar JC. 2005. Ecology, Management and Utilization of Halophytes. *Bulletin of the National Institute of Ecology* **15**:81-97.

- D'andrea RA, Andreo CS, Lara MV. 2014. Deciphering the mechanisms involved in *Portulaca oleracea* (C 4) response to drought: metabolic changes including crassulacean acid-like metabolism induction and reversal upon re watering. *Physiologia Plantarum* **152**:414-430.
- Faville MJ, Silvester WB, Green ATG, Jermyn WA. 1999. Photosynthetic Characteristics of Three Asparagus Cultivars Differing in Yield. *Crop Science* **39**:1070-1077
- Forbes JC, Watson RD. 1992. *Plants in agriculture*. Cambridge University Press. New York, NY, USA.
- Gibberd MR, Turner NC, Storey R. 2002. Influence of Saline Irrigation on Growth, Ion Accumulation and Partitioning, and Leaf Gas Exchange of Carrot (*Daucus carota* L.). *Annals of Botany* **90**:715-724
- Gonnella M, Charfeddine M, Conversa G, Santamaria P. 2010. Purslane: A Review of its Potential for Health and Agricultural Aspects. *The European Journal of Plant Science and Biotechnology* **4**:131-136.
- Greifenberg A, Botrini L, Giustiniani L, Filippi F, Curadi M. 2003. Tomato growing in saline conditions with biodesalinating plants: *Salsola soda* L., and *Portulaca oleracea* L. *Acta horticulturae* **609**:301-305.
- Greenway H, Munns R. 1980. Mechanisms of Salt Tolerance in Nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology* **31**:149-190.
- Grieve CM, Suarez DL. 1997. Purslane (*Portulaca oleracea* L.): A halophytic crop for drainage water reuse systems. *Plant and Soil* **192**:277-283.
- Hajibagheri MA, Harvey DMR, Flowers TJ. 1987. Quantitative Ion Distribution within Root Cells of Salt-Sensitive and Salt-Tolerant Maize Varieties. *The New Phytologist* **105**:367-379.
- Hamidov A, Beltrao J, Costa C, Khaydarova V, Sharipova S. 2007. Environmentally Useful Technique - *Portulaca Oleracea* Golden Purslane as a Salt Removal Species. *WSEAS Transactions on Environment and Development* **3**:117-122.
- Haq MA, Javaid A, Hussain M. 2002. Effect of Soil Salinity on the Concentration of Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> in the Leaf Sap of the Four Brassica species. *International Journal of Agriculture & Biology* **4**:385-388.
- Hniličková H, Hnilička F, Martinková J, Kraus K. 2017. Effects of salt stress on water status, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of rocket. *Plant, Soil and Environment* **63**:362-367.

- Heuer B, Plaut Z. 1981. Carbon dioxide fixation of isolated chloroplasts and intact sugar beet plants grown under saline conditions. *Annals of Botany* **48**:261–268.
- Hnilička F, Středa T. 2016. Rostliny v podmínkách stresu - abiotické stresory. Česká zemědělská univerzita v Praze. Praha.
- Holubec V. 2005. Stres a adaptace rostlin k vysoké koncentraci solí. Pages 355-359 in Bláha L, editor. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.
- Horie T, Karahara I, Katsuhara M. 2012. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants. *Rice* **5**. DOI: 10.1186/1939-8433-5-11
- Chaudhuri K, Choudhuri MA. 1997. Effect of short-term NaCl stress on water relations and gas exchange of two jute species. *Biologica Plantarum* **40**:373–380.
- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* **103**:551-560.
- Chen Ch.-Ch, Chen YR. 2007. Study on laminar hydathodes of *Ficus formosana* (*Moraceae*) III. Salt injury of guttation on hydathodes. *Botanical Studies* **48**:215-226.
- Chinnusamy V, Jagendorf A, Zhu JK. 2005. Understanding and Improving Salt Tolerance in Plants. *Crop Science* **45**:437-448.
- Jones WRG, Gorham J, McDonnell E. 1984. Organic and inorganic solute contents as selection criteria for salt tolerance in the Triticeae. Pages 189-203 in Staples R, Toennissen GH, editors. Salinity tolerance in plants: Strategies for crop improvement. Wiley. New York.
- Kafi M, Rahimi Z. 2011. Effect of salinity and silicon on root characteristics, growth, water status, proline content and ion accumulation of purslane (*Portulaca oleracea* L.). *Soil Science and Plant Nutrition* **57**:341-347.
- Kao WY, Tsai HC, Tsai TT. 2001. Effect of NaCl and nitrogen availability on growth and photosynthesis of seedlings of a mangrove species, *Kandelia candel* (L.) Druce. *J. Plant Physiol* **158**:841–846.
- Klamkowski K, Treder W. 2006. Morphological and Physiological Responses of Strawberry Plants to Water Stress. *Agriculturae Conspectus Scientificus* **71**:159-165.
- Klem K. 2006. Využití fluorescence chlorofylu v rostlinolékařství. *Rostlinolékař* **17**:23-25.
- Kočová M, Holá D, Rothová O, Kholová J. 2004. Vliv nadměrného zaplavení na fotosyntetické a růstové charakteristiky inbrední a hybridní kukuřice. Pages 66-71 in Bláha L, editor. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.

- Kůdela V. 2013. Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění. Academia, Praha.
- Kudo N, Sugino T, Oka M, Fujiyama H. 2010. Sodium tolerance of plants in relation to ionic balance and the absorption ability of microelements. *Soil Science and Plant Nutrition* **56**:225-233.
- Kurban H, Saneoka H, Nehira K, Adilla R, Premachandra GS, Fujita K. 1999. Effect of salinity on growth, photosynthesis and mineral composition in leguminous plant *Alhagi pseudoalhagi* (Bieb.). *Soil Sci. Plant Nutr* **45**:851–862.
- Kutílek M. 2012. Půda planety Země. Dokořán, Praha.
- Lakshmi A, Sunkar R, Veeranjanyulu K, Sudhakar C. 1996. Effect of NaCl on photosynthesis parameters in two cultivars of mulberry. *Photosynthetica* **32**:285-289.
- Lara MV, Drincovich MF, Andreo CS. 2004. Induction of a Crassulacean Acid-like Metabolism in the C4 Succulent Plant, *Portulaca oleracea* L.: Study of Enzymes Involved in Carbon Fixation and Carbohydrate Metabolism. *Plant Cell Physiology* **45**:618-626.
- Larcher W. 1988. Fyziologická ekologie rostlin. Academia, Praha.
- Loreto F, Centritto M, Chartzoulakis K. 2003. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress. *Plant, Cell and Environment* **26**:595-601.
- Marler TE, Zozor Y. 1996. Salinity Influences Photosynthetic Characteristics, Water Relations, and Foliar Mineral Composition of *Annona squamosa* L. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **121**:243–248.
- Masarovičová E, Kráľová K, Peško M. 2009. Fotosyntetická aktivita repky olejky – aktuálny stav a perspektívne zmeny. Pages 40-48 in Bláha L editor. Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.
- Moons A, Bauw G, Van Montagu M, Van Der Straeten D. 1995. Molecular and physiological responses to abscisic acid and salts in roots of salt-sensitive and salt-tolerant Indica rice varieties. *Plant Physiology* **107**:177-186.
- Mot'ková K, Podlipná R, Vaněk T, Kafka Z. 2014. Halofytní rostliny a jejich možné využití ve fytořemediacích. *Chemické listy* **108**:586-591.
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* **25**:239-250.
- Munns R, Greenway H, Delane R, Gibbs J. 1982. Ion Concentration and Carbohydrate Status of the Elongating Leaf Tissue *Hordeum vulgare* Growing at High External NaCl: II. Cause of the growth reduction. *Journal of Experimental Botany* **33**:574-583.

- Munns R, Tester M. 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology* **59**:651-681.
- Munns R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* **167**:645-663.
- Nátr L. 2007. Fotosyntéza v chloroplastech listů révy vinné: nepostřehnutelný vznik hroznů. *Vinařský obzor* **100**:478-481.
- Parida AK, Das AB. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **60**:324-349.
- Pauková Ž, Jureková Z. 2018. Diverzita prieduchov dvoch taxónov trvácich bioenergetických tráv. Pages 173-177 in Bláha L editor. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin*. Česká zemědělská univerzita, Praha.
- Radyukina NL, Kartashov AV, Ivanov YV, Shevyakova NI, Kuznetsov VV. 2007. Functioning of Defense Systems in Halophytes and Glycophytes under Progressing Salinity. *Russian Journal of Plant Physiology* **54**:806-815
- Rajesh A, Arumugam R, Venkatesalu V. 1998. Growth and photosynthetic characteristics of *Ceriops roxburghiana* under NaCl stress. *Photosynthetica* **35**:285-287.
- Rawson HM, Richards RA, Munns R. 1988. An examination of selection criteria for salt tolerance in wheat, barley and triticale genotypes. *Australian Journal of Agricultural Research* **39**:759 - 772
- Robinson SP, Downton WJS, Millhouse JA. 1983. Photosynthesis and Ion Content of Leaves and Isolated Chloroplasts of Salt-Stressed Spinach. *Plant Physiology* **73**:238-242.
- Rogers ME, Noble CL. 1992. Arguments for the use of physiological criteria for improving the salt tolerance in crops. *Plant and Soil* **146**:99-107.
- Romeroaranda R, Soria T, Cuartero J. 2001. Tomato plant - water uptake and plant-water relationships under saline growth conditions. *Plant Science* **160**:265-272.
- Seemann JR, Critchley C. 1985. Effects of salt stress on the growth, ion content, stomatal behaviour and photosynthetic capacity of a salt-sensitive species, *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* **164**:151-162.
- Shannon MC, Grieve CM. 1998. Tolerance of vegetable crops to salinity. *Scientia Horticulturae* **78**:5-38.
- Sharma N, Gupta NK. 2005. Effect of NaCl salinity on photosynthetic rate, transpiration rate, and oxidative stress tolerance in contrasting wheat genotypes. *Photosynthetica* **43**:609-613.

- Sousa VFO, Costa CC, Diniz GL, Santos JB, Bomfim MP. 2018. Physiological behavior of melon cultivars submitted to soil salinity. *Pesquisa Agropecuária Tropical* **48**:271-279.
- Staszková L, Táborský J. 2005. Vliv chladového stresu na metabolismus prolinu pšenice. Pages 287-290 in Bláha L editor. *Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin*. Výzkumný ústav rostlinné výroby, Praha.
- Stepien P, Johnson GN. 2008. Contrasting Responses of Photosynthesis to Salt Stress in the Glycophyte *Arabidopsis* and the Halophyte *Thellungiella*: Role of the Plastid Terminal Oxidase as an Alternative Electron Sink. *Plant Physiology* **149**:1154-1165.
- Steveninck RFM, Steveninck ME, Stelzer R, Lauchli A. 1982. Studies on the distribution of Na and Cl in two species of lupin (*Lupinus luteus* and *Lupinus angustifolius*) differing in salt tolerance. *Physiologia Plantarum* **56**:465-473.
- Štamberková J. 2012. *Ochrana zahradních rostlin I: symptomatologie, diagnostika, způsoby ochrany rostlin, škodliví činitelé, herbologie*. Vyšší odborná škola zahradnická a Střední zahradnická škola ve spolupráci s nakl. Rebo, Mělník.
- Teixeira M, Carvalho IS. 2009. Effects of salt stress on purslane (*Portulaca oleracea*) nutrition. *Annals of Applied Biology* **154**:77-86.
- Tezara W, Harvey DMR, Flowers TJ. 1987. Effects of water deficit and its interaction with CO<sub>2</sub> supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. *Journal of Experimental Botany* **53**:1781-1791.
- Volkov V. 2015. Salinity tolerance in plants. Quantitative approach to ion transport starting from halophytes and stepping to genetic and protein engineering for manipulating ion fluxes. *Frontiers in Plant Science*. DOI: 10.3389/fpls.2015.00873.
- Wang ZX, Chen L, Ai J, Oin HY, Liu YX, Jiao ZQ, Zhao Y, Zhang QT. 2013. Photosynthesis and activity of photosystem II in response to drought stress in Amur Grape (*Vitis amurensis* Rupr.): An overview. *Photosynthetica* **51**:189-196.
- Yokoi S, Bressan RA, Hasegawa PM. 2002. Salt Stress Tolerance of Plants. Pages 25-33 in Iwanaga M editor. *Genetic Engineering of Crop Plants for Abiotic Stress*. Japan International Research Center for Agricultural Sciences, Ibaraki, Japan

**Internetové zdroje:**

- Kaur G. 2019. NCERT Exemplar Solution for CBSE Class 10 Science Chapter 6: Life Processes (Part-II). Available from <https://www.jagranjosh.com/articles/ncert-exemplar-solution-for-cbse-class-10-science-chapter-6-life-processes-part-ii-1495179937-1> (accessed March 2019).
- Roháček K. 2011. Indukce fluorescence chlorofylu in vivo v průběhu primární fotosyntézy u vyšších rostlin. Available from <https://docplayer.cz/13819546-Ekotech-fluorescence-chlorofylu-in-vivo-1.html> (accessed March 2019).
- Soukupová J, Roháček K. 2003. Fluorescence, fotosyntéza a stres: Jak to spolu souvisí?. Akademie věd České republiky. Available from <https://docplayer.cz/3253922-Fluorescence-fotosynteza-a-stress-jak-to-spolu-souvisi.html> (accessed January 2019).

## **9 Seznam příloh**

### **9.1 Seznam použitých obrázků**

Obrázek 1- Schéma otevřeného a zavřeného průduchu

### **9.2 Seznam použitých grafů**

Graf 1- Intenzita fotosyntézy v  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  u šruchy zelné v průběhu pokusu, porovnání kontrolní a stresovaných variant

Graf 2- Intenzita transpirace v  $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  u šruchy zelné v průběhu pokusu, porovnání kontrolní a stresovaných variant

Graf 3- Stomatální vodivost v  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  u šruchy zelné v průběhu pokusu, porovnání kontrolní a stresovaných variant

Graf 4- Míra závislosti fotosyntézy na stomatální vodivosti

Graf 5- Míra závislosti transpirace na stomatální vodivosti

### **9.3 Seznam použitých tabulek**

Tabulka 1- Projevy zasolení v závislosti na čase