

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

Stres zasolením a tolerance rostlin k salinitě

Bakalářská práce

Petr Kristlík, DiS.

Veřejná správa v zemědělství a krajině

doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Stres zasolením a tolerance rostlin k salinitě" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 8.6.2020

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval doc. Ing. Františku Hniličkovi, Ph.D. za jeho nekonečnou trpělivost s vedením mé práce.

Stres zasolením a tolerance rostlin k salinitě

Souhrn

Uvedená bakalářská práce se zabývala problematikou rostlinných mechanismů vedoucí ke kompenzaci stresu salinity. Literární rešerše shrnula literaturu v oblasti fyziologie především abiotického stresu rostlin se zaměřením na stres způsobený salinitou půdy. Výsledkem práce je stručný přehled v problematice a vysvětlení základních principů obrany rostlin vůči stresu a jejich reakcím.

Výzkum stresu a odolnosti vůči němu je v současné době jedním z předních předmětů výzkumu. Je zřejmé, že klima celé planety prochází rychlejšími změnami, a proto bude nutné počítat s výskytem různých stresorů i tam, kde byl dříve jejich výskyt ojedinělý. S tím, jak se v České republice mění například rozložení srážek během roku, zvyšuje se výpar v létě a roste potřeba závlahy plodin, je proto možné, že i v naší zemi bude v dohledné budoucnosti salinita půdy velký problém. I přesto že většina našeho území nemá podloží a jiné aspekty, které by vznik salinity půdy výrazně podporovaly.

Salinita půdy je největším problémem především v aridních a semiaridních oblastech jihovýchodní Evropy a západní Asie, dále se s problémy potýká Austrálie. Velkou měrou jsou také zasažena přímořská území a pobřeží. Podle zdrojů EU se jedná o třetí nejvýznamnější stresor v rámci Evropy. Za předpokladu neustále rostoucího počtu obyvatel planety a potřeby potravin je více než nutné se stresové problematice rostlin věnovat.

Rostliny se stresorům buď vyhýbají (stress avoidance), nebo jejich působení kompenzují pomocí fyziologických a metabolických procesů (stress tolerance). Vyhnutí stresu zpravidla zahrnuje mechanické bariéry a jiné anatomické adaptace, které zabraňují stresorům pronikat a působit rostlinu (např. ztlustělá epidermis, trichomy na listech, zapuštěná stomata). Jednou z významných pasivních obranných reakcí rostlin vůči salinitě je také tzv. solná sukulentnost.

Naopak strategie tolerování stresu většinou znamená adaptace na úrovni pletiv, buněk, enzymů a proteinů, které mají za úkol zmírňovat už samotné působení stresoru na rostlinu (např. akumulace anorganických iontů ve vakuolách, produkce organických osmolitů, vytváření různých ochranných proteinů). V rámci této reakce se jedná o tvorbu např. těchto obranných látek, jako jsou prolin, LEA proteiny (dehydriny), Heat-shock proteiny (chaperony).

Klíčová slova: salinita půdy, stres, stresová reakce, stresor

Salinity stress and tolerance of Plants to salinity

Summary

The bachelor thesis deals with the problems of plant mechanisms that lead to the compensation of the salinity stress. The literary research summarises the literature in the field of physiology, mainly abiotic stress of plants focused on the soil salinity stress.

The result of the thesis is a brief overview of the issue and explanation of the basic principles of plant stress defence.

The survey of the stress and the stress tolerance is one of the substantial aims of the present research. Obviously, the global climate undergoes quicker changes, thus it will be necessary to take into account the occurrence of various stressors even where the occurrence was sporadic in the past. In the Czech Republic, for example, the rainfall distribution changes, the evaporation rises in summer and the need of the irrigation of the crops rises, which may cause salinity problems in the near future although most of our country does not have subsoil and other aspects that would support the salinity.

The soil salinity is the biggest problem in the arid and semi-arid areas of the southeast Europe and west Asia, as well as Australia. Other affected areas are seaside and coastal areas. According to the EU data, it is the third most important stressor within Europe. Due to the permanent increasing number of our planet inhabitants and the need of food it is very important to deal with the problem of plant stress.

Plants either avoid the stresses (stress avoidance) or compensate them with the help of physiological and metabolic processes (stress tolerance). Stress avoidance usually involves mechanical barriers and other anatomic adaptation which prevent from the influence of stressors on plants (for example swollen epidermis, trichoms on leaves, recessed stomata).

One of the important passive defence reactions against salinity is the so-called salty succulent. On the contrary, the strategy of stress tolerance mostly means the adaptation on the tissue, cells, enzymes and proteins, which should mitigate the stressor influence on the plant (e.g. accumulation of inorganic ions in vacuoles, the production of organic osmolytes, production of various protective proteins). Within this reaction there is a production of the following defence substances, e.g. proline, LEA proteins (dehydrins), heat-shock proteins (chaperones).

Keywords: soil salinity, stress, stress reaction, stressor

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíl práce	8
3 Literární řešení	9
3.1 Obecná charakteristika stresu	9
3.2 Adaptace a aklimace	10
3.3 Stresová reakce	13
3.4 Ekologie slanisek a rozdělení rostlin podle tolerance k salinitě	16
3.5 Salinita obecně	23
3.5.1 Klasifikace solí zasažených půd.....	24
3.5.2 Měření salinity	25
3.5.3 Příčiny salinity	25
3.6 Vliv salinity půdy na růst rostlin	27
3.6.1 Osmotický stres	28
3.6.2 Iontová nerovnováha.....	30
3.6.3 Oxidační stres.....	31
3.6.4 Dopady na vývoj a růst	34
3.6.5 Metabolické poruchy	35
3.6.6 Toxicita Na ⁺ a Cl ⁻	36
3.6.7 Na ⁺ v cytosolu.....	37
3.6.8 Na ⁺ v mitochondriích	37
3.6.9 Na ⁺ v chloroplastech	38
3.6.10 Toxicita Cl ⁻	39
4 Závěr	39
5 Literatura	40

1 Úvod

Značná část světové půdy je zasažena solemi, ať už salinitou samotnou, která je způsobena ukládáním nejčastěji NaCl nebo sodicitou. Sodicitu způsobuje ukládáním kationtu Na⁺. Většina salinity je přirozeného původu, nicméně některé způsoby hospodaření v zemědělství vedou ke značnému zasolování půdy, jak tvrdí Szabolcs (1989). Jedná se především o závlahu půdy s nepříznivým vodním režimem vodou s obsahem solí.

Munns (2005) uvádí, že ačkoliv tvoří zavlažovaná půda pouze 15 % plochy celkové obdělávané půdy, vytváří třetinu světových potravin díky dvojnásobným sklizním. Přitom právě zavlažovaná půda patří mezi půdy nejvíce ohrožené salinitou. Díky vysokému odparu a nízkému promyvu profilu půdy vlivem dešťových srážek (Rengasamy 2002). Další velmi ohrožené půdy se nacházejí v blízkosti oceánů a moří, slaná voda přímo postříkuje rostliny nebo prosakuje v půdě, je také známo, že nad pevninu je unášen sláný aerosol z oceánu, který způsobuje zasolování půdy. Munns & Tester (2008) uvádějí, že dešťová voda v pobřežních oblastech může obsahovat 6-50 mg/kg chloridu sodného, přičemž koncentrace soli klesá se vzrůstající vzdáleností od pobřeží.

Tyto oblasti jsou nicméně zpravidla osídleny společenstvy, ve kterých se již vyskytují halofytní rostliny. Tyto porosty jsou velmi důležité pro ochranu pobřeží proti erozi. Nicméně nejrozšířenější zdroj solí je, jak tvrdí Szabolcz (1989), zvětrávání matečných hornin, které uvolňuje ve vodě rozpustné soli, zejména chloridy sodíku, vápníku a hořčíku, a v menší míře sírany a uhličitany.

Obrana proti zasolování půdy by měl být spolu s dalšími opatřeními považován za základ potravinové bezpečnosti, a zároveň aby bylo dosaženo, vzhledem k rostoucímu počtu obyvatel planety, udržitelné intenzifikace zemědělství. Je nutné vzít v úvahu i globální klimatickou změnu, která již neodiskutovatelně probíhá a například v České republice podstatně mění rozložení srážek během roku.

2 Cíl práce

Tato bakalářská práce si kladla za cíl shrnout nejdůležitější dostupnou literaturu v oblasti stresové fyziologie rostlin a stručně představit principy vzniku salinity půdy, reakci rostlin na tento stresor, působení stresoru v těle rostliny a jejich základní obranné mechanismy.

3 Literární rešere

3.1 Obecná charakteristika stresu

Obecné pojetí stresu, které vychází z mechaniky a pružnosti pevných těles, lze podle Levitta (1980) vysvětlit následovně: stres jsou faktory potenciálně nepříznivé pro těleso (organismus), ale i reakce na takový faktor. To ukazuje na dvojí chápání pojmu stres a jeho občasné zaměňování za pojem stresor, který je vysvětlen jako exo-nebo endogenní příčina vyvolávající stres. Strain už je chápán jako samotná změna (deformace) v tělese (organismu) a podle intenzity působení (napětí), které vyvolá stresor, jej lze rozdělit na elastický (reversibilní) a plastický (ireversibilní), (Levitt, 1982). Stres ještě můžeme podle Larchera (1987) a Lichtenthalera (1998) rozdělit na eustres a distres, kdy eustres označuje aktivační neboli stimulační stres, který nezpůsobuje poškození buněk ani při dlouhodobém působení. Jedná se však o velmi slabý stres, který ale dokáže v konečném důsledku vyvolat pozitivní adaptivní změny v organismu. Naopak distres představuje vyšší míru stresu nad určitou prahovou hodnotu, kterou již rostlina nedokáže tolerovat a způsobuje její poškození. Prahová hodnota stresu závisí vždy na vlastnostech rostliny a prostředí, ve kterém se vyvíjí. Lichtenthaler (2006) uvádí, že se jedná především o druh a predispozice rostliny a typ stresoru.

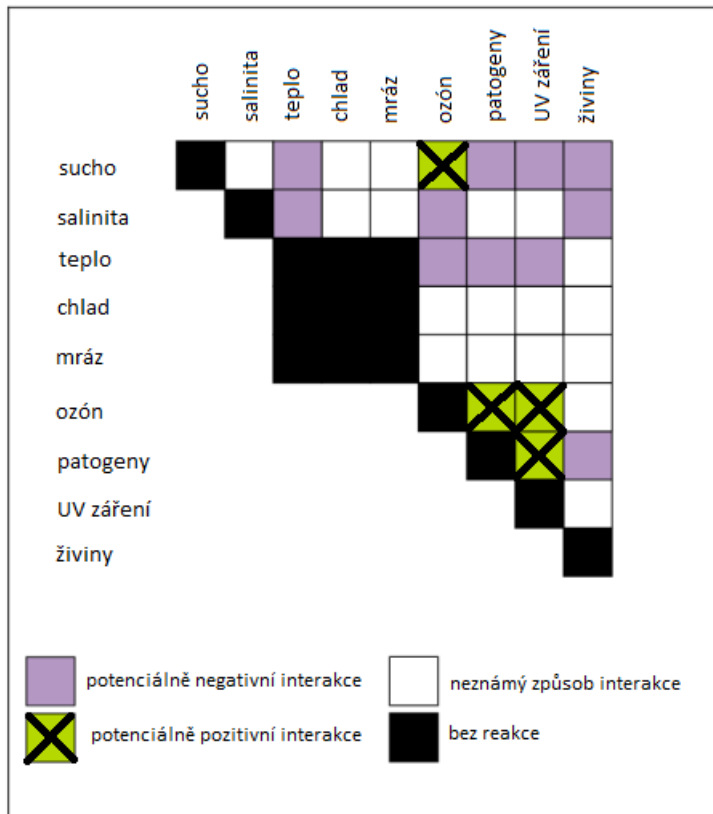
Jako biologický stres označuje Levitt (1980) jakoukoliv změnu ve vnějším prostředí organismu, která může negativně ovlivnit jeho růst a vývoj.

Problematika stresové fyziologie rostlin je velmi komplikovaná, především z důvodu výrazné mezidruhovité variability, heterogenity vnitřního prostředí a jak uvádí Larcher (2003), i fyzikálně-chemických vlastností rostlinné buňky. Dále je důležité, že na rostlinu nikdy nepůsobí pouze jeden stresor, ale zpravidla vždy působí stresových faktorů několik najednou (Obrázek 1). Z uvedené stresové matice vyplývá, že některé stresory, pokud působí dohromady, mohou zvyšovat odolnost rostliny (křížová ochrana). Jako příklad lze uvést působení sucha a ozonu, ozonu a patogenů nebo napadení některými patogeny a současně působení ultrafialového záření, jak konstatuje Mittler (2006).

Výrazně se na reakcích rostlin projevuje také skutečnost, že rostliny vedou přisedlý způsob života, proto se nemohou působení stresoru vyhnout například tím, že se přemístí. Změny a reakce mohou být v počátečních fázích ještě vratné, nicméně se také mohou stát trvalými. Jakmile je dosaženo limitu schopnosti rostliny přizpůsobit se danému stresoru, dochází podle Larchera (2001) obvykle k rozvoji chronického onemocnění nebo k nezvratnému poškození. V porovnání s živočichy je dalším problémem skutečnost, že stresor může působit na rozdílné orgány v rámci rostlinného těla, které se nachází v rozličném prostředí. To dokládá např. práce Lichtenthalera (1998), podle tohoto autora jsou kořeny nejcitlivějším orgánem rostliny především kvůli tomu, že v nich probíhá rychlý přenos informací do jiných orgánů. Tento autor dále uvádí, že v kořenech může působením stresového faktoru dojít k místní stresové reakci a následně k negativnímu ovlivnění zbytku rostliny. Účinky stresu mohou být akutní nebo chronické, záleží na intenzitě stresoru a citlivosti rostliny.

Stresory, které působí na rostliny, rozdělujeme podle zdroje na **biotické** a **abiotické**.

Biotické stresové faktory dělíme na působení chorob, škůdců a konkurence ostatních rostlin. Mezi **abiotické** stresory můžeme zařadit vysokou a nízkou teplotu, vodní deficit i přebytek, záření, chemickou nebo mechanickou zátěž a ostatní faktory, například působení elektrického a magnetického pole, jak uvádí Lichtenthaler (1998).



Obrázek 1, stresová matice, vzájemné působení vybraných stresorů, neg. interakce, kombinací stresorů hrozí zvýšené poškození, pozn. Interakce-rostlinné obranné mechanismy jsou podobné při působení zmíněných stresorů, tzv. křížová ochrana, (převzato a upraveno Mittler 2006)

3.2 Adaptace a aklimace

Pojmy adaptace a aklimace rozlišují Gaspar et al. (2002) tak, že adaptací prochází celá populace organismů, zatímco aklimace je schopen jednotlivec. Vždy jde o kombinaci změn stavby těla (listů, stonků, postavení listů) a vnitřních fyziologických a biochemických procesů na buněčné úrovni.

Adaptace populace tedy znamená vytvoření vhodných kombinací genů, které v populaci za několik generací převládnu a zlepšují schopnost populace vyrovnat se se stresem. Jako příklad těchto adaptací lze uvést gen NHX1 At5g27150, který byl poprvé izolován z *Arabidopsis thaliana*, tento gen kóduje v rostlinách protein antiportu K^+ , Na^+ / H^+ v tonoplastu a umožňuje ukládání K^+ a Na^+ ve vakuole. Dokáže také vyměňovat Cs^+ a Li^+ ,

nicméně s nižší afinitou (Gaxiola et al. 2001; Venema et al. 2002). Podobný je NHX8 SOS1B, kterým vzniká taktéž protein pro výměnu K^+ , Na^+/H^+ , stejně tak NHX2 ATNHX2 nebo NHX4 ATNHX4. Další důležitý protein, který ovlivňuje kyselost a koncentraci cytosolického pyrofosfátu (PP_i), je Avp1. Dále také značně zvyšuje odolnost rostlin proti zasolení půdy.

Gen	Funkce	Druh původní rostliny
<i>McSKD1</i>	Potassium transporter	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>
<i>McUBC</i>	Ubiquitin conjugating enzyme	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>
<i>MCHK1</i>	Plasmamembrane-located $Na^+(K^+)/H^+$ symporter	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>
<i>SsNHX1</i>	Vacuolar Na^+/H^+ antiporter	<i>Suaeda salsa</i>
<i>AmNAC1</i>	Transcriptional regulator	<i>Avicennia maritima</i>
<i>SsHKT1</i>	Plasma membrane-located $Na^+(K^+)/H^+$ symporter	<i>Suaeda salsa</i>
<i>FrPIP2;1</i>	Aquaporin	<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>littoralis</i>
<i>FrVHA-B</i>	Vacuolar H^+ ATPase	<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>littoralis</i>
<i>FrNHX1</i>	Vacuolar Na^+/H^+ antiporter	<i>Festuca rubra</i> ssp. <i>littoralis</i>
<i>SpFBA</i>	Fructose-1,6-biphosphate aldolase	<i>Sesuvium portulacastrum</i>
<i>SmPEM</i>	Phosphoethanolamine-N-methyltransferase, involved in glycinebetaine synthesis	<i>Suaeda maritima</i>
<i>McSOS1</i>	Plasma membrane-located Na^+/H^+ antiporter	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>
<i>McNHX1</i>	Vacuolar $Na^+(K^+)/H^+$ antiporter	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>
<i>McNhaD</i>	Chloroplast envelope-located Na^+/H^+ transporter	<i>Mesembryanthemum crystallinum</i>
<i>AmMDAR</i>	Monodehydroascorbate reductase	<i>Avicennia maritima</i>
<i>AmHA1</i>	Plasma membrane-located H^+ ATPase	<i>Avicennia maritima</i>
<i>AmSOS1</i>	Plasma membrane-located Na^+/H^+ antiporter	<i>Avicennia maritima</i>
<i>AmNHX1</i>	Vacuolar Na^+/H^+ antiporter	<i>Avicennia maritima</i>
<i>AhVP</i>	Vacuolar H^+ pumping pyrophosphatase	<i>Atriplex halimus</i>
<i>AhHA</i>	Plasma membrane-located H^+ ATPase	<i>Atriplex halimus</i>
<i>TsP5CS1</i>	Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase, involved in proline synthesis	<i>Thellungiella salsuginea</i>
<i>CqSOS1</i>	Plasma membrane-located Na^+/H^+ antiporter	<i>Chenopodium quinoa</i>
<i>CqNHX1</i>	Vacuolar Na^+/H^+ antiporter	<i>Chenopodium quinoa</i>

Obrázek 2, Výběr nejčastějších genů z halofytních rostlin, jejichž exprese je stimulována působením salinity, převzato a upraveno z (Rozema & Schat 2013)

Poprvé byl izolován z *Arabidopsis thaliana*. Je současně dokázáno, že transgenní rostliny s tímto genem vykazují zvýšenou tvorbu biomasy i v nestresových podmínkách, gen dále zlepšuje vychytávání iontů ve vakuole, zlepšuje transport auxinů a glukózy (Schilling et al. 2017). Jak dokazuje Obrázek 2, existuje mnoho dalších genů, které u halofytních rostlin způsobují zvýšenou odolnost vůči salinitě.

Tato změna je nicméně velmi pomalá, trvá generace (rostlin). Proto i stres, který působí na populaci, musí být v přiměřeně nízké intenzitě a po dlouhou dobu, aby se změny projevíly na porostu (Shao et al. 2007).

Jak uvádí Lichtenthaler (1998), genotypy rostlin, které mají lepší kombinace genů, ve stresovém prostředí dosahují lepšího fitness, a proto postupně v populaci převládnu. Levitt (1980) a Schulze et al. (2005) konstatují, že adaptace může být dosaženo dvěma způsoby. Buď vyhnutím se stresu, kdy hovoříme o tzv. stress avoidance, nebo vytvořením vnitřní tolerance (rezistence, stress tolerance), což je zmírnění stresu pomocí specifických reparačních mechanismů. Jak upozorňují Osmond et al. (1987), pokud rostlina využije stress avoidance, dochází k redukci aktivity metabolismu, a jestli se stresová zátěž dále stupňuje, může tato strategie rostlinu přivést až do dormantního stavu. Podle Levitt (1980) rostlina využitím stress avoidance zamezuje pronikání stresového faktoru do svého těla různými změnami (metabolické, fyziologické, morfologické apod). Jako příklad těchto adaptací uvádí

Shabala et al. (2012) při působení stresu ze salinity a sucha změnu tloušťky a plochy listů, kdy se listy stávají tlustší a menší než za normálních podmínek. Zvětšení tloušťky kutikuly u ječmene ve strategii stress avoidance potvrdila Kosová et al. (2017). Dále podle Shabala et al. (2012) tato reakce nastává kvůli osmotickému působení soli okolo kořenů rostlin, která jim brání v příjmu vody. Piterková et al. (2005) konstatují, že stress avoidance ve velké míře souvisí s mechanickými bariérami na rostlině, například s již zmiňovanou tloušťkou kutikuly (která brání odparu a záření) a výraznou impregnací buněčné stěny. Příkladem může být také CAM metabolismus, který umožňuje rostlinám během vysokých teplot zavřít průduchy a spotřebovat oxid uhličitý, který rostlina načerpá během nočních nižších teplot, nebo vývoj mrazové resistance u vytrvalých rostlin (Schulze et al. 2005).

Levitt (1980) dále ještě rozděluje možnosti resistance (vnitřní tolerance) na strain avoidance (vyhýbání se strainu) a strain tolerance (toleranci strainu). Podle tohoto autora rostlina během strain avoidance nevykazuje žádné morfologické nebo fyziologické změny. Ovšem pokud dojde k strain toleranci, v rostlině se projeví snížení fyziologické aktivity, nicméně rostlina odolává stresu za pomoci svých kompenzačních prostředků.

Další možností obrany rostliny je aktivní ochrana (stress tolerance). Ta se snaží už omezit dopad stresoru, který pronikl do těla rostliny (Piterková et al. 2005). Podle těchto autorů stresor spouští řetězec změn neboli stresovou reakci, ta zahrnuje různé mechanismy, které mají za cíl udržet fyziologickou aktivitu organismu na odpovídající úrovni. Jedná se především o proteinové a enzymatické změny, které slouží k udržení funkce stávajících struktur a zamezení většího poškození buněk.

Tyto změny mohou být trvalého nebo pouze dočasného charakteru. Podle Nilsen et al. (1996) je aklimace fenotypové přizpůsobení se nejrůznějším podmínkám prostředí. Odpovědi organismu na stresový faktor Larcher (2001) označuje jako stresový syndrom. Podle tohoto autora se jedná o všechny procesy v rostlině, které potenciálně vedou k vyšší odolnosti vůči stresovým faktorům. Všechny tyto změny mají za cíl udržet homeostázi a vitalitu rostliny. V Tabulka 1 jsou uvedeny příklady některých metabolických adaptací rostlin na zasolení, kdy podle Ahuja et al. (2010) dochází ke zvýšení tvorby polyaminů, aquaporinů, glukosilátů, některých mastných kyselin a ke snížení tvorby kyseliny palmitové, olejové a sitosterolové.

Tabulka 1, Metabolické adaptace vybraných rostlin na stres zasolením (převzato z Ahuja et al. 2010)

Rod a druh rostliny	Orgán	Metabolit	Úroveň
<i>Zea mays</i>	Listová čepel	Polyaminy (apoplastický spermin a spermidin)	Zvýšení
<i>Brassica oleracea</i>	Listy a kořeny	Mastné kyseliny (linolová, linolenstigmasterol), aquaporiny (PIP ₁ , PIP ₂), glukosiláty	Zvýšení
		Mastné kyseliny (palmitová, olejová, sitosterolová)	Snížení

3.3 Stresová reakce

Vliv výše zmíněných faktorů na organismus nazýváme stresovou reakcí. Organismus prochází během působení stresu sledem typických fází, které se označují jako stresová reakce. Charakteristika stresové reakce závisí na intenzitě a době působení stresu. Stresové reakce rozdělují Lichtenthaler (1998) a Larcher (2001) na akutní čili krátkodobé a chronické neboli dlouhodobé.

Stresová reakce rostliny je reakce organismu na vnější negativní podnět. Piterková et al. (2005) uvádí, že rostlina při stresové reakci prochází mnoha změnami (mění se fyziologické, biochemické, růstové, anatomické a vývojové procesy). Aklimace a přežití rostliny tak v podstatě závisí na rychlosti přizpůsobení a destruktivní míře stresoru.

Každá stresová reakce začíná signálem, že se něco děje. Tyto signály mají nejčastěji fyzikální nebo chemickou povahu a signály zachytává receptor. Jedná se o specializované proteiny umístěné v plazmatické membráně, buněčné stěně a jádře buňky. Přenos signálu probíhá z receptoru ke koncovým efektorům, což jsou zpravidla proteiny, na kterých je závislá určitá fyziologická reakce (metabolismus, transportní proteiny). Trewavas (1997) zjistil, že transport signálů probíhá složitou sítí více paralelních cest. Práce Larchera (1987, 1995) a Atwela et al. (1999) rozdělili stresové reakce do čtyř fází, jak dokládá Obrázek 3. Podle zmíněných autorů nastává poplachová fáze okamžitě po začátku působení stresoru a způsobuje narušení buněčných struktur a funkcí. Během této fáze dochází ke změně metabolismu rostliny, nastupuje strain (napětí), (Shao et al. 2007). Na tuto fázi navazuje restituční fáze. Ta nastává tehdy, pokud stresor nedosáhne letální úrovně, rostlina má možnost reagovat a začne vytvářet kompenzační mechanismy proti stresoru. Objevují se příznaky snížené vitality, a jak konstatuje Larcher (2003), dochází k aktivaci obraných

stresových mechanismů. Následuje fáze rezistence. Během ní dochází ke zvyšování odolnosti proti stresoru vlivem obraných reakcí organismu (hardening) a může také nastat obnovení stability (adjustment) a dochází k regeneraci rostliny (Larcher 2003).

Poslední fází je vyčerpání, ta nastává tehdy, pokud se rostlina nestihne aklimatizovat na stresor, nedojde k obnovení stability nebo pokud míra stresoru přesáhne letální úroveň a působí příliš dlouho. V této fázi již dochází k nevratným poškozením, narušení obrany vůči patogenům a může dojít i k odumření jedince (Larcher 2003).

Jak konstatují Nilsen et al. (1996) výsledkem stresové reakce je jistá úroveň adaptace, jejíž úspěšnost závisí na mnoha faktorech. Především jde o expozici rostliny stresoru a její genetické předpoklady.

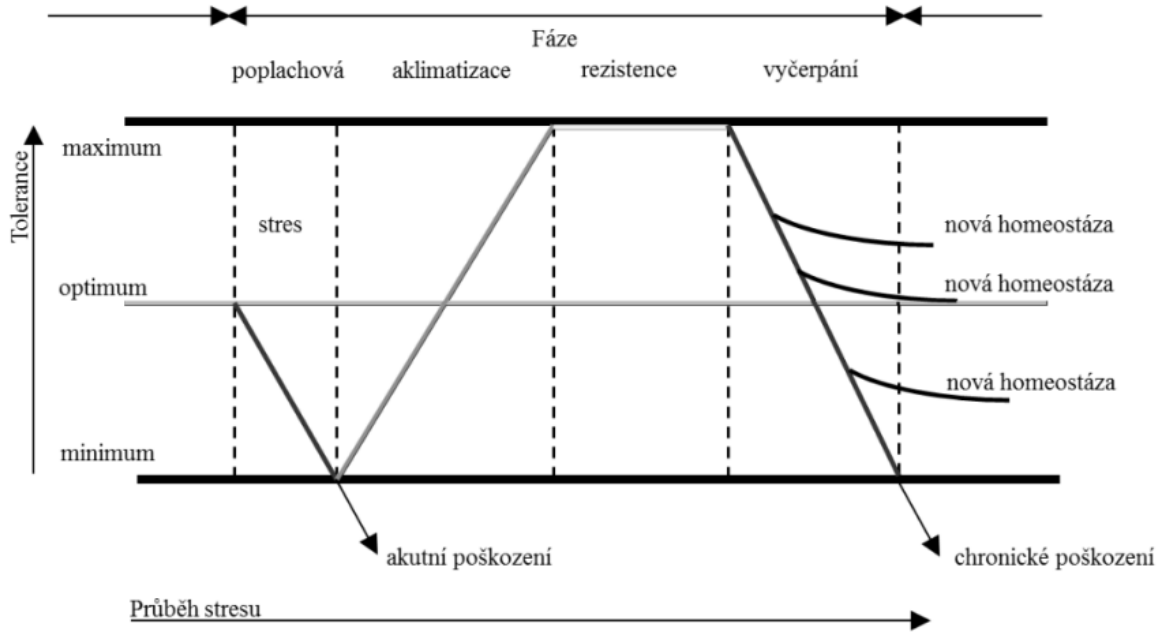
Další možností rozdělení stresové reakce je podle modifikace základních metabolických drah na specifickou a nespecifickou (Selye 1973). Jak uvádí Schulze et al. (2005), je možné najít podobnosti v tvorbě ochranných proteinů, například HSP (heat shocks proteins). Tyto proteiny rostlina vytváří na základě působení stresu ze zvýšené teploty, nicméně byly také nalezeny během působení těžkých kovů na rostlinu. Tento jev se nazývá křížová ochrana a znamená, že rostlina vytváří podobné nebo stejné obranné mechanismy proti různým stresorům. Všechna tato přizpůsobení v podobě syntézy specifických metabolitů mají nicméně vysoké energetické náklady (Nilsen et al. 1996).

Podle Nilsen et al. (1996) dochází v řádu desítek minut po vystavení stresoru k dramatickým změnám v obsahu proteinů v buňkách. Zásadní reakce rostlin na vystavení stresoru je syntéza hydrofilních nízkomolekulárních protektantů, které se nazývají osmolyty nebo kompatibilní roztoky. Můžeme mezi ně zařadit sacharidy (mono-, di-, oligo-, poly-), alkoholy (manitol, glycerol), aminokyseliny, betainy, dehydriny (Koyro et al. 2012). Kompatibilní osmolyty chrání subcelulární struktury snižováním oxidativního působení volných kyslíkových radikálů (Mittler 2002).

Všechny metabolické změny rostlin se uskutečňují prostřednictvím expresí stresem regulovaných genů (Fraser et al. 2002). Jak dále upozorňuje Schulze et al. (2005), tyto obranné mechanismy jsou spouštěny syntézou stresových enzymů, jejichž indukce může být zahájena různými způsoby, především fytohormony. Z nich nejdůležitější jsou kyselina abscisová, kyselina jasmonová a etylén (Beck et al. 2007; Thakur et al. 2010).

Těmito fytohormony je spouštěná syntéza regulačních proteinů zapojených také do signálních drah nebo do genové exprese indukované stresem. Zpravidla se jedná o proteinkinasy, fosfatázy, transkripční faktory a RNA-vázající proteinové komplexy (Kielbowicz-Matuk 2012). V rostlinách se také vyskytují specifické stresové proteinkinasy, např. o proteinkinasy závislé na vápníku (CDPKs) a většina SnRKs (kinázy nefermentující sacharózu), (Mori et al. 2006).

Dále Kulik et al. (2011) uvádí, že mezi klíčové rostlinné proteinkinasy patří serin/threonin specifická SnRK2, která ovlivňuje také signální dráhu podmíněnou kyselinou abscisovou (ABA). Stresor indukuje tvorbu fytohormonu ABA, která se váže na receptor. Díky vazbě na tento receptor se může na komplex ABA-receptor vázat PP2C fosfatáza. Její funkcí je fosforylace ABF transkripčního faktoru a tím je zahájena transkripce na ABA responzivnímu promotoru (ABRE) (Kim et al. 2004; Narusaka et al. 2003).



Obrázek 3, Schématický model průběhu stresových reakcí a odpovědí organismu (upraveno, Kosová et al. 2011)

3.4 Ekologie slanisek a rozdělení rostlin podle tolerance k salinitě

Slaniska dosahují vysoké produktivity asimilace a zároveň hrají značnou roli v poutání CO₂ z atmosféry, vzhledem k tomu, jak malé zastoupení v terestrických ekosystémech zaujímají. Další důležité role halofytních společenstev spočívají v ochraně pobřeží před erozí, protože mnoho těchto společenstev se vyskytuje na rozhraní moře nebo oceánu s pevninou, tvoří také významný regulační prvek při výměně zdrojů (Orcutt & Nilsen 2000).

V České republice se podobná společenstva vyskytují velmi zřídka. Podle Katalogu biotopů České republiky (Chytrý et al. 2010) lze halofytní nebo jinak salinitě uzpůsobené rostliny nalézt pouze v několika málo biotopech.



Obrázek 4, informační cedule PP Netřebská slaniska (foto: autor)



Obrázek 5, Fotografie vegetace v PP Netřebská slaniska, na snímku dominuje *Symphytum officinale*, 4. 11. 2018 (foto: autor)

M1.2 Slanomilné rákosiny a ostřicové porosty jsou tvořeny až třívrstevnými porosty, kde jsou dominantní kamyšník polní (*Bolboschoenus koshewnikowii*), kamyšník přímořský (*Bolboschoenus maritimus*), rákos obecný (*Phragmites australis*) nebo skřípinec Tabernaemontanův (*Schoenoplectus tabernaemontani*), viz Obrázek 4. Významné jsou však halofytní diagnostické druhy, především *Tripolium pannonicum* subsp. *pannonicum*, *Carex melanostachya*, *Carex otrubae*, *Cirsium brachycephalum*, *Eleocharis uniglumis*, *Juncus gerardii* a *Melilotus dentatus*. Výskyt tohoto biotopu je omezen na břehy slaných nebo silně vápnatých potoků a tůňek, slaniska, slatiniště, příkopy, vlhké prolákliny a okolí návesních rybníčků. Byl zaznamenán i jejich výskyt na důlních výsypkách. Výskyty jsou soustředěny do okolí minerálních pramenů a sušších oblastí, kde výpar z půdy převažuje nad zasakováním. Vyskytuje se velkoplošně na lokalitě SOOS u Františkových Lázní a dále na Žatecku, na slaniskách od Mostecka po Čelákovicko, ve slatinných oblastech středního Polabí, širokých nivách řek v Dyjsko-svrateckém a Dolnomoravském úvalu, v údolí Trkmanky a na Bzenecku (Chytrý et al. 2010).

M2. 4 Vegetace jednoletých slanomilných trav (Mokřady a pobřežní vegetace).

Tato stanoviště jsou charakterizována jako maloplošné, sukcesně nestálé, otevřené porosty s dominancí jednoletých slanomilných trav skrytěnky bodlinaté (*Crypsis aculeata*), bahenky sášinovité (*Heleochoa schoenoides*), doprovázené jednoletými až vytrvalými slanomilnými kuřinkami (*Spergularia maritima*, *Spergularia salina*). Dále se objevují vytrvalé traviny (*Bolboschoenus maritimus*, *Puccinellia distans*) a fakultativní halofyty z čeledi

Chenopodiaceae (*Atriplex prostrata* subsp. *Latifolia*, *Chenopodium chenopodioides*, *Chenopodium glaucum*), (Chytrý et al. 2010).

Podle těchto autorů se zejména vyskytují na obnažených dnech rybníků s mírně slanou vodou, vysychavých slaných jezírcích a mechanicky narušovaných půdách v komplexech slaných luk, přeplavených na jaře vodou a v létě vysychajících. Půdy bývají zpravidla bohaté na živiny. Při snížení hladiny podzemní vody a nástupu konkurence vytrvalých bylin a travin tato vegetace ustupuje. Rozšíření v rámci ČR je velmi vzácné, jde o slaniska u rybníka Nesyt u Sedlce a u obce Novosedly na Mikulovsku. Výskyty však mají přechodný charakter.

V biotopu M2. 3 Vegetace obnažených den teplých oblastí se může ještě vyskytovat solenka Valerandova (*Samolus valerandi*), sítina slanomilná (*Juncus ranarius*) nebo rozrazil slanistý (*Veronica scardica*), který je velmi podobný M2. 4 jen s rozdílem, že se zde vyskytuje více travin a dvouděložných bylin (Chytrý et al. 2010).

T7 Slaniska

Chytrý et al. (2010) uvádí, že nejčastěji zastoupeným salinním biotopem v ČR je bezpochyby slanisko. Zpravidla louky, pastviny a ruderalní trávníky slaných půd. Porosty mohou být otevřené i uzavřené, s travinnou nebo bylinnou dominantou. Vyskytují se v nich rostlinné druhy s různými ekologickými nároky od obligátních halofytů po druhy, které nemají specifickou vazbu na slané půdy, jsou však odolné vůči zasolení.

Halofytní druhy jako *Tripolium pannonicum* subsp. *pannonicum*, *Carex secalina*, *Glaux maritima*, *Juncus gerardii*, *Lotus tenuis*, *Melilotus dentatus*, *Plantago maritima* subsp. *ciliata*, *Puccinellia distans* a *Scorzonera parviflora* se zde mísí s druhy mezofilních trávníků a luk *Centaurea jacea*, *Cirsium canum*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca arundinacea*, *Silaum silaus* dále druhy těžších a střídavě vlhkých půd *Carex distans*, *C. flacca*, *C. tomentosa*, *Ononis spinosa*, *Tetragonolobus maritimus* a objevují se i ruderalní druhy rostlin *Agrostis gigantea*, *A. stolonifera*, *Carex hirta*, *Elytrigia repens*, *Potentilla anserina*, *Ranunculus repens* a *Trifolium fragiferum* (Chytrý et al. 2010).

Naše slaniska bývají podle těchto autorů v terénu poměrně nenápadná, zdánlivě degradovaná ruderalizací a snadno zaměnitelná s běžnou luční nebo ruderalní vegetací (Obrázek 5). Součástí biotopu však nejsou ruderalní porosty podél solených vozovek a na výsypkách dolů, kde ze slanomilných druhů roste jen zblochanec oddálený (*Puccinellia distans*) a kuřinka solná (*Spergularia salina*). Mechové patro v porostech slanisek zpravidla chybí.

Jak uvádí Chytrý et al. (2010) a Němeček (2001), bývají slané půdy zpravidla těžké, zásadité, bohaté na ionty lehce rozpustných solí (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4 , CO_3 a NO_3), v zimě a na jaře zamokřené a po zbytek roku zpravidla vyschlé. Slaniska vznikají obvykle v okolí minerálních pramenů nebo v mokřadech sušších oblastí, kde výpar převyšuje zasakování, takže ionty solí vzlínající v půdním profilu se hromadí při povrchu (např. v okolí běžných pramenů, na úpatí slínitých bílých strání, v periodicky podmáčených nivách menších toků a v bezodtokých terénních sníženinách). Mohou však vzniknout i na ruderalizovaných místech,

zejména kolem návesních rybníčků. Nad přirozenými lokalitami dnes převažují lokality antropogenní, ruderalního charakteru.

Nejbohatší zastoupení halofytních druhů mají slaniska na jižní Moravě, fyto geograficky navazující na kontinentální slaniska panonské oblasti. Nejzachovalejší lokality se nacházejí na Mikulovsku, fragmentární porosty se však vyskytují i v jiných částech jižní Moravy. Dále jsou slaniska poměrně hojná v nížinách od Kadaňska přes Mostecko až po střední Polabí, floristicky jsou však poněkud méně výrazná a podobají se vnitrozemským slaniskům oceanické západní Evropy. Vzácně se vyskytují v nejzápadnějších Čechách, zejména na lokalitě SOOS u Františkových Lázní. Někdejší velkoplošné rozšíření slanisek v povodí Srpiny na Mostecku a jihovýchodně od Brna, kde byla slaná jezera u Měňína, Čejče a Kobylí, bylo zásadně omezeno už v 19. a začátkem 20. století. V poslední době však bylo úspěšně obnoveno slanisko u Terezína na Hodonínsku (Chytrý et al. 2010).

Tabulka 2, Ekologické rozdělení rostlin ve vztahu k salinitě prostředí (Orcutt & Nilsen 2000).

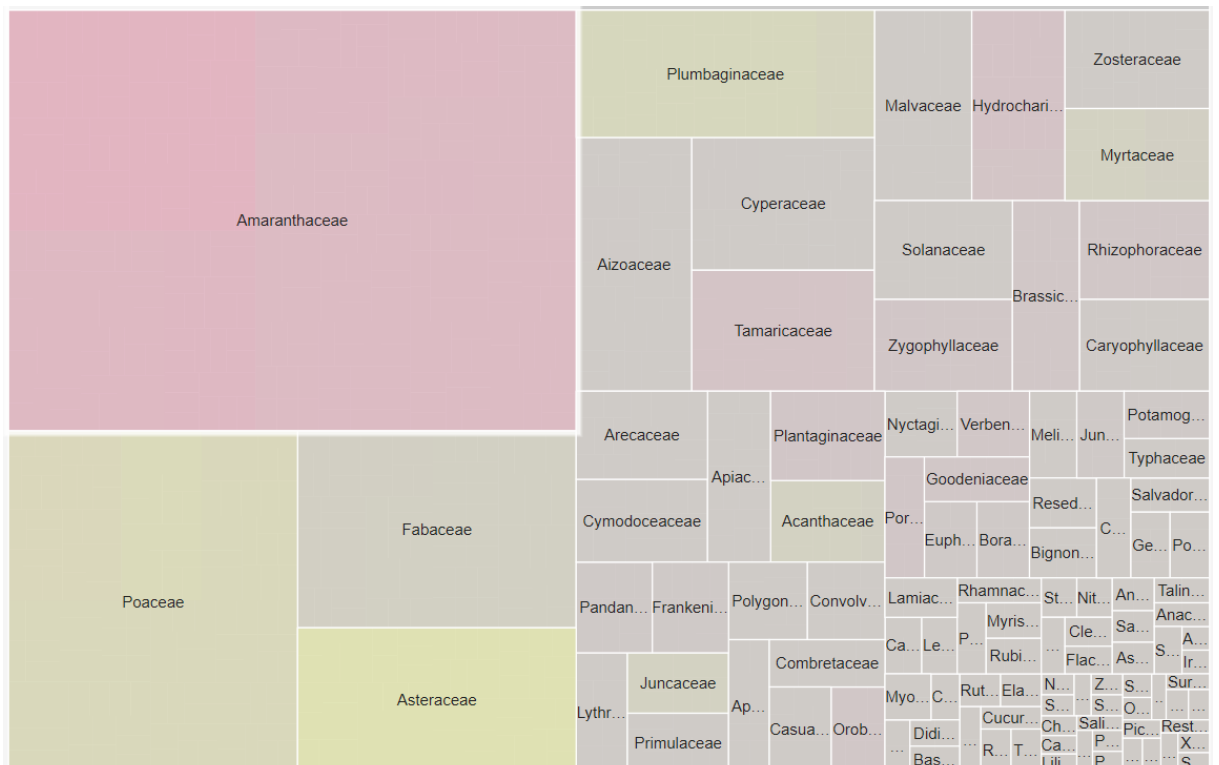
Glykofyt	Rostliny, jejichž růst a kondice klesá, pokud jsou vystaveny úrovni salinity vyšší než zhruba 10 mM, jak dokládá Obrázek 7.
Netolerantní glykofyt	Rostliny, které netolerují salinitu půdy vyšší než 10 mM.
Halofyt	Rostliny, které tolerují vyšší salinitu půdy než glykofyté (zhruba do 50 mM), než dojde ke snížení růstu a kondice viz Obrázek 8.
Obligátní halofyt	Rostliny, které při nízké salinitě (pod 10 mM) dosahují nízké produktivity nebo vůbec nejsou schopny vývoje. K dosažení maximální kondice a výkonnosti je nutná vyšší salinita půdy (50mM).
Fakultativní halofyt	Rostlina, která dosáhne halofytní povahy pouze, pokud je vystavena slanému prostředí.

Z Tabulka 2 vyplývá, že halofytní a glykofytní rostliny nejlépe snáší nižší nebo žádnou koncentraci solí, zatímco obligátně halofytní rostliny nejlépe snáší mírně vyšší obsah solí v půdě. Obligátní halofyt je podle Barbour (1970) rostlina, která dosahuje optimálního vývoje při mírné nebo vysoké úrovni salinity, například tlustobýl (*Sesuvium portulacastrum*). Fakultativní halofyt je naopak rostlina, která je schopna standardně růst bez soli, nicméně po vystavení salinitě se jí dokáže velmi dobře přizpůsobit. Je známo, že například *Mesembryanthemum crysstalinum* dokáže v případě vodního stresu nebo salinity půdy přejít z metabolismu C3 na CAM (Chu et al. 1990), což jí poskytne výhody ve formě lepšího hospodaření s vodou.

Z Tabulka 3 a Obrázek 6 vyplývá, že nejvýznamnější halofytní čeledi jsou *Amaranthaceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*, *Aizoaceae*, *Asteraceae*.

Tabulka 3, Seznam čeledí s více než deseti druhy, které snášejí zasolení (upraveno, Orcutt & Nilsen 2000)

Čeď	Druhy	Počet druhů	% z čeledi
<i>Aizoaceae</i>	<i>Mesembryanthemum</i>	52	2.2
<i>Apiaceae</i>	<i>Crithmum</i>	18	0.6
<i>Arecaceae</i>	<i>Cocos, Phoenix</i>	28	1.1
<i>Compositae</i>	<i>Aster, Parthenium</i>	67	0.3
<i>Acanthaceae</i>	<i>Avicennia</i>	12	80.0
<i>Boraginaceae</i>	<i>Cortesia</i>	10	0.5
<i>Brassicaceae</i>	<i>Cakile, Lepidium</i>	30	0.9
<i>Caesalpinaceae</i>	<i>Caesalpinia, Intsia</i>	12	0.6
<i>Caryophyllaceae</i>	<i>Honkenya, Spergularia</i>	18	1.0
<i>Amaranthaceae</i>	<i>Salicornia, Atriplex, Sueda</i>	368	28.3
<i>Combretaceae</i>	<i>Lumnitzera</i>	12	2.0
<i>Convolvulaceae</i>	<i>Cressa, Ipomoea</i>	15	0.9
<i>Cymodoceaceae</i>	<i>Cymbodocea, Halodule</i>	17	100.0
<i>Cyperaceae</i>	<i>Eleocharis, Scirpus</i>	49	1.2
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Euphorbia, Exoecaria</i>	22	0.4
<i>Frankeniaceae</i>	<i>Frankenia</i>	15	16.7
<i>Hydrocharitaceae</i>	<i>Halophila</i>	10	12.5
<i>Juncaceae</i>	<i>Juncus</i>	14	3.5
<i>Malvaceae</i>	<i>Pavonia, Thespesia</i>	19	1.9
<i>Mimosaceae</i>	<i>Acacia, Prosopis</i>	20	0.7
<i>Myoporaceae</i>	<i>Eremophila, Myoporum</i>	12	13.3
<i>Mytaceae</i>	<i>Eucalyptus, Melaleuca</i>	22	0.7
<i>Pandanaceae</i>	<i>Pandanus</i>	12	42.9
<i>Papiloneaceae</i>	<i>Lotus, Dalbergia</i>	46	0.4
<i>Plantaginaceae</i>	<i>Plantago</i>	14	5.2
<i>Plumbaginaceae</i>	<i>Limonium, Aegialitis</i>	57	7.4
<i>Poaceae</i>	<i>Spartina, Leptochloa</i>	135	1.5
<i>Polygonaceae</i>	<i>Coccoloba, Polygonum</i>	11	1.4
<i>Potamogetonaceae</i>	<i>Cymadocea, Potamogeton</i>	10	10.0
<i>Rhizophoraceae</i>	<i>Bruguiera, Rhizophora</i>	26	21.7
<i>Scrophulariaceae</i>	<i>Bacopa, Gerardia</i>	22	0.7
<i>Solanaceae</i>	<i>Lycium</i>	24	1.2
<i>Tamaricaceae</i>	<i>Tamarix</i>	39	32.5
<i>Zosteraceae</i>	<i>Phyllospadix, Zostera</i>	18	100.0
<i>Zygophyllaceae</i>	<i>Nitraria, Zygophyllum</i>	27	11.3



Obrázek 6, Grafické znázornění početnosti druhů halofytních rostlin v nejvýznamnějších čeledích. (Upraveno, převzato z <https://www.sussex.ac.uk/affiliates/halophytes/index.php?content=plantStats>)



Obrázek 7, Glykofytní zástupce z čeledi *Amaranthaceae*, *Chenopodium hybridum* (foto autor)



Obrázek 8, Halofytní zástupce z čeledi *Amaranthaceae*, *Chenopodium glaucum*, který se vyskytuje i na území ČR. (<https://www.biolib.cz/>, se souhlasem, Václav Hrdina)

Podle Grigore & Toma (2010) je možné rostliny snášejší salinitu rozdělit podle míry adaptací na ni, kdy se jedná o:

Extrémní halofyty, které jsou velmi dobře adaptovanými druhy, vyskytujícími se výhradně v salinním prostředí. Mají velmi silné anatomické adaptace, které souvisí se stresem ze salinity. Byly popsány dvě skupiny těchto extrémních halofytů:

nevratné extrémní halofyty: *Petrosimonia oppositifolia*, *Petrosimonia triandra*, *Salicornia europaea*, *Suaeda maritima*, *Halimione verrucifera* (*Amaranthaceae*). Některé tyto druhy jsou sukulentní, což hraje důležitou roli v jejich odolnosti. Vysoká koncentrace vody v zásobních orgánech (v tomto případě nejčastěji listy) má schopnost ředit a vyrovnávat koncentrace soli v rostlině. Zároveň Grigore (2008) uvádí, že tato pletiva mají i mechanickou funkci, kdy drží rostlinu ve vzpřímené pozici. Příkladem této anatomické adaptace jsou tracheoidioblasty, jejichž funkce spočívá pravděpodobně v uchování vody nebo jako mechanická podpora. *Halimione verrucifera* má na povrchu listů trichomy, které vylučují sůl. *Petrosimonia oppositifolia* a *Petrosimonia triandra*,

vratné extrémní halofyty, kterými jsou např. *Atriplex tatarica*, *Atriplex littoralis*, *Atriplex prostrata*, *Bassia hirtusa*, *Camphorosma annua*, *Camphorosma monspeliaca*. Adaptace těchto druhů jsou méně vyvinuté než u předchozí skupiny, nicméně některé se objevují i zde.

Tato skupina je schopná růst v zasoleném prostředí stejně jako předchozí, ale dokáže prospívat i v prostředí s nižším stupněm zasolení, díky čemuž se nazývají vratné.

Mesohalofyty, což jsou druhy s adaptacemi, které jsou přechodem k extrémním halofytům, nicméně umožňují růst i v prostředí bez salinity. Více vyvinutý endodermis, aerenchym a adaptace na sucho (vodní zásobní pletivo, vnořené průduchy). Některé tyto morfologické změny nesouvisí přímo se salinitou, ale i s ostatními stanovištními faktory. Jedná se především o druhy: *Tripolium pannonicum* subsp. *pannonicum*, *Lactuca saligna*, *Scorzonera cana*, *Lepidium cartilagineum* subsp. *crassifolium*, *Lepidium latifolium*, *Lepidium perfoliatum*, *Iris halophila*, *Plantago schwarzenbergiana*, *Trifolium fragiferum*, *Spergularia media*.

Glykofyty zahrnují rostliny, které nerostou v zasolených podmínkách. Tato skupina je stejná jako v případě předchozího rozdělení.

3.5 Salinita obecně

Do skupiny půd zasažených solí patří půdy obsahující rozpustné soli nebo jejich ionty alespoň v jednom z jejich horizontů v koncentracích, které již ovlivňují růst netolerantních rostlin. Po celém světě je zasaženo solí více než 800 milionů hektarů půdy (FAO 2009). Tato plocha představuje více než 6 % celkové rozlohy světa. Většina této půdy zasažené solí vzniká z přirozených příčin, z hromadění solí po dlouhou dobu v suchých a poloaridních oblastech (Rengasamy 2002).

Zvětrávání matečných hornin uvolňuje rozpustné soli různých typů, zejména chloridy sodíku, vápníku a hořčíku, v menší míře sírany a uhličitany (Szabolcz 1989).

Chlorid sodný je nejrozpuštěnější a nejhojněji uvolněná sůl. Další příčinou akumulace chloridu sodného je ukládání oceánských solí nesených větrem a deštěm. Dešťová voda obsahuje 6-50 mg/kg chloridu sodného, přičemž koncentrace soli klesá se vzdáleností od pobřeží. Déšť obsahující 10 mg/kg chloridu sodného ukládá 10 kg/ha soli na každých 100 mm srážek za rok (Munns & Tester 2008).

Salinita je podle Rengasamy (2002) vlastnost půdy charakterizovaná vysokou koncentrací rozpuštěných solí, především sodíku, hořčíku a vápníku v půdním roztoku. Půdy jsou klasifikovány jako slané, když EC_e (elektrická vodivost půdního výluhu při 25 °C) překročí 4 dS/m (Richards 1954), což odpovídá koncentraci přibližně 40 mM NaCl a vytvoří osmotický tlak cca -0,2 MPa. Nicméně půdy nejsou zpravidla saturované vodou a koncentrace solí v půdě, kterou kořeny rostlin musí snášet, často několikrát přesahuje zmiňovanou koncentraci 40 mM NaCl, jak konstatuje Rengasamy (2002).

Reálná koncentrace solí v půdě pak podle Shabala et al. (2012) dosahuje většinou 80-100 mM NaCl, jelikož půda, ve které rostliny rostou, bývá sotva saturována vodou. Taková koncentrace již podstatně snižuje výnos většiny plodin, mechanismy, které jsou popsány níže, jedná se především o osmotický stres a iontovou nerovnováhu.

3.5.1 Klasifikace solí zasažených půd

Půdy zasažené solí jsou ve světě nejčastěji rozděleny do dvou skupin a jejich kombinace:

- 1) Solné půdy bez slancového horizontu,
- 2) alkalické sodné půdy s rozvinutým slancovým horizontem, což je diagnostický horizont této skupiny,
- 3) slano-sodné půdy, obsahující nadměrné množství rozpustných solí (vysoké EC_e) a také mající dostatek kationtu sodíku v kationtovém výměnném komplexu, aby ovlivnil strukturu půdy a růst rostlin (vysoká hodnota ESP), (Vargas et al. 2018).

Český klasifikační a taxonomický systém půd rozeznává v souvislosti s existencí slancového horizontu salisoly (solončak) a natrisoly (slanec), (Němeček 2001).

Další veličina, s níž se můžeme setkat, je procento výměnného sodíku (ESP). Pokud má půda vysokou hodnotu EC_e a nízkou hodnotu ESP, jedná se o půdu klasifikovanou v ČR jako kategorie salisol (půdy s výraznými znaky zasolení, se salickým diagnostickým horizontem a s obsahem rozpustných solí, vyvolávajícím vodivost nasyceného extraktu $> 8 \text{ mS}\cdot\text{cm}^{-1}$ do 0,3 m a $> 15 \text{ mS}\cdot\text{cm}^{-1}$ v salickém horizontu, ev. $> 4 \text{ mS}\cdot\text{cm}^{-1}$ při pH nad 8,5), půdní typ solončak (půda s výskytem salického horizontu s vodivostí nasyceného extraktu $> 16 \text{ mS}\cdot\text{cm}^{-1}$ do 0,8 m, se sekvencí horizontů Ah- S – Cs.), jak uvádí Němeček (2011).

ESP je množství Na^+ poutaného v kationtovém výměnném komplexu půdy. Vysoká hodnota ESP a relativně nízká hodnota EC_e značí půdu sodnou, v ČR klasifikovanou jako kategorie natrisol (půdy s natrickým horizontem se sloupkovitou strukturou ve svrchní části nebo nasyceností sorpčního komplexu do 50 cm sodíkem nad 15 %, často s albickým horizontem), půdní typ slanec (půdy se sekvencí horizontů Ah – Es – Bn – BC – C, s vyběleným horizontem, ve kterém se vytváří humusový horizont a s natrickým horizontem s nasyceností V_{Na} 15-30 %, SAR > 15 , pH 9-10 do 0,8 m) (Němeček 2001). Podle Lamond & Whitney (1992) sodné půdy zpravidla dosahují hodnoty pH nad 8,5.

Zvyšování koncentrace Na^+ v kationtovém komplexu způsobuje vytěsňování ostatních bází (Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ a další) a jejich následný splach. Dalším důsledkem zasolení a vysoké koncentrace sodíku v půdě je tedy ochuzování půdy o živiny a jejich transport dále do ekosystému. K sodným půdám se váže i nepříznivá změna struktury půdy a další degradace vlastností půdy, které jsou popsány dále.

3.5.2 Měření salinity

Nejpoužívanější vyjádření salinity půdy je na základě měření elektrické vodivosti půdního výluhu při teplotě 25 °C, EC_e ($1 \text{ dS m}^{-1} = 1,0 \text{ mmho cm}^{-1} = (\approx 0,01 \text{ mol l}^{-1} \text{ NaCl} \approx 0,06 \% \text{ NaCl})$), protože elektrická vodivost roztoku se zvyšuje přímo úměrně s obsahem solí v roztoku. Tato definice vychází z měření elektrické vodivosti půdního výluhu a vyjadřuje koncentraci rozpuštěných solí v půdě. Nicméně reálná koncentrace solí v půdě je vždy vyšší.

Salinita může být také měřena na základě koncentrace jednoho specifického iontu (mořská voda: $\text{Na}^+ = 10,77 \text{ g l}^{-1}$, $\text{Cl}^- = 19,37 \text{ g l}^{-1}$) nebo molekul (molalita kationtu sodíku $\text{Na}^+ = 0,5 \text{ mol. l}^{-1}$ v mořské vodě). Tyto jednotky mohou být použity, pokud soli v roztoku známe nebo pokud porovnáváme individuální projevy odlišných iontů, jak uvádí Orcutt & Nilsen (2000).

Nicméně ve většině případů v přírodě je salinita půdy způsobována směsí obsahující mnoho rozdílných iontů, které mohou mít každý rozdílný dopad na vývoj rostliny. K určení celkové salinity roztoku je možné použít měření osmolality. Jednotka osmol (miliosmol, mOsm) určuje celkové množství všech osmoticky aktivních látek v roztoku ($1 \text{ mol NaCl} = 2000 \text{ mOsm NaCl kg}^{-1}$ vody, mořská voda obsahuje $1100 \text{ mOsm kg}^{-1}$) (Orcutt & Nilsen 2000).

3.5.3 Příčiny salinity

Sůl v půdě může pocházet ze zvětrávání matečných hornin nebo vlivem úletu slaného aerosolu z oceánu, či může být dodávána se zálivkovou vodou (Vargas et al. 2018), protože zálivková voda téměř vždy obsahuje větší nebo menší množství solí (Orcutt & Nilsen 2000). V aridních oblastech, kde se zálivková voda pouze dodává a neprobíhá žádný přirozený splach (louhování) solí dešťovou vodou, dochází k jejich ukládání v půdě a postupnému zvyšování salinity. V půdách se nejčastěji vyskytuje chlorid sodný (NaCl), nicméně na vzniku salinity se podílejí i ionty vápníku (Ca^{2+}), hořčíku (Mg^{2+}), sírany (SO_4^{2-}), uhličitany (CO_3^{2-}), hydrogenuhličitany (HCO_3^-), dusičnany (NO_3^-), (Shabala et al. 2012; Rhoades et al. 1999). Pokud v půdě nebo v jednom jejím horizontu postupně převládne Na^+ , stávají se půdy sodické, tím se výrazně nepříznivě změní struktura půdy, její vodní kapacita a objem půdního vzduchu se nezanedbatelně zmenší (Gupta et al. 2018).

Rozeznáváme primární salinitu, která je způsobená přirozenými vlivy (hornina, vodní cyklus, reliéf, geomorfologické podmínky apod.). Vysoká hladina podzemní vody, snížená nebo žádná možnost odtoku vody a zvýšený odpar jsou nejčastější příčiny zvýšené akumulace solí v půdních horizontech (Vargas et al. 2018). Přirozená salinita vzniká podle Rengasamy (2002) tam, kde jsou nízké srážky a sůl zůstává (resp. není vyplavována) v nižších vrstvách půdního profilu. Tam se dostává především zvětráváním matečných hornin. Sůl se může z kořenové zóny vyplavovat nebo se do ní vracet vlivem sezónních srážek. Tímto zase vzniká tzv. přechodná salinita.

Sekundární salinita vzniká jako důsledek nadměrného zásobování půdy vodou a zvýšeného odparu, nedostatečným promyvem dešťovou vodou, špatnými agrotechnickými zásahy. Jak již bylo řečeno, sekundární salinita je zapříčiněna činností člověka. Hlavní příčinou je závlaha brakickou vodou a špatný systém hospodaření s vodou na pozemcích, jak uvádí Rengasamy (2006). Plochy zavlažované částečně slanou vodou jsou náchylné k zasolení kvůli zvýšenému obsahu solí ve vodě. Tato metoda se používá v aridních a ekonomicky nevyspělých oblastech (Shabala et al. 2012).

Solné a sodné půdy se vyskytují v každém klimatickém pásu. Jak konstatuje Rengasamy (2006), převládají však v aridních a semiaridních oblastech se suchou půdou, nízkým úhrnem srážek, nedostatkem živin a vysokými ztrátami kvůli evapotranspiraci. Suché půdy jsou obvykle bohaté na soli geogenního (horninového) původu, které mají tendenci se pohybovat vzhůru v půdním profilu a hromadit se v povrchové vrstvě půdy za neustálého zavlažování (Gupta et al. 2018).

Ve skutečnosti zavedení zavlažování v těchto regionech podstatně mění geohydrologické vlastnosti půd, což často vede k hojným pohybům solí z dolního do horního horizontu (Smedema & Shiati 2002).

Zavlažovaná půda představuje podle Munns (2005) pouze 15 % z celkové plochy obdělávané půdy, protože dosahuje dvojnásobné produkce než půda zavlažovaná deštěm, produkuje jednu třetinu světové potravy.

Schopnost rostlin růst v podmínkách s vysokou koncentrací solí v půdě se intenzivně studuje. Především kvůli stoupajícímu ohrožení zemědělských půd zasolením. Z 1 500 milionů ha zemědělské půdy bez závlahy je 32 milionů ha (2 %) v různé míře ovlivněno sekundární slaností. Ze současných 230 milionů ha zavlažované půdy je postiženo solí 45 milionů ha, tj. 20 % (FAO 2009). Podle Wicke et al. (2011) je v současnosti na celém světě zasaženo solí více než 1100 milionů hektarů půdy.

Nesmíme opomenout i skutečnost, že s postupem času bude stoupat tlak na zvyšování produktivity zemědělství kvůli narůstajícímu počtu obyvatel planety.

Nejvíce ohrožené jsou plochy v suchých a polosuchých oblastech, především vzhledem k výskytu solí samotných v podloží nebo v důsledku závlahy částečně slanou vodou, což se týká přímořských oblastí (Shabala et al. 2012).

Dále je to s ohledem na podobnosti adaptací rostlin na stres ze zasolení s adaptacemi na stres ze sucha a jiných faktorů. Jedná se především o pochopení ekologie zasolených stanovišť ve vztahu k širším místním poměrům, fyziologii halofytních rostlin s ohledem na jejich toleranci k tomuto faktoru prostředí a využití těchto mechanismů v rámci genetických úprav stresu odolnějších rostlin (Bohnert & Jensen 1996).

Obecně mají druhy rostlin tolerantní k solím, koncentrace Na^+ a Cl^- v listech vyšší, než je koncentrace ve vnějším prostředí. To platí zejména pro halofyty a netolerantní glykofyty, jako je například ječmen, kde je patrná tato vlastnost tolerance pletiv. Jak zdůrazňuje Kosová et al. (2017), obilniny včetně pšenice a ječmene se v případě sucha ve vegetativním stadiu snaží uplatňovat strategii stresové avoidance, tj. zachování optimální hydratace rostlinných

pletiv i v případě mírného stresu (sucha, salinity apod.), k čemuž využívají různé mechanismy adaptací, které jsou popsány v kapitole Adaptace a aklimace.

Takové rostliny musí rozdělit většinu iontů Na^+ a Cl^- ve vakuolách listů, aby udržely cytosolické a organelární koncentrace pod toxickými hodnotami, a pomocí organických osmolitů (a K^+) vyrovnat osmotický tlak v těchto cytoplazmatických kompartmentech (Shabala 2013).

Koncentrace, při které se ionty Na^+ nebo Cl^- stávají toxickými v cytoplazmě, není přesně známá a je prioritní oblastí pro výzkum, konstatují Munns & Gilliam (2015). Odhadovaná koncentrace v cytoplazmě se pohybuje okolo 30 mM Na^+ (Munns & Tester 2008; Conn & Gilliam 2010), zatímco chloroplasty a mitochondrie tolerují i 100–200 mM Na^+ a Cl^- (Flowers et al. 2014).

Je známo více než 100 čeledí rostlin, které zahrnují halofytní rody. Nicméně většina čeledí zahrnuje méně než 10 halofytních rodů, kromě čeledi *Chenopodiaceae*, která čítá zhruba 350 halofytních druhů (Orcutt & Nilsen 2000). *Amaranthaceae* je jedinou a největší čeledí, jejíž některé rody vykazují vlastnosti „obligátních halofytů“ (Barbour 1970), viz Tabulka 3.

Flowers et al. (1977) to definovali jako závazný požadavek na vysoké koncentrace iontů pro optimální růst. To znamená: tyto halofyty nejen tolerují vysoké hladiny zasolení v hydroponické kultuře (tj. 400–600 mM NaCl, což představuje slanost mořské vody). K dosažení optimálního růstu také vyžadují značné úrovně salinity (tj. 200 až 300 mM NaCl, což je 35 až 55 % salinity mořské vody, jak také uvádí Katschnig et al. (2013).

Tito autoři dále konstatují, že RGR (relativní rychlost růstu) *Salicornia dolichostachya* při 300 mM NaCl je 123 % oproti 50 mM NaCl. To platí pro sušinu s popelovinami a bez nich, což znamená, že stimulace růstu při 300 mM NaCl není způsobena akumulací anorganického Na^+ , K^+ a Cl^- .

3.6 Vliv salinity půdy na růst rostlin

Škodlivé účinky soli (NaCl) na rostliny lze podle Munns (2002) rozdělit na osmotické a iontové účinky. Munns (2002) dále předpokládá, že růst rostlin je zpočátku inhibován (fáze 1) buněčnými odpověďmi na osmotické účinky soli, která se nachází mimo kořeny v půdě; později ve druhé odpovědi (fáze 2) je růst dále inhibován toxickými účinky nadměrné akumulace soli v rostlině (iontové účinky soli). Při pokusech oddělit tyto fáze byly účinky iso-osmotických roztoků, jako je polyethylenglykol (PEG), manitol nebo různé koncentrace směsí solí, srovnávány s účinky samotného NaCl (Yeo et al. 1991; Munns 2002; Umezawa et al. 2002).

S vysokou koncentrací iontů v půdě je často spojena snížená dostupnost kyslíku, vody, změna struktury půdy a změna pH. Taková prostředí mohou také dosahovat toxických koncentrací bóru a selenu, jak uvádí Orcutt & Nilsen (2000). Kombinované působení těchto specifických iontů může vyvolávat synergické nebo protikladné odezvy v rostlinách. Dále Bernstein (1975)

konstatuje, že kombinace působení více iontů (směs solí) má nižší negativní dopad na růst rostlin než ekvimolární koncentrace jednoho iontu.

Okamžitá odezva glykofytní rostliny na zvýšení koncentrace solí v půdě je snížení tvorby listů a v důsledku toho je redukována celá listová plocha. Tato reakce nastává v důsledku snížení příjmu vody (Orcutt & Nilsen 2000).

3.6.1 Osmotický stres

Koncentrace solí v půdním výluhu od 4 dS m⁻¹ nebo 40 mM NaCl vytváří osmotický tlak zhruba -0,2 MPa, který již zabraňuje rostlinám v dostatečném příjmu vody (Shabala et al. 2012). Snížení stomatální vodivosti a příjmu CO₂ (výměny plynů) omezuje rychlost fotosyntézy, která spolu s pomalejší tvorbou plochy asimilujících listů snižuje tok asimilátů do meristematických a rostoucích pletiv rostliny, a to jak listů, tak i kořenů (i když listy jsou často více postiženy než kořeny), (Munns & Sharp 1993). Jak dokládá práce Bernsteina (1975), velmi záleží na způsobu průniku solí do rostliny. V práci tohoto autora bylo zjištěno, že pokud byla rostlina (*Capsicum frutescens*) zavlažována postřikem na listy mírně slanou vodou (1000 mg/l) častěji, způsobovalo jí to mnohem rozsáhlejší poškození listů a snížení výkonosti než méně časté zalévání koncentrovanější vodou (2000 mg/l) přímo ke kořenům. Snížená rychlost růstu listů po zvýšení salinity půdy je primárně způsobena osmotickým účinkem soli kolem kořenů. Náhlé zvýšení salinity půdy způsobuje, že buňky listů ztratí vodu, ale tato ztráta objemu buněk a turgoru je přechodná (Passioura & Munns 2000).

Během několika hodin buňky obnoví svůj původní objem a turgor v důsledku osmotického přizpůsobení, ale přesto se rychlost prodlužování buněk snižuje (Passioura & Munns 2000; Fricke & Peters 2002). V průběhu dnů vede snížení prodlužování buněk a také buněčného dělení k pomalejšímu utváření listů a ke snížení jejich velikosti. Rozměry buněk se tak mění s větším zmenšením plochy než tloušťka, takže listy jsou menší a tlustší (Shabala et al. 2012). Při mírném stresu ze zasolení bývá inhibice laterálního vývoje výhonků zřejmá během týdnů, a v řádu měsíců se objeví škodlivé účinky na reprodukční vývoj, který spočívá především v útlumu kvetení a redukcii počtu květů. Během této doby může dojít ke ztrátě především starších listů, jak uvádí Shabala et al. (2012). Podle těchto autorů nicméně vývoj nových listů nadále pokračuje. Všechny uvedené změny v růstu rostliny jsou odpovědí na osmotický účinek soli a jsou podobné reakcím na stres ze sucha.

Snížení vývoje listů je způsobeno solí mimo kořeny. Tvzení, že toto snížení je do značné míry způsobeno osmotickým účinkem soli, je podpořeno experimenty používajícími smíšené soli, jako je koncentrovaný Hoaglandův živný roztok (Termaat & Munns 1986) nebo jiné jednotlivé soli, například KCl a neiontové rozpuštěné látky, např. manitol nebo polyethylenglykol (PEG), (Yeo et al. 1991). Dopad těchto roztoků na rozvoj listů byl podobný jako výše zmiňovaný účinek NaCl.

Podobná situace nastává u kořenů, což se může zdát jako paradox, protože kořeny jsou přímo vystaveny soli, zatímco listy ne, ale jejich kontrola vychytávání spojená se schopností

exudovat nadměrné množství solí jim umožňuje přesně kontrolovat obsah soli a vyhnout se toxicitě (Shabala et al. 2012).

Jak je uvedeno výše, salinita půdy inhibuje růst rostlin především působením osmotického stresu a zhoršením možnosti příjmu vody kořeny, a to vede ke snižování buněčného turgoru (zásobování pletiv vodou). Aby byl zachován normální růst, musí rostliny provést adaptaci na zvýšenou vnější osmolalitu. Toho lze dosáhnout akumulací různých molekul v cytoplazmě, které působí proti vnějšímu osmotickému tlaku. Rostliny využívají tři hlavní způsoby osmotického přizpůsobení (Shabala & Shabala 2011).

a) mohou akumulovat řadu organických osmolitů (tzv. kompatibilní soluty-podle Delauney & Verma (1993) jsou cukry, polyoly, aminokyseliny, kvartérní amoniové sloučeniny), a to zvýšením jejich absorpce z vnějšího prostředí,

(b) osmotické úpravy lze dosáhnout také *de novo* syntézou kompatibilních solutů,

(c) nebo mohou pro osmotické přizpůsobení používat anorganické ionty více než organické osmolity a zvyšovat hromadění Na^+ , Cl^- a K^+ .

Každá z těchto možností má své výhody a nevýhody. Nejvýhodnější možností se jeví absorpce organických osmolitů. Obvykle se rozlišují čtyři hlavní třídy osmolitů (Delauney & Verma 1993): cukry, polyoly, aminokyseliny a kvartérní amoniové sloučeniny. Zpravidla se jedná o malé ve vodě rozpustné molekuly, které se mohou akumulovat v buňkách ve vysokých koncentracích bez ovlivnění metabolických reakcí uvnitř buňky. Zpravidla povede akumulace těchto netoxických (tedy kompatibilních) osmoticky aktivních solutů ke zvýšení buněčné osmolarity, což zapříčiní sycení pletiv vodou nebo alespoň povede ke snížení odtoku z buněk, čímž se poskytne buňkám turgor nezbytný pro jejich elongaci (Shabala & Shabala 2011). Ve většině případů je však koncentrace těchto organických osmolitů v půdě extrémně nízká, a proto tato možnost není prakticky životaschopná. Tyto rozpuštěné organické látky mají také pozitivní vliv na ochranu subbuněčných struktur před negativním působením volných kyslíkových radikálů (Mořková et al. 2014).

Místo spoléhání se na omezené množství organických osmolitů v půdě většina rostlin zvyšuje jejich produkci *de novo* (přímo v pletivech). Výsledkem je, že množství organických osmolitů se může mnohonásobně zvýšit, když jsou rostliny konfrontovány s osmotickým stresem nebo suchem (Bohnert et al. 1995; Sakamoto & Murata 2000).

Existuje však několik hlavních překážek, které způsobují, že tato strategie není příliš výhodná:

(a) syntéza kompatibilních roztoků *de novo* je extrémně nákladná na energii. Musí být vynaloženo 30 až 80 M ATP k syntéze 1 M různých kompatibilních solutů (Raven 1985).

(b) Biosyntéza kompatibilních solutů je poměrně pomalý proces, který probíhá v rámci hodin až dnů. Nicméně při nástupu stresoru je důležité reagovat rychle, a proto pro vyrovnání se se stresem je vyžadováno mnohem rychlejší osmotické přizpůsobení.

(c) Koncentrace organických osmolitů v pletivech jsou velmi nízké (dokonce i když se mnohonásobně zvyšují v podmínkách stresu) a obvykle nepřekračují několik mM (Igarashi et al. 1997; Shen et al. 1997), což je příliš málo na to, aby byla rostlina schopna takto přizpůsobit celé soubory pletiv.

V současné době je obecně přijímáno, že *de novo* syntéza organických osmolitů se zapojuje do osmotické úpravy pouze v malých buněčných kompartmentech, jako jsou cytosol nebo chloroplasty, ale nemůže generovat buněčný turgor potřebný k udržení růstu pletiva v podmínkách stresu (Shabala et al. 2012).

Realizovatelnou alternativou energeticky drahého a poměrně pomalého procesu biosyntézy osmolitů je osmotická úprava pomocí anorganických iontů. Přímé experimenty s použitím jednobuněčné tlakové sondy ukázaly 90% zvýšení turgoru u buňky rhizodermis rodu *Arabidopsis*. Toho bylo dosaženo během 40 minut zvýšeným vychytáváním iontů K^+ , Na^+ a Cl^- (Shabala & Lew 2002). Ve skutečnosti lze retence vody v buňce dosáhnout stejně dobře zvýšenou koncentrací organických i anorganických molekul. Ion K^+ se zdá být pro tuto roli vhodný; za stresových podmínek však elektrochemické gradienty v buňce upřednostňují ztrátu draslíku, nikoli jeho absorpci. Dva další ionty, Na^+ a Cl^- , jsou velmi hojné ve vnějším prostředí během působení salinity půdy. Shabala et al. (2012) tak konstatují, že proto mohou být použita jako „levná“ osmotika k udržení normálního buněčného turgoru.

Bohužel jsou oba tyto ionty toxické ve vysokých koncentracích v buňce a mohou způsobit vážné narušení buněčného metabolismu. S několika výjimkami pro extremofilní organismy je dokázáno (Oren 1999), že enzymatická aktivita je podstatně inhibována zvýšenými hladinami cytosolického Na^+ , bez ohledu na to, zda se jedná o halofyt nebo glykofyt. Účinná sekvestrace ve vakuole je tedy naprosto nezbytná. Přesto čerpání jednoho molu Na^+ proti elektrochemickému gradientu do vakuoly požaduje pouze 3,5 M ATP, což je jen desetina množství potřebného k *de novo* syntéze jednoho molu organického osmolitu (Shabala & Shabala 2011).

3.6.2 Iontová nerovnováha

Druhý problém, který je způsoben salinitou půdy, je toxicita kationtu Na^+ a iontová nerovnováha v buněčném cytosolu. Vzhledem k podobnosti fyzikálně – chemických vlastností mezi Na^+ a K^+ (tj. iontovým poloměrem a energií iontové hydratace), dřívějším obsazením hlavních vazebných míst kationtem K^+ v klíčových metabolických procesech v cytoplazmě, jako jsou enzymatické reakce, syntéza proteinů a funkce ribozomů (Marschner 1995). S více než 50 cytoplazmatickými enzymy, které jsou aktivovány K^+ , je narušení

metabolismu buňky velmi závažné, jak uvádí Shabala & Cuin (2008). Podle těchto autorů k tomu dochází jak v pletivech kořenů, tak i v pletivech listů. Salinita rovněž ovlivňuje schopnost rostliny získávat a metabolizovat další esenciální živiny, jako je vápník, dusík, fosfor a hořčík. K tomuto procesu přispívá několik významných faktorů, které Shabala & Cuin (2008) rozdělili do následujících skupin:

1. Vysoké koncentrace Na^+ v půdě podstatně snižují aktivitu mnoha esenciálních živin, což je činí méně dostupnými pro rostliny. Přítomnost 100 mM NaCl v půdním roztoku má za následek téměř trojnásobný pokles aktivity Ca^{2+} .
2. Na^+ může soutěžit přímo v místech příjmu s mnoha esenciálními kationty, jako je K^+ , Mg^{2+} nebo NH_4^+ . Což ovlivnit jak nízko afinitní (např. neselektivní kationtové kanály, NSCC), tak vysoce afinitní (HKT) draselné transportéry.
3. Významná membránová depolarizace nastává, když kationt Na^+ prochází plazmatickou membránou. Taková depolarizace znemožňuje pasivní absorpci mnoha esenciálních kationtů a zároveň dramaticky zvyšuje odtok některých z nich (např. úbytek K^+ přes depolarizačně aktivované K^+ kanály s korekcí směrem ven).
4. Zvýšená de novo syntéza různých kompatibilních rozpuštěných látek použitých pro ochranu před osmotickým stresem za podmínek fyziologického roztoku výrazně snižuje dostupnou zásobu ATP, což činí příjem vysoce afinitních kationtů ještě problematičtější. To také významně snižuje příjem aniontů jako je NO_3^- nebo PO_4^{3-} , protože jejich transport je aktivován aktivitou H^+ -ATPázy.

3.6.3 Oxidační stres

Oxidační stres je definován podle Shabala et al. (2012) jako toxický účinek chemicky reaktivních forem kyslíku (ROS), které se nejčastěji objevují jako tzv. volné radikály (Tabulka 4) na biologické struktury. Podle Neill et al. (2002) dochází k porušení rovnováhy mezi produkcí a odbouráváním ROS. Většina těchto ROS vzniká zpravidla při oxidačně-redukčních reakcích v buňkách. Nejčastěji se jedná o redukci kyslíku během elektronového transportu v mitochondriích nebo fotolýze vody chloroplastovým elektronovým transportním řetězcem (Piterková et al. 2005). Dále podle těchto autorů produkce singletového kyslíku následně stimuluje vznik dalších aktivních forem kyslíku, například peroxidu vodíku, superoxidového nebo hydroxylového radikálu. Podle Shabala et al. (2012) je hlavním zdrojem produkce volných radikálů peroxidace buněčné stěny a aminooxidáza, NADPH oxidáza v plazmatické membráně, mezibuněčné oxidázy a peroxidázy v mitochondriích a peroxisomech. Uzavření průduchů způsobené osmotickým stresem a nahromadění vysokých koncentrací Na^+ v cytosolu při zasolení má za následek snížení intenzity fotosyntézy, a tím redukuje schopnost rostlin plně využít světlo, které dopadlo na fotosynteticky aktivní barviva. Toto vede k tvorbě ROS v zelených pletivech rostlin. Škodlivé účinky ROS jsou výsledkem jejich schopnosti způsobit peroxidaci lipidů v buněčných membránách, poškození DNA, denaturaci

proteinů, oxidaci organických sloučenin, rozklad pigmentů a poškození enzymatické aktivity (Scandalios 1993; Noctor & Foyer 1998).

Tabulka 4: Aktivní formy kyslíku v rostlinách (převzato a upraveno, Piterková et al. 2005)

Sloučenina	Zkrácené značení
Singletový kyslík	$^1\text{O}_2$
Superoxidový anion-radikál	$\text{O}_2^{\cdot-}$
Hydroxylový radikál	OH^{\cdot}
Hydroxylový ion	OH^-
Perhydroxylový radikál	$\text{O}_2\text{H}^{\cdot}$
Peroxid vodíku	H_2O_2

Piterková et al. (2005) potvrzují, že ROS a především hydroxylový radikál působí destruktivně na lipidy, nukleové kyseliny a proteiny. Dále je důležitou vlastností ROS skutečnost, že také fungují jako signální molekuly kontrolující obranné mechanismy buňky a hrají velmi významnou roli v procesu programované buněčné smrti (PCD).

Jak konstatují Shabala et al. (2012) jsou mitochondrie klíčovými hráči v redoxní homeostáze a signalizaci rostlinných buněk. Díky fotosyntéze fungují mitochondrie rostlin často v prostředí bohatém na kyslík a sacharidy. Toto poněkud jedinečné prostředí vyžaduje rozsáhlou flexibilitu v elektronových transportních drahách a přidružených enzimech spojených s NAD (P). Dřívější koncepty, které považovaly mitochondrie za sekundární organelu vedle chloroplastů jako energetické centrum buněk, s rolemi v buněčné proliferaci, smrti a stárnutí popsanými převážně analogií k živočišným buňkám, byly nahrazeny novým přístupem integrované buněčné energie a redoxního metabolismu zahrnující mitochondrie a chloroplasty (Noctor et al. 2007).

Obecně je produkce volných radikálů zapříčiněna narušením dvou klíčových metabolických drah, fotosyntézy a dýchání. Rostliny reagují na stres ze slaneho prostředí snížením stomatální vodivosti pro minimalizování ztrát vody. Výsledkem je, že množství absorbovaného světla je větší než jeho reálná spotřeba pro fotosyntézu (Ozgur et al. 2013). To zvýší rychlost transportu elektronů fotosystémy a výsledkem je zvýšená produkce ROS, především $\text{O}_2^{\cdot-}$ a $^1\text{O}_2$ (Allakhverdiev et al. 2002).

Mezi nejvýznamnější zdroje ROS v rostlině patří především NADPH-oxidáza, dále aminooxidáza a peroxidáza vázaná na buněčnou stěnu, jak uvádí Dat et al. (2000). Shabala et al. (2012) potvrzují a přidávají ještě mezibuněčné oxidázy a peroxidázy v mitochondriích, chloroplastech a peroxisomech. Z organel jsou nejvýznamnějším zdrojem ROS fotosyntetické organely (chloroplasty), (Dat et al. 2000), především proto, že při absorpci záření asimilačními pigmenty se v nich soustřeďuje velké množství energie a současně se během světelné fáze fotosyntézy zvyšuje koncentrace kyslíku, který vzniká při fotolýze vody ve fotosystému II (Piterková et al. 2005).

Mitochondriální dýchání je další významný zdroj nadprodukce ROS způsobené salinitou. Redukce zásoby ubichinonu (koenzymu Q10) způsobená stresem ze salinity dovolí elektronům unikat z komplexů I. a III. mitochondriálního elektronového transportního řetězce do molekulárního kyslíku což vede k produkci O_2^- (Noctor et al. 2007; Miller et al. 2010).

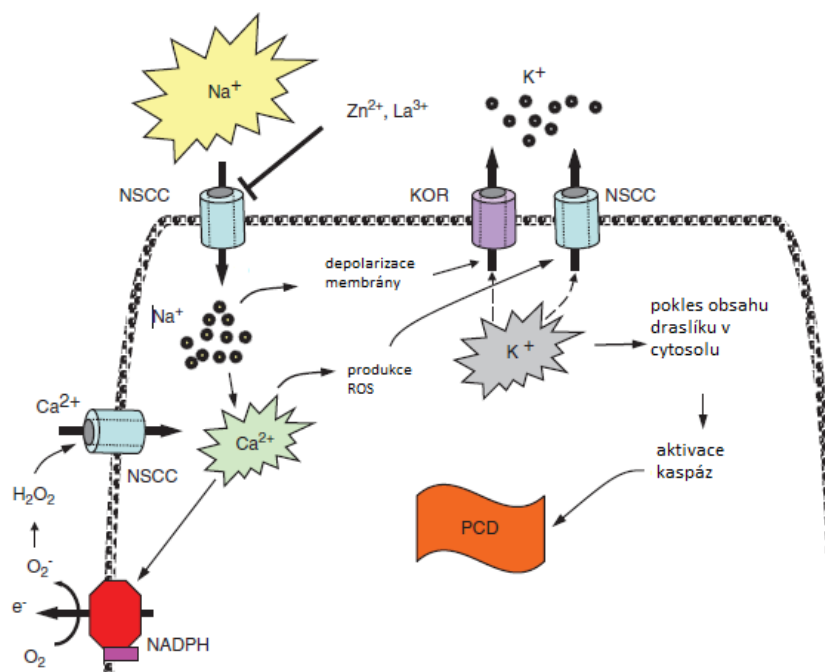
Noctor et al. (2007) konstatují, že elektrony, které redukují ubichinon, mohou být přeneseny do komplexu III a poté do komplexu IV COX-cytochrom c oxidáza, nebo AOX-alternativní oxidáza.

Podle Ottow et al. (2005) plané halofytní druhy rostlin zvyšují několikanásobně aktivitu alternativní oxidázy (AOX), aby odstranily elektrony z místa akumulace koenzymu Q10 (ubichinon) a přenesly je k syntéze kyslíku za vzniku vody, čímž dojde k potlačení škodlivého vlivu volných radikálů (Millar et al. 2011).

Je důležité, že produkce ROS při působení solí neprobíhá pouze v listech, nýbrž i v kořenech, jak konstatují Luna et al. (2000); Mittler (2002); Miller et al. (2008).

Demidchik et al. (2010) potvrzují, že expozice kořenů druhu *Arabidopsis* sp. 100 mM roztokem NaCl vyústila až k trojnásobnému zvýšení koncentrace hydroxylových radikálů, přičemž vystavení kořenů koncentraci 250 mM vedlo k produkci radikálů, která se rovnala 4,5násobku normální koncentrace.

K akumulaci ROS v kořenech dochází velmi rychle (během několika minut) a má okamžitý a velmi významný dopad na buněčný metabolismus, kdy ROS přímo aktivuje vápenaté kanály plazmatické membrány, které vyvolávají rychlé vychytávání Ca^{2+} (Demidchik et al. 2003).



Obrázek 9: model ionově specifické signalizace během PCD v rostlině. KOR-depolarizačně aktivované K⁺ kanály směřující ven, NSCC-neselektivní kationtové kanály, PCD-programovaná buněčná smrt, ROS-kyslíkové radikály, (převzato a upraveno, Shabala 2009).

Výsledné zvýšení cytosolického Ca^{2+} aktivuje NADPH-oxidázu a způsobuje další zvýšení koncentrace Ca^{2+} pomocí mechanismů pozitivní zpětné vazby (Lecourieux et al. 2002). Je také známo, že ROS aktivují určitou skupinu pro K^+ propustných kationtových kanálů NSCC (neselektivní kationtové kanály), (Demidchik et al. 2003), což má za následek masivní únik K^+ z cytosolu a rychlý pokles cytosolické skupiny K^+ (Shabala et al. 2006). Shabala (2009) potvrzuje, že zvýšení koncentrace kationtů Ca^{2+} , vyčerpání zásoby K^+ aktivuje kaspázy a programovanou buněčnou smrt (PCD); (graficky vyjádřeno v Obrázek 9).

Jak uvádí Shabala et al. (2012), salinitou způsobená PCD byla v kořenech rostlin pozorována již 1 hodinu po vystavení stresu, což je účinkem srovnatelné s osmotickým stresem způsobeným slaným prostředím. Jak konstatují Noctor et al. (2007) programovaná buněčná smrt a růst nových buněk v rostlinných orgánech probíhá v těsné blízkosti a je klíčový pro udržení redoxní homeostázy.

3.6.4 Dopady na vývoj a růst

Sůl v půdní vodě inhibuje růst rostlin ze dvou důvodů:

1. Přítomnost solí v půdním roztoku snižuje schopnost rostliny sát kořeny vodu, a to vede ke snížení míry růstu. Označujeme to jako osmotický efekt nebo pouze jako vodní deficit způsobený salinitou.

2. Pokud do rostliny vstoupí nadměrné množství solí v transpiračním proudu, dojde k poškození buněk v transpirujících listech, a to může způsobit další redukci růstu. Tuto situaci můžeme nazvat efekt přebytku iontů ze salinity (Greenway & Munns 1980).

Definice tolerance rostlin vůči soli v půdě je obvykle uváděna jako procentuální produkce biomasy ve slané půdě ve srovnání s rostlinami v normální půdě během delšího časového období. U pomalu rostoucích, dlouho žijících nebo planých druhů je často obtížné posoudit snížení produkce biomasy, takže se často používá procentuální přežití (Shabala et al. 2012). Munns (1993) uvádí, že sůl v půdním roztoku snižuje míru vývoje nových listů a v menší míře růst kořenů, snižuje stomatální vodivost a tím i fotosyntézu. Buněčné a metabolické procesy, kterých se to týká, jsou velmi podobné jako u rostlin zasažených suchem, jak konstatuje Munns (2002). Rychlost produkce nových listů do značné míry závisí na vodním potenciálu půdního roztoku, stejně jako u rostliny zatížené suchem (Shabala et al. 2012).

Solí samy o sobě se nehromadí v meristematických pletivech v koncentracích, které by mohly inhibovat růst. Meristematická pletiva jsou zásobována z floému, který sůl nevede, a rychle se prodlužující buňky pojmu sůl, která přichází xylémem do vakuol. Shabala et al. (2012) konstatují, že sůl absorbovaná rostlinou přímo nemůže inhibovat růst nových listů.

Sůl uvnitř rostliny zvyšuje míru senescence listů. Pokračující transport soli do transpirujících listů po dlouhou dobu nakonec vede k velmi vysokým koncentracím Na^+ a Cl^- a listy posléze odumírají. Míra odumírání listů je rozhodující pro přežití rostliny. Jsou-li nové listy kontinuálně vytvářeny rychleji, než staré listy umírají, pak existuje dostatek asimilujících listů, aby rostlina mohla produkovat semena, i když v menším počtu. Pokud však míra

odumírání listů převyšuje rychlost produkce nových, rostlina nemusí přežít dostatečně dlouho, aby vytvořila semeno (Shabala et al. 2012).

Tyto dvě výše zmíněné reakce vedou ke dvoufázové růstové odezvě rostlin na salinitu v průběhu času (Munns 1993; Munns et al. 1995). První fáze redukce růstu je rychle patrná a je způsobena solí mimo kořeny. Pak přichází druhá fáze redukce růstu, která trvá déle a jejím výsledkem je vnitřní poškození. Počáteční snížení růstu je způsobeno osmotickým účinkem soli mimo kořeny a tím, co odlišuje rostlinu citlivou na sůl od tolerantnější rostliny, je neschopnost zabránit soli v dosažení toxických hladin v transpirujících listech v průběhu času.

3.6.5 Metabolické poruchy

Výraznou reakcí rostlin na zasolení je podle Shabala et al. (2012) snížení stomatální vodivosti. Tento pokles napětí v buňkách průduchů je způsoben osmotickým efektem vyvolaným solí mimo kořeny. Salinita ovlivňuje stomatální vodivost rychle: nejprve a přechodně kvůli narušeným vodním vztahům a krátce poté díky lokální syntéze ABA (kyseliny abscisové), (Fricke et al. 2004). V asimilujících pletivech bylo detekováno krátkodobé zvýšení ABA během 10 minut po přidání 100 mM NaCl k rostlinám ječmene, jak dokládá práce Fricke et al. (2006). Podle těchto autorů rychlost zvýšení koncentrace ABA naznačuje její lokální syntézu, spíše než transport z kořenů. Nově snížená rychlost transpirace se však stabilizovala během několika hodin, zatímco hladiny ABA v pletivech se vrátily na kontrolní koncentrace (Fricke et al. 2004).

Uvedená stomatální odpověď je pravděpodobně regulována kořenovými signály, ty jsou shodné s rostlinami, které trpí vodním deficitem (Davies et al. 2005), což dokládá uzavírání průduchů v rostlinách, které byly pěstovány ve slané půdě (100mM NaCl) a jejichž turgor byl udržován na vysoké úrovni použitím vyrovnávacího tlaku (0,48 MPa) tím, že rostliny byly pěstovány v komorách s kořeny pod vyšším tlakem. Při pokusu bylo zjištěno, že tlakovými komorami byl turgor postižených rostlin viditelně zvýšen (ačkoliv nebyl přímo měřen), ale neměl vliv na růst a vývoj, který byl v podstatě stejně narušený jako u kontrolních rostlin se slanou půdou a bez vyrovnání tlaku (Termaat et al. 1985).

Jak uvádí James et al. (2002), rychlost fotosyntézy na jednotku plochy listů v rostlinách s vpravenou solí je často nezměněna, i když je snížena propustnost průduchů. Tento paradox je vysvětlen změnami anatomie buněk, které vedou ke vzniku menších a tlustších listů, tím pádem vedou k větší hustotě chloroplastů na jednotku plochy listu. V každém případě zmenšení plochy listů v důsledku salinity znamená, že fotosyntéza v rostlině je vždy zasažena (Shabala et al. 2012).

Odolnost vůči různým abiotickým stresům (salinita, sucho, teplo apod.) si z velké části žádá od rostliny schopnost rozptýlit nadměrné záření ve chvíli působení stresoru (Chaves et al. 2009). Účinky vodního stresu na fotosyntézu, ať už kvůli nízké půdní vlhkosti nebo vysoké slanosti půdy, jsou buď přímé (omezení difuze prostřednictvím stomat a mezofylu a změny

ve fotosyntetickém metabolismu) nebo sekundární, jako je oxidační stres vznikající superpozicí více stresů (Chaves et al. 2009).

Při vysoké koncentraci solí v půdě se mohou postupně v listech nadměrně hromadit ionty (Na^+ , Ca^+ , Cl^- , K^+), ty se nejčastěji hromadí v apoplastu a způsobují dehydrataci mezofylových buněk (Orcutt & Nilsen 2000). Dále se mohou hromadit v cytoplazmě a inhibovat enzymy podílející se na metabolismu uhlohydrátů, nebo se mohou hromadit v chloroplastech a ovlivňovat fotosyntetické procesy. Munns & Tester (2008) konstatují, že s největší pravděpodobností je škoda způsobena spíše kationtem Na^+ než aniontem Cl^- . Též toxický účinek sodíku by mohl působit přímo na fotosystémy nebo na homeostázi pH v důsledku poškození mechanismů toku kationtů Na^+ vázaných na H^+ .

S nástupem stresu způsobeného salinitou není snížená rychlost fotosyntézy jednoznačně příčinou snížení růstu z důvodu změny rychlosti růstu listů popsané dříve (Cramer & Bowman 1991; Passioura & Munns 2000; Fricke et al. 2004).

Munns et al. (2000) uvádí, že vlivem snížené míry růstu dojde k významnému růstu množství uloženého asimilátu. Nicméně zpětná regulace rostliny zapříčiní snížení produkce, aby udržela uhlíkovou rovnováhu (Paul & Foyer 2001).

Uhlíková bilance rostliny během období vodního stresu, ať už ze sucha nebo salinity, závisí na stupni a rychlosti poklesu produkce fotosyntézy během deficitu vody (Chaves et al. 2009).

Pokud se stres vyvíjí pomalu a fotosyntéza pokračuje s malým poklesem, metabolismus uhlohydrátů je přesun z růstových procesů do souborů rozpustných uhlohydrátů, které poskytují osmotickou úpravu, a na zásobní sloučeniny (škrob, fruktan), které poskytují zdroj energie pro nový růst, pokud je stres zmírněn deštěm nebo zavlažováním. Když je však stres silný a starší listy předčasně stárnou, pak se uhlíková bilance stane zápornou a rostlina uhynie (Shabala et al. 2012). Náklady na osmotické přizpůsobení také ovlivňují rovnováhu uhlíku v rostlině, kdy k osmotické úpravě není nutná pouze odchylka asimilátu z růstu do rozpustných sacharidových zásob. ATP je potřebné pro syntézu specifických kompatibilních rozpuštěných látek, příjem a rozdělení Na^+ a Cl^- . To vyžaduje značné odklonění respirační energie (Shabala et al. 2012).

3.6.6 Toxicita Na^+ a Cl^-

Ionty sodíku musí být v buňkách rozptýleny tak, aby koncentrace v cytoplazmě a organelách byly udržovány na nízké úrovni a nezvyšovaly se nad danou hladinu, i když se množství buněk nebo pletiv v průběhu času zvyšuje. Tato kritická koncentrace pro cytosolovou složku cytoplazmy je podle Munns & Tester (2008) řádově 10–30 mM, ale pro některé další organely může být vyšší.

Na^+ je často označován jako toxický iont, nebo alespoň potenciálně toxický, neboť některé C_4 rostliny bez něj nemohou růst a mnoho C_3 rostlin má prospěch z nízkých koncentrací Na^+ v půdě (Kronzucker et al. 2013). Překvapivě je málo známé, proč je Na^+ toxický a při jaké koncentraci se stává toxickým. Cheeseman (2013) poukázal na komplexní vztahy mezi

koncentracemi bílkovin a elektrolytů v cytosolu v tom, že struktura bílkovin, iontová síla a stabilita proteinových komplexů jak v membránách, tak v cytosolu velmi závisí na hustotě náboje a také na individuálních vlastnostech iontů.

Kde přesně Na^+ v buňce škodí, není známo. Shabala et al. (2012) uvádí, že chloroplasty nejsou na kation sodíku zvláště citlivé. S největší pravděpodobností jde o narušení enzymů nebo metabolického procesu v cytosolu nebo v mitochondriích. Není ani známá přesná koncentrace, kdy se kation stává toxickým, protože není známá ani jeho optimální koncentrace.

3.6.7 Na^+ v cytosolu

Přímé měření koncentrací Na^+ v cytosolu je obtížné, protože jeho objem je velmi malý, jen tenká vrstva 1–2 μM mezi buněčnou stěnou a organelami. Jediná studie *in vivo* na rostlinách byla na kortikálních buňkách kořenů ječmene rostoucích ve 200 mM NaCl. Použitím kationově specifických elektrod bylo zjištěno 2–28 mM cytosolického Na^+ a překvapivě nízká koncentrace K^+ 40–60 mM (Carden et al. 2003).

Uskutečnilo se měření buněk s malými vakuolami, které se nacházejí v meristémech rostlin a v mikrořasách. Data z těchto měření ukazují na koncentrace Na^+ v rozmezí 20–50 mM. Studie provedené na řase *Chlorella* sp. pěstovaných při 100 a 335 mM NaCl zjistila pouze 21 mM Na^+ (Greenway & Setter 1979).

Analýzy růstových vrcholů a kořenových špiček zjistily koncentraci 20–50 mM Na^+ v rostlinách, které byly vystaveny středně vysokým koncentracím NaCl v půdě (Munns et al. 1988; Lazof & Läuchli 1991; Zhong & Läuchli 1994; Munns & Rawson 1999). Z toho lze usoudit, že normální koncentrace Na^+ v cytosolu je asi 10 mM.

Podle Shabala et al. (2012) studie *in vitro* enzymů ukázaly, že Na^+ začíná inhibovat enzymy v koncentracích nad 30 mM NaCl. Nicméně ve studii autorů Greenway & Osmond (1972) byla prokázána stimulace aktivity enzymů: malátdehydrogenázy (MDH), aspartát transamináza (AST), glukózo-6- fosfát dehydrogenáza (G6PD), isocitrát dehydrogenáza (ICD) izolovaných z halofytu *Atriplex spongiosa* a glykofytu *Phaseolus vulgaris*, a dále bylo zjištěno, že do koncentrace 30 mM NaCl nastává stimulace aktivity enzymů a významný pokles aktivity nastal až při koncentracích nad 100 mM NaCl, což je v souladu s předpokládanou koncentrací v cytosolu podle (Flowers et al. 2014). Ukázalo se také, že enzymy z halofytu i glykofytu *in vitro* reagovaly obdobně na zvýšené koncentrace NaCl (Greenway & Osmond 1972).

3.6.8 Na^+ v mitochondriích

Ionty v rostlinných mitochondriích nebyly nikdy přímo měřeny, nicméně se uskutečnila měření v živočišných buňkách. Pro představu o koncentracích uvádí Donoso et al. (1992), že v srdečních buňkách potkanů byl Na^+ v mitochondriích odhadovaný *in vivo* pomocí

fluorescence na 10 mM, což je asi polovina oproti cytosolu. Koncentrace Na^+ v mitochondriích byla odhadnuta několika technikami na 6 mM, jak uvádí autoři Bers et al. (2003); Murphy & Eisner (2009). Tito autoři se zároveň shodli na tom, že tato koncentrace je nižší než v cytosolu, jak již bylo zmíněno výše. Izolované rostlinné mitochondrie vystavené rozsahu koncentrací NaCl tolerují mnohem vyšší koncentrace Na^+ než 10 mM. Přesněji za předpokladu, že rostlinné mitochondrie jsou podobné těm živočišným. U mitochondrií extrahovaných z řady druhů obilovin a zeleniny došlo k inhibici absorpce O_2 pouze koncentracemi nad 100 mM NaCl (Flowers & Hanson 1969; Flowers 1974; Campbell et al. 1976). Mitochondrie izolované z *Pisum sativum* vystavené koncentraci 125 mM NaCl snížili příjem O_2 a další vystavení vyšším koncentracím nad 200 mM NaCl způsobilo velmi významný pokles v absorpci O_2 . Mitochondrie z hrachu reagovaly podobně jako u halofytu *Suaeda maritima* (Flowers 1974).

Podle práce Shabala et al. (2012) bylo zjištěno, že KCl má podobné účinky jako NaCl, což naznačuje, že aniont Cl^- působí inhibičně, protože organická osmotika, jako je sacharóza a mannitol, nezpůsobila žádnou inhibici dýchání až do mnohem vyšších koncentrací.

Flowers & Hanson (1969) zjistili, že po přidání KCl nebo sacharózy k izolovaným mitochondriím a hypokotylům *Glycine max* nastává významná inhibice aktivity komplexu III. mitochondriálního dýchacího řetězce (bylo externě přidáno ADP). Dále bylo zjištěno, že aktivita komplexu IV. je zcela nezasažena přidáním osmotik a že jejich primárním efektem bylo omezení rychlosti oxidace substrátů. Toto dále zkoumali Jacoby et al. (2016), kdy podle nich lze dýchání stimulovat NaCl v rozmezí 50–200 mM. Jako substrát byl použit exogenní NADH a tok elektronů byl spojený s vytvářením protonového gradientu přes vnitřní membránu. Pokud byl substrátem sukcinát a malát nebo když byla fosforylace inhibována, došlo k progresivní inhibici v reakci na přidání NaCl, takže dýchání bylo sníženo o 50 % při 100 mM NaCl. To znamená, že různé dráhy přenosu elektronů vykazovaly odlišné reakce na koncentrace NaCl mezi 0 mM a 200 mM. Všechny cesty však byly inhibovány koncentracemi NaCl nad 400 mM (Jacoby et al. 2016).

3.6.9 Na^+ v chloroplastech

Na rozdíl od mitochondrií a cytosolu se zdají být koncentrace Na^+ a Cl^- v chloroplastech optimální přibližně při 100 mM.

Například chloroplasty izolované ze špenátu pěstovaného ve 200 mM NaCl obsahovaly 165 mM Na^+ a 117 mM Cl^- a chloroplasty izolované z kontrolních rostlin pěstovaných bez přidání NaCl obsahovaly 96 mM Na^+ a 100 mM Cl^- (Robinson et al. 1983).

Podobné hodnoty byly nalezeny i v halofytech pěstovaných ve velmi slané půdě (přehled podle Flowers et al. 2015). Jak potvrzuje Preston & Chritchley (1986) nebyl vývoj O_2 v izolovaných chloroplastech inhibován, dokud nebylo dosaženo koncentrace NaCl nad 100 mM.

3.6.10 Toxicita Cl⁻

Příliš vysoké koncentrace Cl⁻ v listech mohou způsobit toxicitu u druhů (*Glycine max*, *Vitis vinifera*, *Citrus* sp., *Solanum tuberosum*, *Nicotiana tabacum*, *Allium cepa*, *Lactuca sativa*), které již vyloučily většinu Na⁺. Tyto druhy, které jsou citlivé na chlor a u nichž genetická variabilita v příjmu Cl⁻ koreluje s tolerancí k salinitě, udržují Na⁺ v nízkých koncentracích v listech tím, že jej zadržují ve starších kořenech, stoncích a řapíku (např. výše zmíněné sója, citrus, vinná réva). Jak konstatují Shabala et al. (2012), jsou tyto druhy citlivé pravděpodobně kvůli omezené schopnosti osmotického přizpůsobení.

Pěstováním rostlin v různých solných roztocích s nebo bez Na⁺ nebo Cl⁻ byla toxicita spojena se sodíkem spíše než s chlórem. Některé druhy vylučují téměř všechny Na⁺ z listové čepele, nicméně Cl⁻ zůstává v pletivech, jak dokazují Seemann & Chritchley (1985).

U druhů vylučujících Na⁺ se může koncentrace Cl⁻ zvyšovat na vysoké hodnoty tak, že může být toxický, ale neznamena to, že chlór je v buňce toxičtější než sodík. Aktivita mnoha extrahovaných enzymů vykazuje téměř identické reakce na NaCl a KCl; například malát dehydrogenáza z fazole. To naznačuje, že Cl⁻ je toxická složka efektu salinity. Toxicita spojená s vysokými koncentracemi chloru v pletivech může být způsobená náklady na udržování regulace náboje nebo rozdělování Cl⁻ a doprovodných aniontů, namísto přímého účinku iontu na proteiny (Shabala et al. 2012).

4 Závěr

Práce se zabývá ve formě literárního přehledu problematikou vlivu zasolení na rostliny. Uvedenou práci lze shrnout do následujících závěrů:

- a) Zasolení je způsobeno především uvolňováním solí z matečné horniny a jejich usazování v půdním profilu vlivem nepříznivého vodního režimu.
- b) V pobřežních oblastech je největším zdrojem soli slaná voda, která může být na pevninu unášena v podobě aerosolu až několik kilometrů.
- c) V podmínkách ČR je zasolením ohrožena především zavlažovaná půda a polohy v blízkosti slanisek, která jsou u nás ale vzácná.
- d) Přirozená vegetace zasolených stanovišť je především bylinného charakteru.
- e) Mezi obranné reakce rostlin na zasolení lze zařadit především mechanismus tolerance stresu (stress tolerance), který spočívá v enzymatických a fyziologických změnách rostlin, aby byly schopné kompenzovat tlak stresoru.
- f) Jiná možná strategie je vyhnutí se stresu (stress avoidance) tím, že rostlina zabrání nebo zpomalí vstup stresoru do svého těla. Tato možnost zahrnuje především morfologické změny na povrchu těla rostliny.
- g) Odolnost rostlin vůči zasolení je podmíněna geneticky.
- h) Budoucí výzkum by se měl zaměřit především na transgenní plodiny, které budou schopny odolávat mírné salinitě díky genům z původních halofytních rostlin. Je pravděpodobné, že v dohledné budoucnosti lze předpokládat nárůst ploch, které budou zavlažované a proto z dlouhodobého hlediska ohrožené salinitou půdy.

5 Literatura

Internetové zdroje:

The University of Sussex [online]. ©2019 [cit. 12. 12. 2019]. Dostupné z: <https://www.sussex.ac.uk/affiliates/halophytes/index.php?content=plantStats>

HRDINA, Václav. *Chenopodium glaucum*. [foto]. 2010 Osvračín. in: biolib.cz [online]. [cit. 1. 3. 2020]. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id132781/?taxonid=38667>

Literatura:

AHUJA, Ishita, et al. Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in plant science*, 2010, 15.12: 664-674. [cit. 10.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.002>

ALLAKHVERDIEV, Suleyman I., et al. Salt stress inhibits the repair of photodamaged photosystem II by suppressing the transcription and translation of psbA Genes in *Synechocystis*. *Plant Physiology*, 2002, 130.3: 1443-1453. [cit. 8.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.011114>

ATWELL, Brian James; KRIEDEMANN, Paul E.; TURNBULL, Colin GN. *Plants in action: adaptation in nature, performance in cultivation*. Macmillan Education AU, 1999. ISBN 9780732944391

BARBOUR, Michael G. Is any angiosperm an obligate halophyte? *American Midland Naturalist*, 1970, 105-120. [cit. 13.11.2019]. doi:10.2307/2423730

BECK, Erwin H., et al. Specific and unspecific responses of plants to cold and drought stress. *Journal of biosciences*, 2007, 32.3: 501-510. [cit. 20.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s12038-007-0049-5>

BERNSTEIN, Leon; FRANCOIS, L. E. Effects of Frequency of Sprinkling With Saline Waters Compared With Daily Drip Irrigation. 1. *Agronomy Journal*, 1975, 67.2: 185-190. [12.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.2134/agronj1975.00021962006700020003x>

BERS, Donald M.; BARRY, William H.; DESPA, Sanda. Intracellular Na⁺ regulation in cardiac myocytes. *Cardiovascular research*, 2003, 57.4: 897-912. [cit. 1.10.2019]. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/S0008-6363\(02\)00656-9](https://doi.org/10.1016/S0008-6363(02)00656-9)

BOHNERT, Hans J.; JENSEN, Richard G. Metabolic engineering for increased salt tolerance-the next step. *Functional Plant Biology*, 1996, 23.5: 661-667. [cit. 15.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/PP9960661>

BOHNERT, Hans J.; NELSON, Donald E.; JENSEN, Richard G. Adaptations to environmental stresses. *The plant cell*, 1995, 7.7: 1099. [cit. 2.9.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1099>

CAMPBELL, L. C.; RAISON, J. K.; BRADY, C. J. The response of plant mitochondria to media of high solute content. *Journal of bioenergetics and biomembranes*, 1976, 8.3: 121-129. [cit. 2.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00748958>

- CARDEN, David E., et al. Single-cell measurements of the contributions of cytosolic Na⁺ and K⁺ to salt tolerance. *Plant physiology*, 2003, 131.2: 676-683. [cit. 15.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.011445>
- CONN, Simon; GILLIHAM, Matthew. Comparative physiology of elemental distributions in plants. *Annals of Botany*, 2010, 105.7: 1081-1102. [cit. 25.8.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/aob/mcq027>
- CRAMER, GRANT R.; BOWMAN, DANIEL C. Kinetics of maize leaf elongation: I. Increased yield threshold limits short-term, steady-state elongation rates after exposure to salinity. *Journal of Experimental Botany*, 1991, 42.11: 1417-1426. [cit. 20.5.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jxb/42.11.1417>
- DAT, J., et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*, 2000, 57.5: 779-795. [cit. 29.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s000180050041>
- DAVIES, William J.; KUDOYAROVA, Guzel; HARTUNG, Wolfram. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *Journal of plant growth regulation*, 2005, 24.4: 285. [cit. 30.8.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s00344-005-0103-1>
- DELAUNEY, Ashton J.; VERMA, Desh Pal S. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The plant journal*, 1993, 4.2: 215-223. [cit. 23.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1993.04020215.x>
- DEMIDCHIK, Vadim, et al. Arabidopsis root K⁺-efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death. *Journal of Cell Science*, 2010, 123.9: 1468-1479. [cit. 25.11.2019]. doi: 10.1242/jcs.064352
- DEMIDCHIK, Vadim, et al. Free oxygen radicals regulate plasma membrane Ca²⁺-and K⁺-permeable channels in plant root cells. *Journal of Cell Science*, 2003, 116.1: 81-88. [cit. 15.11.2019]. doi: 10.1242/jcs.00201
- DONOSO, P., et al. Fluorescence measurements of cytoplasmic and mitochondrial sodium concentration in rat ventricular myocytes. *The Journal of physiology*, 1992, 448.1: 493-509. [cit. 2.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1992.sp019053>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. World soil resources reports 104. Advances in the assessment and monitoring of salinization and status of biosaline agriculture: report of an expert consultation held in Dubai, United Arab Emirates, 26-29 November 2007. Rome 2009. ISBN 978-92-5-106439-9. [cit. 27.7.2019]. Dostupné z: <http://www.fao.org/3/i1220e/i1220e00.htm>
- FLOWERS, T. J. Salt tolerance in *Suaeda maritima* (L.) Dum: A comparison of mitochondria isolated from green tissues of *Suaeda* and *Pisum*. *Journal of Experimental Botany*, 1974, 25.1: 101-110. [cit. 13.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jxb/25.1.101>

FLOWERS, T. J.; HANSON, J. B. The effect of reduced water potential on soybean mitochondria. *Plant physiology*, 1969, 44.7: 939-945. [cit. 3.9.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.44.7.939>

FLOWERS, T. J.; TROKE, P. F.; YEO, A. R. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual review of plant physiology*, 1977, 28.1: 89-121. [cit. 23.9.2019]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/pdf/10.1146/annurev.pp.28.060177.000513>

FLOWERS, Timothy J.; COLMER, Timothy D. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. *Annals of botany*, 2015, 115.3: 327-331. [cit. 1.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/aob/mcu267>

FLOWERS, Timothy J.; MUNNS, Rana; COLMER, Timothy D. Sodium chloride toxicity and the cellular basis of salt tolerance in halophytes. *Annals of botany*, 2014, 115.3: 419-431. [cit. 6.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/aob/mcu217>

FRASER, James A.; DAVIS, Meryl A.; HYNES, Michael J. A gene from *Aspergillus nidulans* with similarity to URE2 of *Saccharomyces cerevisiae* encodes a glutathione S-transferase which contributes to heavy metal and xenobiotic resistance. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2002, 68.6: 2802-2808. [cit. 20.12.2019]. doi: 10.1128/AEM.68.6.2802-2808.2002

FRICKE, Wieland, et al. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate in response to salinity in barley leaves. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55.399: 1115-1123. [cit. 10.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jxb/erh117>

FRICKE, Wieland, et al. The short-term growth response to salt of the developing barley leaf. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57.5: 1079-1095. [cit. 6.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jxb/erj095>

FRICKE, Wieland. Rapid and tissue-specific accumulation of solutes in the growth zone of barley leaves in response to salinity. *Planta*, 2004, 219.3: 515-525. [cit. 12.3.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s00425-004-1263-0>

FRICKE, Wieland; PETERS, Winfried S. The biophysics of leaf growth in salt-stressed barley. A study at the cell level. *Plant Physiology*, 2002, 129.1: 374-388. [cit. 26.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.001164>

GAXIOLA, Roberto A., et al. Drought-and salt-tolerant plants result from overexpression of the AVP1 H⁺-pump. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2001, 98.20: 11444-11449. [cit. 27.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1073/pnas.191389398>

GREENWAY, H.; MUNNS, Rana. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual review of plant physiology*, 1980, 31.1: 149-190. [cit. 12.6.2019]. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/pdf/10.1146/annurev.pp.31.060180.001053>

GREENWAY, H.; OSMOND, C. B. Salt responses of enzymes from species differing in salt tolerance. *Plant Physiology*, 1972, 49.2: 256-259. [cit. 20.3.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.49.2.256>

- GREENWAY, H.; SETTER, T. L. Na⁺, Cl⁻ and K⁺ Concentrations in *Chlorella emersonii* exposed to 100 and 335 mM NaCl. *Functional Plant Biology*, 1979, 6.1: 61-67. [cit. 15.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/PP9790061>
- GRIGORE, Marius-Nicuşor. *Introducere în Halofitologie.: Elemente de anatomie integrativă*. PIM Iasi, 2008. [cit. 23.11.2019]. ISBN 978-606-520-073-9
- GRIGORE, Marius-Nicuşor; TOMA, Constantin. A proposal for a new halophytes classification, based on integrative anatomy observations. *Muz. Olteniei, Craiova, Stud. și Com., Șt. Nat.*, 2010c, 2010, 26.1: 45-50. [cit. 20.11.2019]. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/235926075_A_PROPOSAL_FOR_A_NEW_HALOPHYTES_CLASSIFICATION_BASED_ON_INTEGRATIVE_ANATOMY_OBSERVATIONS
- GUPTA, Suresh Kumar; GOYAL, Megh R.; SINGH, Anshuman (ed.). *Engineering Practices for Management of Soil Salinity: Agricultural, Physiological, and Adaptive Approaches*. CRC Press, 2018. [cit. 13.9.2019]. ISBN 9781351171069
- CHAVES, M. M; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of botany*, 2009, 103.4: 551-560. [cit. 30.9.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- CHEESEMAN, John M. The integration of activity in saline environments: problems and perspectives. *Functional Plant Biology*, 2013, 40.9: 759-774. [cit. 10.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/FP12285>
- CHU, Chun, et al. Induction of Crassulacean acid metabolism in the facultative halophyte *Mesembryanthemum crystallinum* by abscisic acid. *Plant Physiology*, 1990, 93.3: 1253-1260. [cit. 12.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.93.3.1253>
- IGARASHI, Yumiko, et al. Characterization of the gene for Δ 1-pyrroline-5-carboxylate synthetase and correlation between the expression of the gene and salt tolerance in *Oryza sativa*. *Plant molecular biology*, 1997, 33.5: 857-865. [cit. 10.3.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1023/A:1005702408601>
- JACOBY, R. P., et al. Analysis of the sodium chloride-dependent respiratory kinetics of wheat mitochondria reveals differential effects on phosphorylating and non-phosphorylating electron transport pathways. *Plant, cell & environment*, 2016, 39.4: 823-833. [cit. 10.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/pce.12653>
- JAMES, Richard A., et al. Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Functional plant biology*, 2002, 29.12: 1393-1403. [cit. 2.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/FP02069>
- KATSCHNIG, Diana; BROEKMAN, Rob; ROZEMA, Jelte. Salt tolerance in the halophyte *Salicornia dolichostachya* Moss: growth, morphology and physiology. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 92: 32-42. [cit. 13.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.04.002>

KIEŁBOWICZ-MATUK, Agnieszka. Involvement of plant C2H2-type zinc finger transcription factors in stress responses. *Plant Science*, 2012, 185: 78-85. [cit. 2.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.11.015>

KIM, Sunmi, et al. ABF2, an ABRE-binding bZIP factor, is an essential component of glucose signaling and its overexpression affects multiple stress tolerance. *The Plant Journal*, 2004, 40.1: 75-87. [cit. 16.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02192.x>

KOSOVÁ, K.; PRÁŠIL, I. T.; VÍTÁMVÁS, P. Odezva pšenice seté a ječmene setého na stres sucha: problémy a přístupy. *AKTUÁLNÍ POZNATKY V PĚSTOVÁNÍ, ŠLECHTĚNÍ, OCHRANĚ ROSTLIN*, 2017, 21. [cit. 23.12.2019]. ISSN 0139-6013

KOSOVÁ, Klára, et al. Plant proteome changes under abiotic stress-contribution of proteomics studies to understanding plant stress response. *Journal of proteomics*, 2011, 74.8: 1301-1322. [cit. 3.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.jprot.2011.02.006>

KOYRO, Hans-Werner; AHMAD, Parvaiz; GEISLER, Nicole. Abiotic stress responses in plants: an overview. In: *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change*. Springer, New York, NY, 2012. p. 1-28. [cit. 3.9.2019]. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/978-1-4614-0815-4_1

KRONZUCKER, Herbert J., et al. Sodium as nutrient and toxicant. *Plant and soil*, 2013, 369.1-2: 1-23. [cit. 1.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1801-2>

KULIK, Anna, et al. SnRK2 protein kinases-key regulators of plant response to abiotic stresses. *Omic: a journal of integrative biology*, 2011, 15.12: 859-872. [cit. 10.3.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1089/omi.2011.0091>

LAMOND, R. E.; WHITNEY, D. A. Management of saline and sodic soils. Cooperative Extension Service, Kansas State University, 1992. [cit. 10.9.2019].

LARCHER, W. *Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt*. 6. Aufl. Stuttgart: UTB Ulmer Eugen Verlag, 2001. [cit. 6.9.2019]. ISBN 978-3825280741

LARCHER, Walter, 1995. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups/Transl. from German*. 3. Edit. Berlin: Springer-Verlag. [cit. 3.10.2019]. ISBN 3-540-58116-2.

LARCHER, Walter. *Stress in plants. Naturwissenschaften (Germany, FR)*, 1987. [cit. 6.10.2019]. ISSN 0028-1042

LARCHER, Walter. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Science & Business Media, 2003. [cit. 15.10.2019]. ISBN 9783540435167

LAZOF, Dennis; LÄUCHLI, André. The nutritional status of the apical meristem of *Lactuca sativa* as affected by NaCl salinization: an electron-probe microanalytic study. *Planta*, 1991, 184.3: 334-342. [cit. 3.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00195334>

LECOURIEUX, David, et al. Analysis and effects of cytosolic free calcium increases in response to elicitors in *Nicotiana plumbaginifolia* cells. *The Plant Cell*, 2002, 14.10: 2627-2641. [cit. 4.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1105/tpc.005579>

LEVITT, Jacob, 1982: Stress terminology. In: TURNER, Neil C. a Paul J. KRAMER. (eds.). *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. Wiley–Interscience. New York. Pp. 437–479. ISBN: 0471053724.

LEVITT, Jacob, Responses of plants to enviromental stresses: water, radiation, salt and other stresses, Academic Press, 1980. [cit. 2.12.2019]. ISBN 0124455026

LICHTENTHALER, Hartmut K. The stress concept in plants: an introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1998, 851.1: 187-198. [cit. 1.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1998.tb08993.x>

LUNA, C., et al. Oxidative stress indicators as selection tools for salt tolerance. *Plant Breeding*, 2000, 119.4: 341-345. [cit. 3.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1439-0523.2000.00504.x>

MARSCHNER, Horst. Marschner's mineral nutrition of higher plants. Academic press, 2011. [cit. 23.11.2019]. ISBN 9780123849069

MILLAR, A. Harvey, et al. Organization and regulation of mitochondrial respiration in plants. *Annual review of plant biology*, 2011, 62: 79-104. [cit. 12.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103857>

MILLER, G. A. D., et al. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, cell & environment*, 2010, 33.4: 453-467. [cit. 9.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02041.x>

MILLER, Gad; SHULAEV, Vladimir; MITTLER, Ron. Reactive oxygen signaling and abiotic stress. *Physiologia plantarum*, 2008, 133.3: 481-489. [cit. 3.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01090.x>

MITTLER, Ron. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, 2002, 7.9: 405-410. [cit. 15.2.2020]. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(02\)02312-9](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(02)02312-9)

MITTLER, Ron. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in plant science*, 2006, 11.1: 15-19. [cit. 30.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.11.002>

MORI, Izumi C., et al. CDPKs CPK6 and CPK3 function in ABA regulation of guard cell S-type anion-and Ca (2+)-permeable channels and stomatal closure. *PLoS biology*, 2006, 4.10: e327-e327. [cit. 20.3.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040327>

MUNNS, R.; SHARP, R. E. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soil of low water potential. *Functional Plant Biology*, 1993, 20.5: 425-437. [cit. 13.11.2019]. <https://doi.org/10.1071/PP9930425>

MUNNS, Rana, et al. Effect of high external NaCl concentration on ion transport within the shoot of *Lupinus albus*. II. Ions in phloem sap. *Plant, Cell & Environment*, 1988, 11.4: 291-300. [cit. 10.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1988.tb01148.x>

MUNNS, Rana. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, cell & environment*, 2002, 25.2: 239-250. [cit. 18.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x>

MUNNS, Rana. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 1993, 16.1: 15-24. [cit. 12.8.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1993.tb00840.x>

MUNNS, Rana; GILLIHAM, Matthew. Salinity tolerance of crops—what is the cost?. *New phytologist*, 2015, 208.3: 668-673. [cit. 1.9.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/nph.13519>

MUNNS, Rana; RAWSON, H. M. Effect of salinity on salt accumulation and reproductive development in the apical meristem of wheat and barley. *Functional Plant Biology*, 1999, 26.5: 459-464. [cit. 12.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/PP99049>

MUNNS, Rana; SCHACHTMAN, D. P.; CONDON, A. G. The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. *Functional Plant Biology*, 1995, 22.4: 561-569. [cit. 15.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/PP9950561>

MUNNS, Rana; TERMAAT, Annie. Whole-plant responses to salinity. *Functional Plant Biology*, 1986, 13.1: 143-160. [cit. 28.7.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/PP9860143>

MUNNS, Rana; TESTER, Mark. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2008, 59: 651-681. [cit. 10.8.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>

MURPHY, Elizabeth; EISNER, David A. Regulation of intracellular and mitochondrial sodium in health and disease. *Circulation research*, 2009, 104.3: 292-303. [cit. 14.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1161/CIRCRESAHA.108.189050>

MOŤKOVÁ, Kateřina et al. Halofytní rostliny a jejich možné využití ve fytořemediacích. *Chemické listy*, 2014, 108.6: 586-591. [cit. 12.3.2020]. ISSN 1213-7103. Dostupné z: <http://www.chemicke-listy.cz/ojs3/index.php/chemicke-listy/article/view/484>

NARUSAKA, Yoshihiro, et al. Interaction between two cis-acting elements, ABRE and DRE, in ABA-dependent expression of *Arabidopsis* rd29A gene in response to dehydration and high-salinity stresses. *The Plant Journal*, 2003, 34.2: 137-148. [cit. 28.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01708.x>

NEILL, Steven; DESIKAN, Radhika; HANCOCK, John. Hydrogen peroxide signalling. *Current opinion in plant biology*, 2002, 5.5: 388-395. [cit. 3.1.2020]. Dostupné z: [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(02\)00282-0](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(02)00282-0)

- NĚMEČEK, Jan. Taxonomický klasifikační systém půd České republiky. Praha: Česká zemědělská univerzita, 2001. ISBN 80-238-8061-6.
- NILSEN, Erik T., et al. Physiology of plants under stress. Abiotic factors. Physiology of plants under stress. Abiotic factors., 1996. ISBN 0471035126
- NOCTOR, Graham; DE PAEPE, Rosine; FOYER, Christine H. Mitochondrial redox biology and homeostasis in plants. Trends in plant science, 2007, 12.3: 125-134. [cit. 6.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2007.01.005>
- NOCTOR, Graham; FOYER, Christine H. Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. Annual review of plant biology, 1998, 49.1: 249-279. [cit. 2.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.49.1.249>
- ORCUTT, David M.; NILSEN, Erik T. Physiology of plants under stress: Soil and biotic factors. John Wiley & Sons, 2000. ISBN 9780471170082
- OREN, Aharon. Bioenergetic aspects of halophilism. Microbiol. Mol. Biol. Rev., 1999, 63.2: 334-348. [cit. 28.2.2020]. Dostupné z: <http://mmb.asm.org/content/63/2/334.abstract>
- OTTOW, Eric A., et al. Populus euphratica displays apoplastic sodium accumulation, osmotic adjustment by decreases in calcium and soluble carbohydrates, and develops leaf succulence under salt stress. Plant Physiology, 2005, 139.4: 1762-1772. [cit. 10.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.105.069971>
- OZGUR, Rengin, et al. Reactive oxygen species regulation and antioxidant defence in halophytes. Functional Plant Biology, 2013, 40.9: 832-847. [cit. 5.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/FP12389>
- PASSIOURA, John B.; MUNNS, Rana. Rapid environmental changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate. Functional Plant Biology, 2000, 27.10: 941-948. [cit. 23.9.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/PP99207>
- PAUL, Matthew J.; FOYER, Christine H. Sink regulation of photosynthesis. Journal of experimental botany, 2001, 52.360: 1383-1400. [cit. 28.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jexbot/52.360.1383>
- PITERKOVÁ, Jana, et al. Oxidativní stres: Lokalizace tvorby aktivních forem kyslíku a jejich degradace v rostlinném organismu. Chem. Listy, 2005, 99: 455-466. [cit. 3.1.2020]. Dostupné z: http://chemicke-listy.cz/docs/full/2005_07_455-466.pdf
- PRESTON, Christopher; CRITCHLEY, Christa. Differential effects of K⁺ and Na⁺ on oxygen evolution activity of photosynthetic membranes from two halophytes and spinach. Functional Plant Biology, 1986, 13.4: 491-498. [cit. 13.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/PP9860491>

RAVEN, John A. Tansley review no. 2. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: a cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. *New Phytologist*, 1985, 25-77. [cit. 1.3.2020]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2432535>

RENGASAMY, P. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: an overview. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 2002, 42.3: 351-361. [cit. 10.7.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1071/EA01111>

RENGASAMY, Pichu. World salinization with emphasis on Australia. *Journal of experimental botany*, 2006, 57.5: 1017-1023. [cit. 26.7.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jxb/erj108>

RHOADES, J. D.; CHANDUVI, Fernando; LESCH, S. M. Soil salinity assessment: Methods and interpretation of electrical conductivity measurements. *Food & Agriculture Org.*, 1999. ISBN 9789251042816

RICHARDS, Lorenzo Adolph. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. LWW, 1954. ISSN 0038-075X. Dostupné z: https://journals.lww.com/soilsci/Fulltext/1954/08000/Diagnosis_and_Improvement_of_Saline_and_Alkali.12.aspx

ROBINSON, Simon P.; DOWNTON, W. John S.; MILLHOUSE, Jenny A. Photosynthesis and ion content of leaves and isolated chloroplasts of salt-stressed spinach. *Plant Physiology*, 1983, 73.2: 238-242. [cit. 5.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.73.2.238>

ROSHANDEL, Parto; FLOWERS, Timothy. The ionic effects of NaCl on physiology and gene expression in rice genotypes differing in salt tolerance. *Plant and Soil*, 2009, 315.1-2: 135-147. [cit. 20.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9738-6>

ROZEMA, Jelte; SCHAT, Henk. Salt tolerance of halophytes, research questions reviewed in the perspective of saline agriculture. *Environmental and Experimental Botany*, 2013, 92: 83-95. [cit. 1.3.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2012.08.004>

SAKAMOTO, Atsushi; MURATA, Norio. Genetic engineering of glycinebetaine synthesis in plants: current status and implications for enhancement of stress tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51.342: 81-88. [cit. 8.1.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.342.81>

SCANDALIOS, John G. Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant physiology*, 1993, 101.1: 7. [cit. 15.12.2019]. Dostupné z: <https://dx.doi.org/10.1104%2Fpp.101.1.7>

SEEMANN, Jeffrey R.; CRITCHLEY, Christa. Effects of salt stress on the growth, ion content, stomatal behaviour and photosynthetic capacity of a salt-sensitive species, *Phaseolus vulgaris* L. *Planta*, 1985, 164.2: 151-162. [cit. 12.5.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00396077>

SELYE, Hans, 1973. The Evolution of the Stress Concept: The originator of the concept traces its development from the discovery in 1936 of the alarm reaction to modern therapeutic applications of syntoxic and catatoxic hormones: The originator of the concept traces its development from the discovery in 1936 of the alarm reaction to modern therapeutic applications of syntoxic and catatoxic hormones. *American Scientist*. Sigma Xi, The Scientific Research Society, 61(6), 692. [cit. 3.9.2019]. ISSN 00030996. Dostupné z: www.jstor.org/stable/27844072

SHABALA, Sergey N.; LEW, Roger R. Turgor regulation in osmotically stressed *Arabidopsis* epidermal root cells. Direct support for the role of inorganic ion uptake as revealed by concurrent flux and cell turgor measurements. *Plant physiology*, 2002, 129.1: 290-299. [cit. 23.8.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.020005>

SHABALA, Sergey, et al. Extracellular Ca²⁺ ameliorates NaCl-induced K⁺ loss from *Arabidopsis* root and leaf cells by controlling plasma membrane K⁺-permeable channels. *Plant physiology*, 2006, 141.4: 1653-1665. [cit. 3.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.106.082388>

SHABALA, Sergey, et al. Salinity stress: physiological constraints and adaptive mechanisms. *Plant stress physiology*, 2012, 1.1: 59-93. ISBN 9781780647296

SHABALA, Sergey. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops. *Annals of botany*, 2013, 112.7: 1209-1221. [cit. 25.8.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/aob/mct205>

SHABALA, Sergey. Salinity and programmed cell death: unravelling mechanisms for ion specific signalling. *Journal of experimental botany*, 2009, 60.3: 709-712. [cit. 13.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jxb/erp013>

SHABALA, Sergey; CUIN, Tracey A. Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133.4: 651-669. [cit. 23.9.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2007.01008.x>

SHABALA, Sergey; SHABALA, Lana. Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria. *Biomolecular concepts*, 2011, 2.5: 407-419. [cit. 27.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1515/BMC.2011.032>

SHAO, Hong-Bo, et al. Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2007, 54.1: 37-45. [cit. 13.7.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2006.07.002>

SHEN, B. O.; JENSEN, Richard G.; BOHNERT, Hans J. Increased resistance to oxidative stress in transgenic plants by targeting mannitol biosynthesis to chloroplasts. *Plant Physiology*, 1997, 113.4: 1177-1183. [cit. 10.9.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.113.4.1177>

SCHILLING, Rhiannon K., et al. AVP1: one protein, many roles. *Trends in Plant Science*, 2017, 22.2: 154-162. [cit. 2.3.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.11.012>

SCHULZE, E. D.; BECK, E.; HOHENSTEIN, K. M. Environment as stress factor: stress physiology of plants. *Plant Ecology*, 2005, 702: 7-11. [cit. 16.9.2019].

SMEDEMA, Lambert K.; SHIATI, Karim. Irrigation and salinity: a perspective review of the salinity hazards of irrigation development in the arid zone. *Irrigation and drainage systems*, 2002, 16.2: 161-174. [cit. 13.4.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1023/A:1016008417327>

SZABOLCS, István, et al. Salt-affected soils. USA, Boca Raton, CRC Press, Inc., 1989. ISBN 0849348188. [cit. 16.6.2019]

TERMAAT, Annie; PASSIOURA, John B.; MUNNS, Rana. Shoot turgor does not limit shoot growth of NaCl-affected wheat and barley. *Plant physiology*, 1985, 77.4: 869-872. [cit. 21.10.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1104/pp.77.4.869>

THAKUR, Prince, et al. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 67.3: 429-443. [cit. 19.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.09.004>

UMEZAWA, T.; MIZUNO, K.; FUJIMURA, T. Discrimination of genes expressed in response to the ionic or osmotic effect of salt stress in soybean with cDNA-AFLP. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25.12: 1617-1625. [cit. 23.2.2020]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2002.00939.x>

VARGAS, R., et al. Handbook for saline soil management. FAO/LMSU, 2018. ISBN 978-92-5-130141-8. [cit. 5.10.2019]. Dostupné z: <http://www.fao.org/3/i7318en/i7318EN.pdf>

VENEMA, Kees, et al. The Arabidopsis Na⁺/H⁺ exchanger AtNHX1 catalyzes low affinity Na⁺ and K⁺ transport in reconstituted liposomes. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277.4: 2413-2418. doi: 10.1074/jbc.M105043200. [cit. 15.2.2020]. Dostupné z: <https://www.jbc.org/content/277/4/2413.short>

VRANOVÁ, Eva; INZÉ, Dirk; VAN BREUSEGEM, Frank. Signal transduction during oxidative stress. *Journal of experimental botany*, 2002, 53.372: 1227-1236. [cit. 17.11.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1227>

WICKE, Birka, et al. The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils. *Energy & Environmental Science*, 2011, 4.8: 2669-2681. [cit. 21.8.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1039/C1EE01029H>

YEO, A. R., et al. Short-and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany*, 1991, 42.7: 881-889. [cit. 18.12.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/jxb/42.7.881>

ZHONG, Hailin; LÄUCHLI, André. Spatial distribution of solutes, K, Na, Ca and their deposition rates in the growth zone of primary cotton roots: effects of NaCl and CaCl₂. *Planta*, 1994, 194.1: 34-41. [cit. 15.9.2019]. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/BF00201032>