

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Vliv osmotického stresu na rychlost fotosyntézy
a transpirace u vybraných druhů listové zeleniny**

Bakalářská práce

Autor práce: Petra Černožorská

Obor studia: Zahradnictví

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

©2018 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv osmotického stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace u vybraných druhů listové zeleniny" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 19.4.2018

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucí mé bakalářské práce Ing. Heleně Hniličkové Ph.D. za odbornou pomoc, velmi vstřícný přístup, ochotu, cenné rady, poskytnuté materiály a také připomínky při zpracování této práce. Dále bych chtěla poděkovat všem kolegyním, které se podílely na pokusech spojených s mou závěrečnou prací. Děkuji také rodičům, sestře a všem blízkým za podporu a trpělivost při studiu, kterou se mnou měli.

Vliv osmotického stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace u vybraných druhů listové zeleniny

Souhrn

Cílem této práce je sledovat vliv osmotického stresu, navozeného NaCl na rychlost fotosyntézy a transpirace u vybraných druhů listové zeleniny. Pokus se uskutečnil u čtyř vybraných druhů listové zeleniny: čtyřboč rozložitá (*Tetragonia tetragonoides* (Pallas) O. Kuntze), locika setá 'Orion' (*Lactuca sativa* L.), roketa setá 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.) a šrucha zelná 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.).

Osmotický stres byl rostlinám navozen zálivkovými roztoky o různé koncentraci NaCl. Schéma pokusu zahrnovalo pět variant, první varianta byla kontrolní, zalévána po celou dobu pokusu čistou vodou s nulovou koncentrací NaCl. Další čtyři varianty byly zalévány roztoky o různé koncentraci NaCl, a to 50mmol l⁻¹, 100mmol l⁻¹, 200mmol l⁻¹ a 300mmol l⁻¹. Všechny varianty byly zavlažovány 50ml roztoku/vody jednou za dva dny. Pro měření rychlosti fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti, byl využit přístroj LCpro+, fungující na principu schopnosti CO₂ a H₂O absorbovat infračervené záření.

Z naměřených výsledků rychlosti fotosyntézy jsou patrné rozdíly v citlivosti jednotlivých druhů listové zeleniny. Nejvyšších hodnot rychlosti fotosyntézy při všech variantách zasolení vykazovala šrucha zelná. U druhů roketa setá a čtyřboč rozložitá docházelo ke snižování rychlosti fotosyntézy s přibývajícím koncentrací roztoku, překvapující nárůst hodnot byl zaznamenán u rokety seté při 50 mmol l⁻¹ a u čtyřboče rozložitě při 100 mmol l⁻¹. Nejvyšší pokles fotosyntézy v porovnání s kontrolní variantou, byl zaznamenán u lociky seté o 96 %, při koncentraci roztoku 300 mmol l⁻¹.

Dalším sledovaným parametrem byla rychlost transpirace, šrucha zelná vykazovala podobně jako u rychlosti fotosyntézy velmi vysoké hodnoty, při všech stupních zasolení. Roketa setá vykazovala nejvyšší rychlosti transpirace při kontrolní variantě, ale s přibývajícím koncentrací roztoku NaCl, rychlost transpirace klesala. Čtyřboč rozložitá vykazovala při měření transpirace velmi obdobný trend jako u fotosyntézy, také byl zaznamenán nárůst hodnot při koncentraci roztoku 100 mmol l⁻¹. U lociky seté, byla rychlost transpirace klesající s přibývajícím koncentrací NaCl. Při nejvyšším stupni zasolení, klesla rychlost transpirace v porovnání s kontrolní variantou o 87 %, tento pokles je nejvyšší i v porovnání s ostatními druhy.

Posledním sledovaným parametrem byla stomatální vodivost, šrucha zelná vykazovala opět, velmi vysoké hodnoty stomatální vodivosti i s přibývajícím koncentrací roztoku NaCl. Roketa setá vykazovala obdobný trend stomatální vodivosti, jako při měření rychlosti transpirace, stejně tomu tak bylo i u čtyřboče rozložitě. Locika setá, stejně jako u předchozích měřených parametrů snižovala stomatální vodivost se zvyšující se koncentrací roztoku NaCl, při nejvyšší koncentraci roztoku byla naměřena nulová hodnota stomatální vodivosti.

Z naměřených hodnot je patrná velmi těsná závislost stomatální vodivosti, transpirace a fotosyntézy. Intenzita výměny plynů u fotosyntézy a transpirace narůstala a klesala spolu s hodnotami stomatální vodivosti. Tyto výsledky byly pozorovány u šruchy zelné, čtyřboče rozložitě, méně pak u roketky seté a locika setá vykazovala u fotosyntézy rozdílných hodnot v porovnání se stomatální vodivostí a transpirací.

Z tohoto pokusu lze vyhodnotit že, v podmínkách zatížených salinitou je nejvhodnější pěstovat šruchu zelnou a čtyřboč rozložitou. Naopak rostlinycitlivé, a tedy méně vhodné k pěstování v zasolených oblastech jsou roketa setá, a především locika setá.

Klíčová slova: osmotický stres, NaCl, fotosyntéza, transpirace, stomatální vodivost

Effect of osmotic stress on the rate of photosynthesis and transpiration in selected types leafy vegetables

Summary

The aim of this work is to investigate the effect of osmotic stress induced by NaCl on the speed of photosynthesis and transpiration in selected leaf vegetable. The experiment was carried out on four selected types of leaf vegetable:

New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kuntze), lettuce 'Orion' (*Lactuca sativa* L.), rocket salad 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.), purslane 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.).

Osmotic stress was induced by planting solutions with different concentration of NaCl. The experimental scheme was consisted of five variants: the first variant was control and was watered all the time with clean water with a zero concentration of NaCl. The other four variants were watered with solutions of various concentrations of NaCl: 50mmol l⁻¹, 100mmol l⁻¹, 200mmol l⁻¹ a 300mmol l⁻¹. All variants were irrigated with 50 ml of solution/water once every two days. In order to measure the rate of photosynthesis, transpiration and stomatal conductance, the LCpro+ device, using the CO₂ and H₂O capability to absorb infrared radiation, was used.

From the measured results of photosynthesis speed are evident differences in the sensitivity of individual species of leaf vegetables. The highest values of the photosynthesis speed in all saline variants showed a purslane. For species of rocket salad and New Zealand spinach, the photosynthesis speed was gradually decreasing with increasing concentration of the solution. Surprisingly, the increase in values was recorded in rocket salad at 50 mmol l⁻¹ and in New Zealand spinach at 100 mmol l⁻¹. The highest decrease (96%) in photosynthesis compared to the control variant was observed in the case of lettuce at the concentration of 300 mmol l⁻¹.

Another parameter monitored was the speed of transpiration, purslane showed also high values at all saline levels, similarly to the very high speed of photosynthesis. The rocket salad showed the highest transpiration speed in the control variant, but with the increasing NaCl concentration, the speed of transpiration declined. The New Zealand spinach showed a very similar trend to measurement in photosynthesis, also an increase in the concentration of 100 mmol l⁻¹ was also noted. At the lettuce, the rate of transpiration was decreasing with increasing

NaCl concentration. At the highest salinity level, the transpiration rate decreased by 87% compared to the control variant, this decrease is the highest compared to other species.

The last monitored parameter was the stomatal conductivity, the purslane again showed very high values of stomatal conductivity as well with the increasing concentration of NaCl solution. The rocket salad as well as New Zealand spinach showed a similar trend in stomatal conductivity as in the transpiration speed measurement. The lettuce, as with the previous measured parameters, reduced the stomatal conductivity with the increasing concentration of the NaCl solution. The zero value of the stomatal conductance was measured at the highest concentration of the solution.

A very tight dependence of stomatal conductivity, transpiration and photosynthesis is evident from the measured values. The intensity of gas exchange in photosynthesis and transpiration has increased and decreased with stomatal conductivity values. These results were observed in the purslane, New Zealand spinach, less them for rocket salad. For lettuce, the speed of photosynthesis of different values was not comparable with stomatal conductance and transpiration.

From this experiment, it is possible to evaluate that in saline-enriched conditions it is best to grow the purslane and New Zealand spinach. On the contrary, plants sensitive and therefore less suitable for cultivation in saline areas are rocket salad and especially lettuce.

Keywords: osmotic stress, NaCl, photosynthesis, transpiration, stomatal conductivity

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Cíl práce	2
3	Literární přehled.....	3
3.1	Obecné pojetí stresu	3
3.1.1	Rostlina a stres	3
3.2	Abiotický stres	4
3.2.1	Reakce rostlin na stres.....	5
3.3	Osmotický stres a zasolení.....	7
3.3.1	Zasolené půdy	9
3.3.2	Fáze reakcí rostlin na slanost	10
3.3.3	Osmotické nastavení	11
3.4	Fotosyntéza	12
3.4.1	Fotosyntéza a stres	14
3.5	Transpirace.....	15
4	Materiál a metody	18
4.1	Rostlinný materiál.....	18
4.1.1	Čtyřboč rozložitá (<i>Tetragonia tetragonioides</i> (Pallas) O. Kuntze)..	18
4.1.2	Locika setá 'Orion' (<i>Lactuca sativa</i> L.).....	18
4.1.3	Roketa setá 'Astro' (<i>Eruca sativa</i> Mill.).....	19
4.1.4	Šrucha zelná 'Green Purslane' (<i>Portulaca oleracea</i> L.).....	19
4.2	Metoda kultivace	20
4.3	Metodika měření	21
5	Výsledky	23
5.1	Fotosyntéza	23
5.2	Transpirace.....	26
5.3	Stomatální vodivost.....	28
6	Diskuze	32
6.1	Fotosyntéza	32
6.2	Transpirace.....	34
6.3	Stomatální vodivost.....	35
7	Závěr	37
8	Seznam použité literatury.....	39

1 Úvod

Rostliny jsou pro život na Zemi naprosto nepostradatelné, pomocí fotosyntézy produkují kyslík a organickou hmotu, čímž umožňují život dalším živým organismům. Životní prostředí je, ale typické měnícími se podmínkami, které mohou ve velké míře bránit růstu rostlin, zpomalovat jejich životní funkce a tím omezovat i jejich produkci. Nepříznivé faktory vnějšího prostředí ať už biotické či abiotické, působí na rostliny jako stresory a způsobují rostlinám stres. Stres lze tedy vyjádřit jako celkové označení stavu, ve kterém se rostlina nachází pod vlivem stresorů, tento stav velmi často zahrnuje komplex mnoha reakcí, tudíž je často těžko definovatelný.

Abiotické stresy zahrnují mnoho stresů, jako je teplota, chlad, nadměrné světlo, sucho, toxicita, osmotický šok a zasolení. Bylo odhadnuto, že abiotické stresy jsou hlavní příčinou snížení průměrného výnosu hlavních plodin o více než 50 %. Aby rostliny přežili, reagují na stres různými obrannými mechanismy, ty mohou být pasivní a aktivní, z fyziologického hlediska jsou zajímavější mechanismy aktivní odolnosti, které spustí řetězec změn, který se nazývá stresová reakce, jejíž výsledkem je určitá míra adaptační schopnosti.

Salinita je jednou z nejzávažnějších abiotických stresorů, omezující celosvětově produktivitu rostlin, nejedná se pouze o přírodní zdroje slanosti (přímořské oblasti, zvětrávání hornin), ale také o salinitu vzniklou v důsledku lidské činnosti (intenzivní zavlažování). Osmotický stres, způsobuje pokles vodního potenciálu půdy, pod hodnotu vodního potenciálu kořenů, který vede ke snížení příjmu vody a živin rostlinou, a způsobuje snížení buněčného turgoru. Rostliny vystaveny osmotickému stresu zpomalují růst a základní fyziologické procesy. K tomu, aby si rostliny zachovaly normální růst při zvýšené koncentraci NaCl, slouží takzvané osmotické nastavení, zvláštní typ adaptace. Mechanismy adaptace rostlin na zasolení jsou dvojího typu, vyloučení a začlenění soli. Při vyloučení je příjem dokonale řízen tak, aby zabránil proniknutí nadbytečných iontů do kořenových buněk a při začlenění dochází k akumulaci solí ve vakuole, způsobující vysoký osmotický tlak, který rostliny vyrovnávají zvýšenou koncentrací osmoticky aktivních látek.

Slaný stres způsobuje pokles růstu a produktivity rostlin narušením fyziologických procesů, zejména fotosyntézy, dále způsobuje pokles stomatální vodivosti a transpirace. Stomata jsou póry na povrchu listů, kterými rostliny regulují příjem oxidu uhličitého (CO₂) pro fotosyntézu, proti ztrátě vody prostřednictvím transpirace.

Cílem této práce je zjištění vlivu osmotického stresu u vybraných druhů listové zeleniny, na rychlost fotosyntézy a transpirace.

2 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce je představit problematiku spojenou s osmotickým stresem vznikajícím v důsledku zasolení půd. V současné době je tento stres velmi řešené téma, zvýšená koncentrace osmotických látek v půdě či v závlivkové vodě ovlivňuje fyziologické procesy rostlin, tím že zhoršuje dostupnost vody rostlinám. Vliv osmotického stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace jsme pozorovali u vybraných druhů listové zeleniny, který jsme navodili pomocí různých koncentrací NaCl v roztoku závlivkové vody. Předpokládá se zjištění, které z vybraných druhů listové zeleniny jsou citlivé nebo naopak odolné k zasolení půdy a tím i zhoršené dostupnosti vody.

3 Literární přehled

3.1 Obecné pojetí stresu

Stres ve fyzikálním vyjádření je definován jako mechanická síla na jednotku plochy aplikovaná na objekt. V odezvě na aplikovaný stres, objekt prochází změnou rozměru, který je také známý jako napětí. Vzhledem k tomu, že rostliny jsou přisedlé, je těžké měřit přesnou sílu vyvíjenou stresem, a proto je z biologického hlediska těžké definovat stres. Biologický stav, který může být stresem pro jednu rostlinu, může být optimální pro jinou rostlinu. Nejpraktičtější definicí biologického stresu je nepříznivá síla nebo stav, který brání normálnímu fungování a blahu biologického systému, jako jsou rostliny (Jones, 1989).

V nejšířším biologickém smyslu může být stres jakýkoli faktor, který může mít nepříznivý účinek v jednotlivých organismech, populacích nebo komunitách. Biologicky je stres definován také jako přehnaný tlak, který ovlivňuje normální funkce individuálního života nebo podmínky, při nichž rostlinám brání k plnému vyjádření jejich genetického potenciálu pro růst, vývoj a reprodukci (Levitt, 1980).

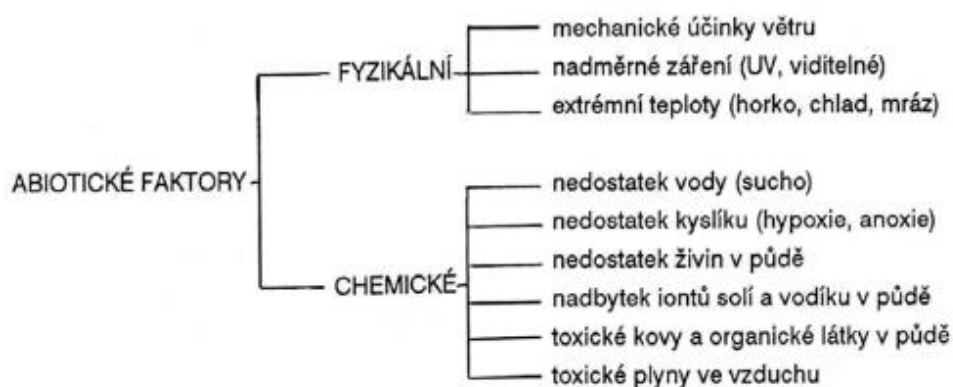
V zemědělském kontextu je stres definován jako fenomén, který omezuje produktivitu plodin nebo ničí biomasu (Thompson and Grime, 1979).

Stresem se rozumí, jakýkoli faktor vnějšího prostředí, biotický nebo abiotický (fyzikálně-chemický), který případně nepříznivě ovlivňuje (zatěžuje) živé organismy, přičemž příčinou stresů jsou stresory (Kůdela, 2013).

3.1.1 Rostlina a stres

Rostliny jsou během svého života vystaveny, velmi proměnlivým podmínkám vnějšího prostředí. Působením těchto podmínek vnějšího prostředí vede ke zpomalení jejich životních funkcí, ale také k poškození jednotlivých orgánů a v krajním případě vede k jejich uhynutí. Nepříznivé vlivy vnějšího prostředí, závažně ohrožující rostlinu označujeme jako stresové faktory (stresory). Termín stres je obvykle (i když nejednotně) používán pro celkové označení stavu, ve kterém se rostlina nachází pod vlivem stresorů. Tento stav není ustálený ani snadno definovatelný, ale spíše se jedná o dynamický komplex mnoha reakcí (Procházka, 1998). Na rostlinu nepůsobí jednotlivé stresory odděleně, ale vždy v kombinaci, jak v přirozených i uměle vytvořených ekosystémech, proto v porovnání s živočišnou stresovou fyziologií je stresová fyziologie rostlin komplikovanější. Komplikovanost je dána také tím, že stresorem mohou být ohroženy pouze některé rostlinné orgány, a nikoliv celá rostlina (Hnilička a Středa, 2016).

Pro ekology, fyziology a agronomy se stalo tradičním rozdělení stresů, které zažívají rostliny, do dvou hlavních kategorií: biotické a abiotické. Biotické napětí vzniká interakcí mezi organismy, zatímco abiotické stresy jsou ty, které jsou závislé na interakci mezi organismy a fyzickým prostředím. Přesněji řečeno, biotické stresy jsou důsledkem konkurence o zdroje mezi organismy, zahrnující predátorství, parazitismus a působení alelopatických chemikálií uvolňovaných jedním organismem a postižením druhého (Fitter and Hay, 1987). Rostliny jsou často vystaveny přebytku abiotických stresových podmínek, jako je nízká teplota, sůl, sucho, zaplavení, teplo, oxidační stres a toxicita těžkých kovů (Obrázek 1.). Různé antropogenní aktivity zdůraznily stávající stresové faktory. Všechny tyto stresové faktory jim brání v dosažení plného genetického potenciálu a omezují produktivitu plodin (Buchanan, 2015).



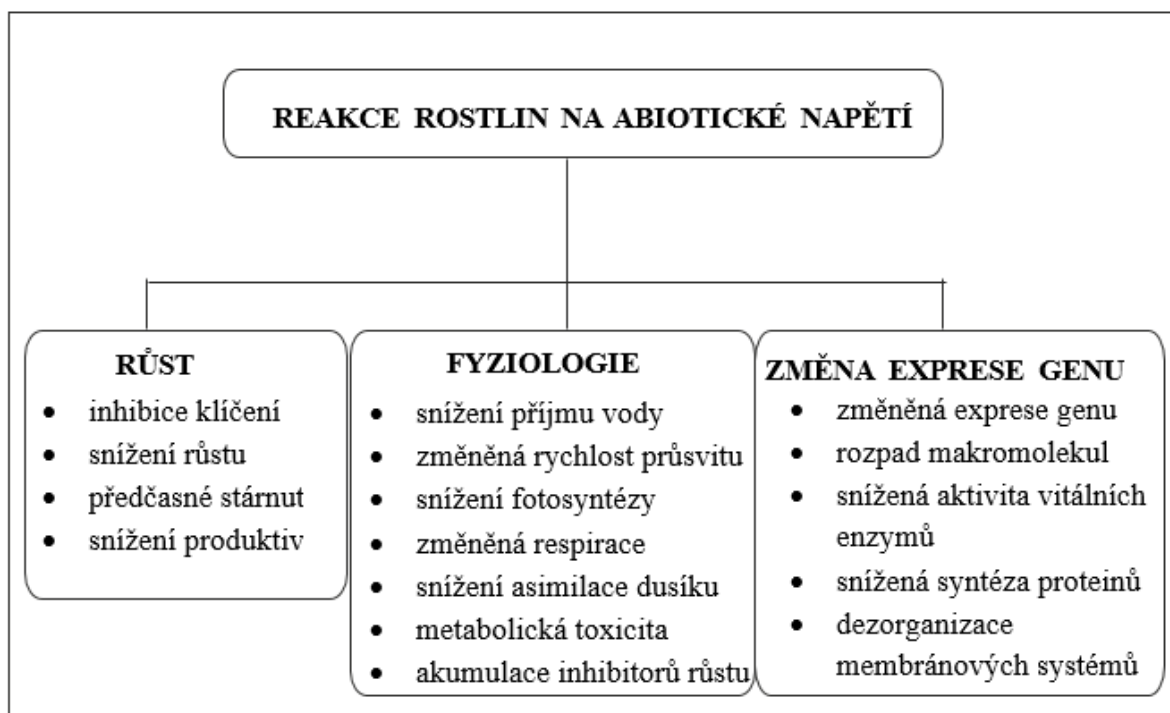
Obrázek 1. Přehled nejdůležitějších stresových faktorů (Procházka, 1998)

3.2 Abiotický stres

Abiotický stres je široký termín, který zahrnuje více stresů, jako je teplo, chlad, nadměrné světlo, sucho, zaplavení, poranění, toxicitu, ozáření UV-B, osmotický šok a slanost. Bylo odhadnuto, že pouze 10 % orné půdy může být zařazeno do kategorie bez stresu, což znamená, že plodiny pěstované na dalších 90 % orné půdy prožívají jeden nebo více environmentálních stresů. Některé z těchto stresů, jako je sucho, extrémní teplota a vysoká slanost, výrazně omezují produktivitu plodin. Předpovídá se, že deficity vody budou i nadále hlavním abiotickým faktorem, který pravděpodobně celosvětově ovlivní výnosy plodin (Jenks et al., 2013). Abiotické stresy patří mezi hlavní omezující faktory zemědělství (Reddy et al., 2006). Bylo odhadnuto, že abiotické stresy jsou hlavní příčinou snížení průměrného výnosu hlavních plodin o více než 50 %, což každoročně způsobuje ztráty ve výši stovek milionů dolarů. Globální klimatické změny a nepříznivé faktory abiotického stresu jsou hlavním omezujícím

faktorem pro dosažení udržitelně zrychleného a inkluzivního růstu. Minimalizace těchto ztrát je hlavní oblastí zájmu pro celý svět (Tuteja and Gill, 2013).

Vyšší rostliny jsou přisedlé, a proto nemohou uniknout z abiotických stresových faktorů. Jsou jim nepřetržitě vystaveny a vyžadují větší ochranu. To jim umožnilo vyvinout unikátní molekulární mechanismy pro zvládnutí různých stresových faktorů. Nicméně v mechanismech tolerance mezi jednotlivými rostlinami existují odchylky. Jedinou možností pro rostliny je změnit jejich fyziologické, metabolické mechanismy, genové exprese a vývojové aktivity, aby se vyrovnaly s důsledky stresu (Obrázek 2.). Proto mají rostliny unikátní a sofistikované mechanismy, které tolerují abiotické stresy. Ty rostliny, které mají lépe tolerantní, odolné, ochranné a aklimatizační mechanismy, mohou přežít, zatímco jiné nemohou (Reddy et al., 2006).



Obrázek 2. Některé z běžných reakcí rostlin na abiotické napětí (Přeloženo z Reddy et al., 2006)

3.2.1 Reakce rostlin na stres

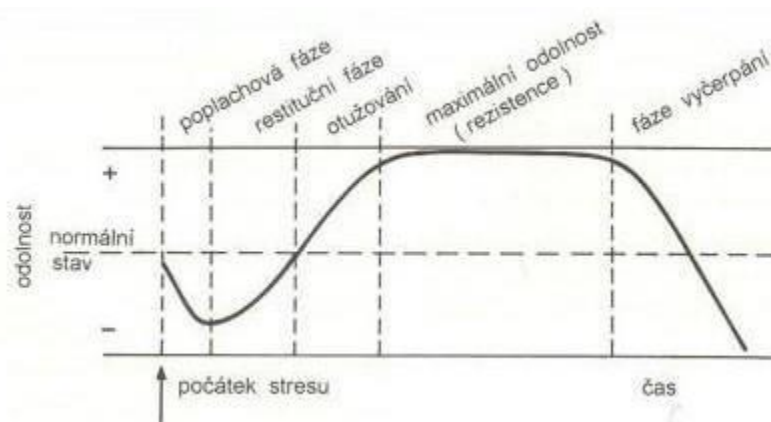
Výskyt, povaha a intenzita stresu se mohou lišit v závislosti na čase, ať už od hodiny k hodině, každodenně nebo od sezóny k sezóně. Tolerance rostlin ke stresu byla široce prokázána, že se liší podle fáze fyziologického růstu, vývojové fáze a velikosti rostlin (Ashraf and Harris, 2006).

Rostliny postrádající schopnost uniknout aktivním pohybem před působením biotických a abiotických stresorů, jsou tedy závislé na aktivaci různých efektivních fyziologických reakcí,

kterými se brání vůči škodlivým účinkům stresu ohrožujícím jejich růst, vývoj, vitalitu a přežití. Rostliny reagují na stresovou zátěž, aktivací specifických obraných mechanismů. K popisu těchto obraných mechanismů se používají různé terminologické systémy, popisující skutečnost, že některé druhy a odrůdy rostlin jsou v určité růstové a vývojové fázi působením některého abiotického stresoru přizpůsobeny (adaptovány) a jiné nikoli, některé jsou vůči němu citlivé (málo odolné), jiné naopak odolné (Kůdela, 2013).

Doba trvání, závažnost a rychlost, při které je kladen stres ovlivní, jak rostlina reaguje. Několik nepříznivých stresů v kombinaci může vyvolat reakci, která se liší od reakce způsobené jediným stresem. Reakce může být vyvolána přímo stresem, jako je sucho, nebo je výsledkem poškození vyvolaného stresem, jako je například ztráta integrity membrány. Navíc rezistence a citlivost na stres se liší podle druhu, genotypu, vývojového stupně a typu orgánů nebo tkání. Rostliny reagují na stres různými mechanismy. Neschopnost kompenzovat silný stres, může způsobit smrt rostlin (Buchanan, 2015).

Skupina reakcí, které se spustí pod vlivem stresorů, je nazývána stresová reakce (poplachová fáze, restituční fáze, fáze rezistence, fáze vyčerpání). První reakcí je fáze poplachová, zahájena přímo po účinku stresoru či spíše kombinací stresorů, kdy jsou jejich působením narušeny buněčné struktury a životní funkce rostliny. Restituční fáze nastane, nedojde-li k překročení letální meze rostliny a k jejímu úhynu, v rostlině začnou pracovat kompenzační mechanismy. Tyto mechanismy ovlivňují zvýšenou odolnost rostliny ve fázi rezistence vůči působícím stresorům. Při dlouhodobém a intenzivním vlivu stresorů nemusí být zvýšená odolnost rostliny vždy trvalého charakteru a může dojít opět k jejímu poklesu ve fázi vyčerpání (Obrázek 3.) (Bláha, 2003).



Obrázek 3. Zjednodušený průběh stresové reakce. (podle Larchera, 1995)

Výsledkem stresové reakce je určitá úroveň adaptační schopnosti (Bláha, 2003). Podle Levitta (1980) může být adaptace dosaženo buď vyhnutím se stresu (stress avoidance), nebo vytvořením vnitřní tolerance (rezistence), což je zmírnění stresu pomocí specifických reparačních mechanismů.

Některé mechanismy odporu jsou konstitutivní a aktivní před vystavením stresu. V jiných případech rostliny vystavené stresu mění svou fyziologickou reakci, čímž se aklimatizují do nepříznivého prostředí. Další mechanismy rezistence se dosahují aklimatizací, úpravou jednotlivých organismů v reakci na měnící se faktory prostředí. Během aklimatizace mění organismus svoji homeostázu, svou ustálenou fyziologii a přizpůsobuje sezměněnému vnějšímu prostředí. Doba aklimatizace před stresem může přinést odolnost vůči stresu jinak zranitelné rostlině. Ať už, na základě aklimatizace nebo adaptace, úspěšné mechanismy odolnosti proti stresu podporují přežití za smrtelných podmínek nebo udržují produktivitu za podmínek, které snižují výnosy plodin (Buchanan, 2015).

Stresové faktory, ať už fyzikálně-chemické či biotické, pronikají do vnitřního prostředí rostlin nestejně snadno, v důsledku různě vyvinutých ochranných struktur u různých druhů. Tento způsob ochrany má převážně pasivní a dlouhodobý charakter (např. tlustá kutikula na listech, výrazná impregnace buněčných stěn, rezervoáry vody). Jedná se vlastně o schopnost vyhnout se stresu, ke které přispívají také vhodně načasované životní cykly. Z fyziologického hlediska jsou mnohem zajímavější mechanismy aktivní odolnosti, které omezují negativní dopad stresorů až po jejich proniknutí k plazmatické membráně buněk a do symplastu. V takovém případě dochází ke spuštění řetězce změn, který bývá označován jako stresová reakce (Procházka, 1998).

3.3 Osmotický stres a zasolení

U zdravých, dobře zavlažovaných rostlin se pohybuje tlak vodního potenciálu kolem 0,6 MPa, příjem a transport vody probíhá pasivně, rostlina přijímá vodu, jen když je vodní potenciál kořenů menší než vodní potenciál půdy (Procházka, 1998). Pod vlivem slanosti dochází k situaci, při které klesne potenciál vodního roztoku půdy, pod hodnotu vodního potenciálu kořenů. Tento proces způsobí osmotický stres, který vede ke snížené schopnosti příjmu vody a ztrátě turgoru (Ashraf and Harris, 2006).

K získání vody z půdy kořeny musí rostlina vytvořit gradient vodního potenciálu, aby voda proudila směrem k povrchu kořene z půdy (to znamená, že vodní potenciál musí být nižší u kořene než v okolní půdě). Mnoho rostlin tolerujících sucho, reguluje jejich osmotický

potenciál, aby kompenzoval přechodné nebo prodloužené období stresu. Tento proces, nazývaný osmotická úprava, je výsledkem čistého zvýšení počtu částic rozpuštěných v rostlinné buňce. (Buchanan, 2015).

Larcher (1988) uvádí, že životnost rostlin na slaných stanovištích závisí na koncentraci a chemickém složení půdního roztoku. Soli působí na rostliny jednak tím, že jejich roztok osmoticky váže vodu a jejich ionty specificky působí na protoplazmu. Munns a Sharp (1993) uvádějí, že pokud sůl v půdě dosáhne koncentrací 4 dSm^{-1} nebo 40 mM NaCl má osmotický tlak přibližně $0,2 \text{ MPa}$, což ovlivňuje schopnost rostlin přijímat vodu. Zmíněná koncentrace solí v půdě vede k několika jevům nepříznivých pro většinu rostlin. Jedná se o osmotický efekt, kdy soli obsažené v půdní vodě ve vyšších koncentracích způsobují vzrůst potenciálu půdní vody, tedy energii, kterou je voda poutána v půdě, a průtok vody z půdy do kořínků rostliny je zpomalený oproti průtoku vody obsahující jen malé koncentrace solí. Tím dochází k odevzdávání vody z rostliny, zpomalení růstu a rostlina může dokonce zvadnout, když se silně zvýší koncentrace solí. Rostlina nemá mechanismus, kterým by cizí prvky odmítla a přijala jen živiny. Musí tedy spolu s nezbytnými živinami přijímat i cizí a toxické prvky v roztoku (Kutílek, 2012).

Vysoká slanost půdy způsobuje osmotický stres a iontovou nerovnováhu, což vede k poklesu růstu a produktivity rostlin citlivých na vysoké koncentrace chloridu sodného. Osmotický stres se projevuje sníženou dostupností vody a její absorpcí rostlinou a tím narušuje přepravu vody, živin a vede ke ztrátě turgoru. Toxicita iontů je spojena se zvýšením poměru koncentrace sodíku a draslíku v cytoplazmě (iontové napětí) a následně způsobuje nedostatek draslíku v rostlinách; vede k drastické změně ve směru metabolických procesů (Meychik et al., 2013).

Salinita ovlivňuje růst rostlin osmotickým stresem, který způsobuje osmotický účinek soli kolem kořenů a také toxicitou způsobenou nadměrnou akumulací soli v listech (James et al., 2008). Znečišťující účinky slanosti na růst rostlin souvisejí s nízkým osmotickým potenciálem půdního roztoku, který způsobuje fyziologické sucho, nutriční nerovnováhu a specifickou iontovou toxicitu nebo kombinaci všech těchto faktorů (Batoool et al., 2014).

Sudhir and Murthy (2004) uvádějí, že rostliny lze podle tolerance k zasolení rozdělit do dvou skupin. Většina rostlin patří do skupiny glykofytů, které mají poměrně nízkou toleranci vůči zasolení nebo silně inhibovaný růst i při nízkých hladinách NaCl . Druhou skupinou rostlin jsou halofyty, tyto druhy rostlin jsou schopné přirozeně růst a dokončit svůj životní cyklus v prostředí, kde koncentrace soli překračuje hodnoty 200 mM NaCl (Duarte et al., 2014).

3.3.1 Zasolené půdy

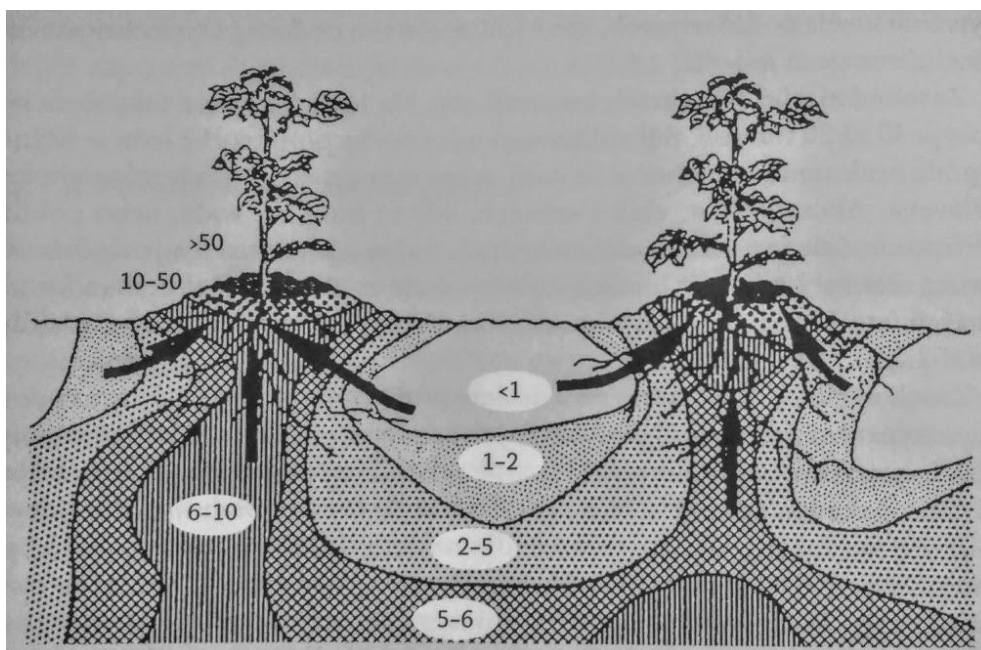
Salinita vzniká v důsledku zvýšené koncentrace různých solných iontů (převážně Na^+ a Cl^- , ale také dalších solných iontů, jako je Ca^{2+} , K^+ , $(\text{CO}_3)^{2-}$, $(\text{NO}_3)^-$, $(\text{SO}_4)^{2-}$) v půdě, vedou k poklesu potenciálu půdní vody a tím snižují příjem vody kořeny (Kosová et al., 2011). Dominantními solemi jsou buď chlorid sodný, síran sodný nebo směsi těchto dvou (Reddy et al., 2006).

Mořková (2014) uvádí, že zasolení půd způsobuje již zmíněný problém s příjmem vody, živin a nerovnováhu v příjmu esenciálních látek. Sodík inhibuje absorpci nezbytných prvků pro rostliny K, Ca a Mg ale také zvyšuje pH půdy a omezuje dostupnost esenciálních mikronutrientů (Fe, Mn, Zn, Cu), ve zvýšených koncentracích působí toxicky.

Zasolené půdy vznikají v důsledku speciálních klimatických a půdních podmínek a vyskytují se nejen v blízkosti moře, ale i ve vnitrozemských oblastech, kde potencionální výpar (tj. množství vody, které by se za daných klimatických podmínek odpařilo, pokud by byla voda v půdě stále v dostatečném množství) převažuje nad srážkami. V České republice se můžeme se slanými půdami setkat v oblastech kde se nacházejí minerální prameny (Bláha, 2003; Procházka, 1998)

Ashraf (1994) uvádí, že existují dva hlavní zdroje slanosti: primární neboli přírodní zdroje způsobené zvětráváním minerálů a půdy vzniklé od solných mateřských hornin a sekundární salinizace způsobená lidskými faktory, jako je dlouhodobé zavlažování a odlesňování.

Při zavlažování může dojít k zasolení půdy při opakovaném použití vody s vysokým obsahem soli nebo na intenzivně zavlažovaných pozemcích, kde není zajištěno dostatečné odvodnění. Zasolení nemusí být rovnoměrné, může docházet k akumulaci solí v bezprostřední blízkosti kořenů rostlin (Kůdela, 2013). V průběhu vegetačního období se soli postupně hromadí v rostlinném krytu (Obrázek 4.), jako zůstatek při výparu vody, z odumřelých rostlinných částí jsou soli opět vyluhovány srážkovou vodou a navracejí se do půdy (Larcher, 1988). Při odlesnění dochází k hromadění soli v povrchové vrstvě půdy v důsledku nedostatečného odčerpávání vody a solí náhradním porostem (Kůdela, 2013).



Obrázek 4. Schéma znázorňující zavlažování brambor brázdovým podmokem, které způsobuje hromadění solí v porostu. Vypařování vody na vrchu hrůbků, způsobuje postupné hromadění soli. Šipky znázorňují směr vzestupu vody kapilárami. Čísla vyjadřují stupeň slanosti, stanovený pomocí vodivosti extraktu z nasycené půdy. Vyšší číselná hodnota znamená vyšší zasolení (podle McKersie and Leshem, 1994)

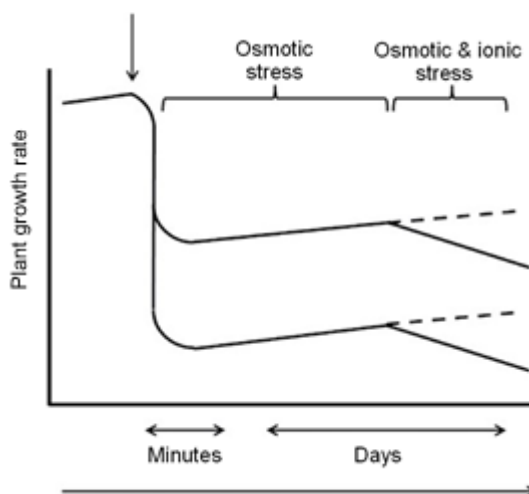
3.3.2 Fáze reakcí rostlin na slanost

Růst rostlin reaguje na slanost ve dvou fázích: osmotická fáze, která inhibuje růst mladých listů a iontová fáze, která urychluje odumírání zralých listů (Batoool et al., 2014) a snižuje stomatální vodivost zralých listů (Munns and Tester, 2008).

V první osmotické fázi, která začíná bezprostředně poté, co se koncentrace solí kolem kořenů zvyšuje na prahovou úroveň, rychlost růstu výhonků výrazně klesá, listové buňky ztrácejí vodu, avšak tato ztráta objemu buněk a turgoru je přechodná. Během několika hodin buňky obnoví původní objem a turgor díky osmotickému nastavení, ale navzdory tomu během několika dnů dochází ke snížení prodloužení buněk a dělení buněk, což vede k pomalejšímu růstu listů a menšímu konečnému rozměru rostliny. Rozměry se mění, s větší redukcí plochy než hloubky, takže listy jsou menší a silnější (Munns and Tester, 2008).

Pokud je rostlina vystavena slanosti dlouhodobě, dochází k sekundární iontové fázi, která způsobuje inhibici vývoje postranních výhonů a po měsících dochází k reprodukčnímu vývoji, jako je například časné kvetení nebo snížený počet květů. Během této doby dochází k předčasnému stárnutí starších listů, produkce mladších listů však pokračuje (Obrázek 5.).

Všechny tyto změny v růstu rostlin jsou reakce na osmotický účinek soli a jsou podobné reakcím na sucho (Munns and Tester, 2008).



Obrázek 5. Fáze reakcí rostlin na slanost (upraveno od Munns and Tester, 2008)

Míra, s jakou se vyrábějí nové listy, závisí převážně na vodním potenciálu půdního roztoku. Samotné soli se neutvářejí v rostoucích tkáních v koncentracích, které inhibují růst. Takže, sůl získaná rostlinou přímo nezamezuje růst nových listů. Sůl uvnitř rostliny zvyšuje stárnutí starých listů. Pokračující přeměna soli v listech po dlouhou dobu nakonec vede k velmi vysokým koncentracím Na^+ a Cl^- , až listy odumřou. Pro přežití rostliny je rozhodující míra opadu/odumření listů. Pokud se nové listy vytvářejí nepřetržitě ve vyšší míře, nežli je množství odumřelých starých listů, existuje dostatek fotosynteticky aktivních listů, aby rostlina produkovala květiny a semena, ačkoli v omezených počtech (Shabala, 2017). Některé rostliny jsou na zasolení tolerantní, především se umějí vypořádat s osmotickým efektem a mají schopnost absorbovat vodu i při střední vlhkosti silně zasolené půdy. Jiné nepocítují tak silně škodlivost toxických prvků. Jedno je však společné všem rostlinám. V období klíčení a mladého růstu jsou rostliny na rozpustné soli citlivější než v období plné zralosti (Kutílek, 2012).

3.3.3 Osmotické nastavení

Jak bylo zmíněno v předchozích částech, slanost inhibuje růst rostlin tím, že způsobuje osmotický stres a snižuje buněčný turgor. Aby se udržel normální růst, musí se rostliny znovu přizpůsobit zvýšené vnější osmolalitě. Toho lze dosáhnout akumulací různých molekul v cytoplazmě, která působí proti vnějšímu osmotickému tlaku (Shabala, 2017). Osmotické přizpůsobení nebo akumulace rozpuštěných látek buňkami je proces, kterým lze snížit vodní

potenciál buňky bez doprovodného poklesu buněčného turgoru (Ashraf, 2004). Osmotické přizpůsobení se týká snížení osmotického potenciálu v důsledku čisté akumulace rozpuštěných látek v reakci na nedostatek vody, a tím pomáhá udržovat nízké potenciály turgoru (Ashraf and Harris, 2006).

Adaptace rostlin k zasolení je dvojího typu. V rostlinách, ve kterých je vyloučení solí hlavním mechanismem snášenlivosti soli, je příjem soli dokonale řízen pomocí vysoce selektivní plazmatické membrány, která zabraňuje proniknutí nadbytečných iontů do kořenových buněk. Naproti tomu v rostlinách, kde je základní mechanismus začlenění soli, dochází k ukládání solí do vakuol, případně do apoplastu a soli jsou transportovány do nadzemní části rostlin a vylučovány na povrch listů. Ukládání solí do vakuol, způsobuje vysoký osmotický tlak, který lze vyrovnat zvýšenou koncentrací kompatibilních osmoticky aktivních látek v cytosolu (Mořková, 2014).

Rostliny mohou akumulovat řadu organických osmolytů (tzv. kompatibilně rozpustných látek). Nejčastějšími jsou aminokyseliny, sacharidy a polyalkoholy. Jedná se o malé molekuly rozpustné ve vodě, které mohou být nahromaděny v buňkách ve vysokých koncentracích, aniž by ovlivnily metabolické reakce uvnitř buňky. Akumulací těchto netoxických (kompatibilních) osmoticky aktivních rozpuštěných látek, vede ke zvýšení buněčné osmolality, která vede k přítoku vody do buněk, nebo alespoň ke snížení výtoku z buněk, čímž se vytvoří turgor nezbytný pro růst buňky. Ve většině případů je však koncentrace těchto organických osmolytů v půdách velmi nízká.

Rostliny se mohou spoléhat i na anorganické osmolyty, shromažďováním Na^+ , Cl^- a K^+ pro účely osmotického přizpůsobení. Zadržování vody uvnitř buňky může být dosaženo stejně dobře zvýšením koncentrace organických i anorganických molekul. Avšak akumulace těchto iontů by neměla významně ovlivňovat buněčný metabolismus. K^+ se zdá být vhodná pro tuto roli; avšak za stresových podmínek elektrochemické gradienty prospívají ztrátě draslíku, ale nikoli absorpci. Dva další ionty, Na^+ a Cl^- , jsou ve vnějších médiích extrémně hojné v podmínkách fyziologického roztoku, a proto mohou být použity jako levné osmotika pro udržení normálního buněčného turgoru (Shabala, 2017).

3.4 Fotosyntéza

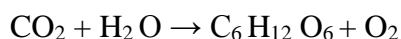
Fotosyntéza je složitý biologický proces, přeměny absorbované energie slunečního záření na energii chemických vazeb, tento proces probíhá v zelených rostlinách, řasách, sinicích a fotosyntetických bakteriích (Ke,2001). Při fotosyntéze fotoautotrofní organismy využívají

energii slunečního záření k zabudování (redukci) molekul oxidu uhličitého (CO₂) z ovzduší do organických sloučenin a k uvolnění (oxidaci) molekul kyslíku (O₂) z molekul vody (H₂O) do ovzduší prostřednictvím průduchů (Roháček,2005). Organické sloučeniny, které se nakonec produkují fotosyntézou, přímo nebo nepřímo zahrnují cukr, sacharidy, tuky a bílkoviny, které zabezpečují stavbu rostlinných buněk a orgánů, dále slouží jako potrava pro všechny živé bytosti (Ke,2001). K dobrému průběhu fotosyntézy je nutné chlazení pomocí výparu vody z průduchů, transpirací, která bude podrobněji popsána v následující kapitole (Kutílek, 2012). Tvorba nových organických látek a kyslíku, prostřednictvím fotosyntézy má tedy zásadní význam pro udržení života na planetě Zemi (Roháček,2005).

Ke (2001) uvádí, že se obecně předpokládá, že Země byla vytvořena zhruba před 4,6 miliardami let a život na Zemi začal přibližně před 3,5 miliardami let, přičemž prvními fototrofními organismy byli fotosyntetické bakterie a primitivní řasy.

Ve skutečnosti, život na Zemi obecně, a to nejen rostlin, zcela závisí na současné a / nebo minulé fotosyntetické činnosti (Lambers,2008). Veškeré naše jídlo, fosilní a biologická paliva jsou odvozeny od procesu fotosyntézy (Hall and Rao,1999). V současné době činí celková biomasa vyrobená ročně fotosyntézou rostlin přibližně dvě stě miliard tun (Bacon,2001). Konečným zdrojem veškeré metabolické energie na naší planetě je tedy slunce a fotosyntéza je podstatná pro zachování všech forem života na Zemi (Hall and Rao,1999).

Hlavní chemickou cestou při fotosyntéze je přeměna oxidu uhličitého a vody na uhlohydráty a kyslík. Reakce může být vyjádřena rovnicí:



Vytvořené sacharidy mají více energie než výchozí suroviny, jmenovitě CO₂ a H₂O. Pomocí vstupu sluneční energie se sloučeniny s nízkou energetickou hodnotou, CO₂ a H₂O, převádějí na sloučeniny bohaté na energii, uhlohydráty a O₂ (Hall and Rao,1999).

Do procesu fotosyntézy zahrnujeme fotochemické procesy, probíhající za přítomnosti světla, enzymatické procesy, které nevyžadují světlo a procesy difúze, které zprostředkovávají výměnu oxidu uhličitého a kyslíku mezi chloroplasty a vzduchem (Larcher,1988).

Primárním požadavkem pro správný průběh fotosyntézy je absorpce záření v chloroplastech, stupeň využití tohoto záření je závislý na koncentraci chlorofylu, přesněji řečeno na koncentraci fotosynteticky aktivních pigmentů (Larcher,1988). K tomuto účelu je využíváno záření v intervalu vlnových délek od 400 do 700nm (Roháček,2011). Listy rostlin jsou specializované orgány, přizpůsobené k maximální absorpci slunečního záření, a jsou přizpůsobeny ke zkrácení transportních drah při výměně plynů mezi vnitřním prostorem listu a okolní atmosférou (Procházka,1998). Světlo je tedy zachyceno velkým množstvím

chloroplastů, které jsou v těsné blízkosti vzduchu a nejsou příliš daleko od cévní tkáně, která dodává vodu a vyvází produkty fotosyntézy. Ve většině rostlin dochází k příjmu CO₂ skrze póry listů, stomata (Lambers,2008).

Fotosyntetický proces lze rozdělit na fázi světelnou a na fázi temnostní. Při světelné fázi dochází k přeměně fotonové energie na energii chemickou, u vyšších rostlin probíhá absorpce fotonů pomocí fotosyntetických pigmentů (chlorofyl a, chlorofyl b), které jsou uloženy v thylakoidních membránách, které jsou umístěny v chloroplastech (Sudhir and Murthy,2004).

Absorbovaná světelná energie je využita k fotolýze vody, při které se uvolní O₂ a H⁺. Konečnými produkty thylakoidních reakcí jsou vysoce energetické sloučeniny ATP a NADPH, které se používají v reakcích fixace molekul CO₂ a k syntéze sacharidů (Taiz,2002). Uvedené energetické sloučeniny, jsou využity v cyklu fotosyntetické redukce uhlíku, který je také označován jako Calvinův cyklus. Pro navázání CO₂ je nutný enzym rubisco, který s pomocí vysoce energetických sloučenin ATP a NADPH, syntetizuje sacharidy (Procházka,1998).

3.4.1 Fotosyntéza a stres

Fotosyntéza, nejzákladnější fyziologický proces všech rostlin, je ve všech fázích ovlivněna stresujícím prostředím, jako je slanost, sucho a vysoká teplota. Tyto zmíněné stresy způsobují změny v celé řadě fyziologických, biochemických a molekulárních procesech v rostlině. Mechanismus fotosyntézy zahrnuje různé součásti, včetně fotosyntetických pigmentů, fotosystémů, elektronového transportního systému a cesty redukce CO₂, jakékoli poškození na jakékoli zmíněné úrovni způsobené stresem může snížit celkovou fotosyntetickou kapacitu zelené rostliny. Změny nastávají v regulaci průduchů, aktivitách enzymů, koncentracích pigmentů, metabolitů, výměny plynů a v elektronovém transportním systému (Ashraf and Harris, 2013).

Rostliny mají různé typy fotosyntetických mechanismů, kterými jsou přizpůsobeny specifickým klimatickým zónám. Například rostliny C₃, které představují více než 95% rostlin druhů Země, se daří v chladném a vlhkém klimatu, obvykle s nízkou intenzitou světla. Naproti tomu rostliny C₄ se vyskytují v horkých a suchých klimatických podmínkách s vysokou intenzitou světla. Obecně platí, že C₄ a CAM rostliny jsou lépe přizpůsobeny na vyprahlé prostředí, protože mají vyšší účinnost ve využití vody než C₃ rostliny. CAM rostliny mohou účinně ušetřit metabolickou energii a vodu při drsných podmínkách tím že, zavírají průduchy během dne a fixují CO₂ během noci, kdy je sníženo vypařování vody (Ashraf and Harris, 2013).

Slaný stres způsobuje pokles růstu a produktivity rostlin narušením fyziologických procesů, zejména fotosyntézy. Zvyšuje akumulaci chloridu sodného v chloroplastech vyšších

rostlin, ovlivňuje rychlost růstu a často je spojován s poklesem přenosů fotosyntetických elektronů při fotosyntéze (Sudhir and Murthy, 2004). Munns and Sharp (1993) uvádí, že osmotický stres ovlivňuje fotosyntézu především snížením plochy listů, obsahem chlorofylu, v menší míře růstem kořenů a snížením stomatální vodivosti.

Stomatální uzavření omezuje příjem CO_2 , což vede ke snížení fixace uhlíku a asimilaci v listové tkáni. Produkce sacharidů během fotosyntézy je proto snížena, což má vliv na růst rostlin a výnosy. Některé rostliny kompenzují snížení CO_2 tím, že vyvíjejí listy, které jsou menší, silnější a mají hustěji uspořádané chloroplasty (Jenks and Hasegawa, 2013). Chloroplast je klíčovým místem pro fotosyntézu, nicméně, tato organela je velmi citlivá nejen na zasolení, ale i na sucho, extrémní teploty, různé intenzity světla a UV záření (Ashraf and Harris, 2013).

Již zmíněna vysoká akumulace sodíku v rostlinách může zvýšit produkci reaktivních druhů kyslíku. Reaktivní druhy kyslíku (ROS), které hrají dvojitou roli v rostlinách pod abiotickým stresem, fungují jako toxické vedlejší produkty metabolismu stresu a důležité molekuly signální transdukce. Rostlinné hormony jsou signální molekuly produkované v rostlině a nacházejí se ve velmi nízkých koncentracích. Kyselina abscisová (ABA) hraje důležitou roli nejen při reakcích rostlin na zasolení ale i za jiných stresových podmínek (Batoool, 2014).

ABA je obvykle známa jako stresový hormon díky svému vysokému nahromadění za stresových podmínkách. Jedním z bezprostředních reakcí na vodní stres je uzavření průduchů, které je způsobeno především v důsledku působení ABA (Ashraf and Harris, 2013).

Ashraf and Harris (2013) uvádějí, že různé stresující faktory vedou ke snížení obsahu fotosyntetických pigmentů. Larcher (1988) upozorňuje na intenzivní osvětlení, které může vést k nedostatečné koncentraci fotosynteticky aktivních pigmentů, nedostatek chlorofylu se u rostlin projevuje výskytem chlorózy, která také značně snižuje rychlost fotosyntézy. Takové podmínky nastávají přirozeně při začátku rozvoje listu a na podzim, ale vyskytují se také při porušení minerální výživy, za sucha, po infekci a jako následek přítomnosti škodlivých plynů.

Snížení fotosyntetických pigmentů, může vést ke snížení hodnoty v transportu elektronů a tím i snížení kapacity ve většině rostlin. Rozsah těchto jevů však vždy závisí na druhu, odrůdě, délce trvání expozice stresu a toleranci dané rostliny (Ashraf and Harris, 2013).

3.5 Transpirace

Transpirace je fyzikální proces, při kterém se vypařuje voda z celého vnějšího povrchu rostliny a ze všech vnitřních povrchů, které přijdou do styku se vzduchem (Larcher, 1988).

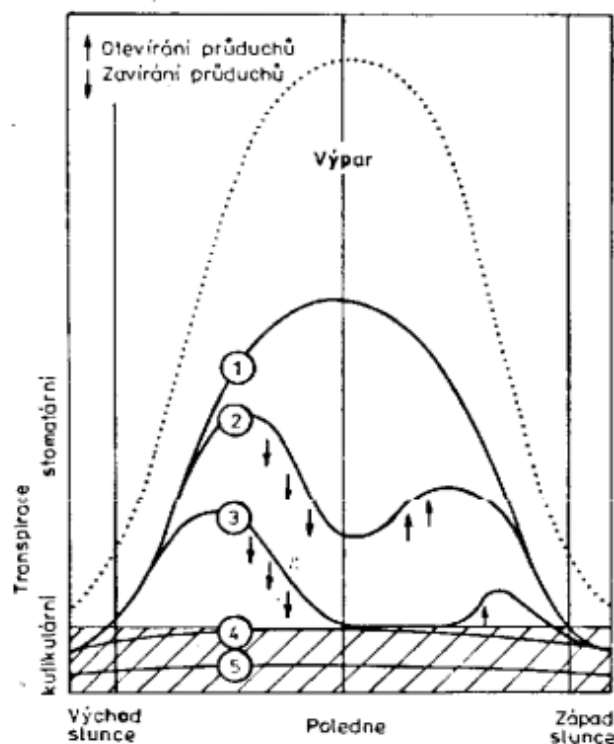
Transpirace je dominantní faktor ve vztazích rostlinných vod, jelikož odpařováním vody vzniká energetický gradient, který způsobuje pohyb vody rostlinou a tím i příjem vody a s ní i živin. Rychlost odpařování vody z jakéhokoli povrchu závisí na dostupnosti energie pro odpařování vody, gradientu koncentrace par, který představuje hnací sílu pro pohyb vodní páry a odolnosti v difuzní cestě (otevřenost průduchů). Sluneční záření slouží jako primární zdroj energie pro odpařování vody (Pallarrdy,2010). Gradient vzniká v důsledku rozdílů obsahu vodní páry na vypařujícím se povrchu, který je vyšší než obsah v jakékoli vzdálenosti od tohoto povrchu, z rostliny se vypařuje tím více vodní páry, čím prudší je gradient parciálního tlaku vodní páry mezi rostlinou (povrchem) a vzduchem. Při transpiraci, uvnitř rostlinných orgánů dochází k výparu vody ze stěn mezofilních buněk, hraničících s mezibuněčným prostorem, voda přechází z kapalné fáze do fáze plynné uvnitř rostlin a pak uniká prostřednictvím průduchů do vnějšího prostředí, transpirace může probíhat také přes kutikulu (Larcher, 1988). Kutílek (2012) uvádí, že u většiny rostlin dochází k výparu skrze průduchy (stomata), výpar celou pokožkou, skrze kutikulu je velmi pomalý.

Transpirace může probíhat kutikulárně a stomatálně. Při kutikulární transpiraci musí molekuly vody procházet přes povoskovanou vrstvu pokrývající vnější stěnu epidermis, zvanou kutikulu. Výpar skrze kutikulu, je většinou velice pomalý, pomalejší průběh se liší u různých druhů, podle uspořádání, počtu a hustoty kutinových a voskových lamel pokrývající vnější stranu epidermis a podle tloušťky kutikuly. Na vývoji vrstvy kutikuly velice působí podmínky, v nichž jednotlivé rostliny vyrůstají (Larcher, 1988). Forbes and Watson (1992) zjistili, že stínomilné rostliny mají často tenčí vrstvu kutikuly, která může způsobit až 30% ztrátu z celkového objemu vody, zatímco mnoho rostlin suchých stanovišť, jako jsou pouště, neztrácí prakticky žádnou vodu skrze kutikulu. Plodiny mírného podnebí ztrácí přibližně 10% z jejich vody kutikulární transpirací.

K většině transpirace však dochází přes stomata (průduchy). Průduchy neslouží pouze k výparu vody, transpirací, slouží také k velmi důležitému příjmu CO₂ ze vzduchu, uhlík je pro rostlinu velmi důležitý stavební materiál a látka nezbytná pro fotosyntézu, při které průduchy zajišťují chlazení rostlin (Kutílek, 2012). Průduchy jsou malé otvory na spodní straně listů rostlin, které se mohou otevřít a zavřít v reakci na environmentální podněty, jako je sluneční světlo, vlhkost, vítr, CO₂ a dostupnost vody (Johnson et al.,2010). Řízeným otevíráním průduchů získávají rostliny schopnost přizpůsobovat rychlost transpirace vlastním potřebám vodní bilance v rostlině (Larcher, 1988). Kutílek (2012) uvádí, že při výrazném poklesu půdní vlhkosti, dochází k přivírání průduchů, rostlina šetří vodou a omezuje ztráty vody transpirací. Přivřením průduchů, ale dochází i k omezenému příjmu CO₂ a rostlina hůře roste. Tento

problém rostliny vyřešili pomocí zmíněného řízeného otevírání a zavírání průduchu pomocí dvojic svěřacích buněk obklopených podpůrnými buňkami, které rostlině umožňují se izolovat od vnějšího prostředí při nedostatku vody, a naopak umožňující vstup CO₂ v době dostatku vody. Průduchy jsou rozmístěny přibližně na 1 % listu, zbývající plochu chrání a uzavírá kutikula (Procházka, 1998). I když stomatální póry tvoří pouze asi 1 % plochy listu, rychlost jejich odpařování může být vyšší až o 50 % než hladina vodní plochy se stejnou plochou jako celý list (Johnson et al., 2010).

Larcher (1988) uvádí, že pokud je rostlina několik dní nebo týdnů bez srážek, vyčerpávají se postupně zásoby vody a vodní bilance rostliny se postupně zhoršuje. Rostliny se za takové situace snaží snížit svoji spotřebu vody, tím že otevírají průduchy méně často a na kratší dobu. Nejdříve se transpirace snižuje v poledních hodinách, poté nedochází k jejímu opětovnému zvýšení, později se průduchy otevírají jen ráno a poslední fází je úplné omezení stomatální transpirace, kdy rostliny transpirují jen kutikulárně (Obrázek 6.).



Obrázek 6. Změny denního průběhu transpirace, při postupně se zhoršující zásobě vody rostlinou (křivky 1 až 5). Šipky znázorňují pohyby průduchů vyvolané změnami vodní bilance v rostlině. Dolní vyšrafovaná část, vyznačuje rozsah, v němž probíhá pouze kutikulární transpirace. Jednotlivé křivky znázorňují: 1 – neomezenou transpirace, 2 – snížení transpirace v poledne, způsobené částečným uzavřením průduchů, 3 – transpirace při úplném uzavření průduchů, 4 – přerušení stomatální transpirace, v důsledku trvalého uzavření průduchů (probíhá jen kutikulární), 5 – snížená kutikulární transpirace, způsobená smršťováním membrán při vysychání (Larcher, 1988)

4 Materiál a metody

V pokusu byl sledován vliv osmotického stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace u 4 vybraných druhů listové zeleniny. Těmito druhy byly: čtyřboč rozložitá (*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kuntze), locika setá 'Orion' (*Lactuca sativa* L.), roketa setá 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.) a šrucha zelná 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.).

4.1 Rostlinný materiál

Jako pokusný materiál byly použity následující druhy listové zeleniny

- čtyřboč rozložitá (*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kuntze)
- locika setá 'Orion' (*Lactuca sativa* L.)
- roketa setá 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.)
- šrucha zelná 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.)

4.1.1 Čtyřboč rozložitá (*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kuntze)

Také známá pod názvem novozélandský špenát, patří do čeledi kosmatcovité (*Aizoaceae*). Název čtyřboč je odvozen od neobvyklého čtyřrohého tvaru plodu, který obsahuje několik semen. Jedná se o jednoletou, poléhavou rostlinu s výhony dorůstajícími se až 1 m. Listy jsou kosočtverečné, tmavozelené, silně dužnaté a porostlé žlázkami. Novozélandský špenát je poměrně teplomilný a vlhkomilný. Vhodnější je výsadba z předpěstované sadby vzhledem k jeho pomalému klíčení, citlivosti k mrazu a rozložitému růstu. Před výsevem se semena, z důvodu tvrdého osemení namáčejí do vlažné vody, aby nabobtnala a urychlilo se tím vzházení a klíčení. Vysazujeme jej ve sponu 80 x 40 cm, nejlépe v polovině května, kdy už nehrozí mrazy. Při sklizni odřezáváme nebo odštipujeme mladé dužnaté výhonky se 4 až 5 listy, hlavní sklizňové období trvá 3 až 4 měsíce, až do září či října. Pravidelnou sklizní podporujeme větvení lodyh a tvorbu nových výhonů (Pekárková, 2002; Seva Moravia s.r.o., 2017).

4.1.2 Locika setá 'Orion' (*Lactuca sativa* L.)

Locika setá neboli salát hlávkový máslový, patří do čeledi hvězdnicovité (*Asteraceae*). Je to jednoletá rostlina, vytvářející bohatou listovou růžici z jemných světle zelených listů, zavíjejících se do hlávky. Půdu vyžaduje dobrou s rovnoměrným přísunem vláhy a osluněné stanoviště. V zimním období můžeme začít s předpěstováním sadby ve skleníku, dalším způsobem je výsev přímo na stanoviště, od poloviny března. Předpěstovanou sadbu

můžeme zasadit na venkovní stanoviště koncem března. Salát můžeme pěstovat v užších vzdálenostech, ve sponu 25 x 25 cm. Sklízíme od dubna, buď celou rostlinu nebo postupně otrháváme vnější listy. Salát patří mezi listovou zeleninu, která je citlivá na zasolení (Petříková, 2006; Seva Moravia s.r.o., 2017).

4.1.3 Roketa setá 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.)

Roketa setá jinak známa jako rukola, patří do čeledi brukvovité (*Brassicaceae*). Roketa je jednoletá, hojně větvená rostlina, dosahující výšky až 10 cm. Listy jsou lyrovitě peřenoklané, se zubatým okrajem. Při pěstování je nenáročná, tolerantní vůči suchu, vyhovuje jí slunné stanoviště. Roketu můžeme vysévat během celého roku, při rychlení v miskách je sklizeň již za 10 až 14 dní. Pro výsev na venkovní stanoviště je vhodná druhá polovina dubna až začátek května, pro letní sklizeň a konec srpna až polovina září pro podzimní sklizeň. Semena vyséváme do řádků vzdálených 15-20 cm. Roketa se sklízí ve fázi vyvinuté listové růžice, po 6 až 8 týdnech od výsevu. Tato rostlina je oblíbená pro svou příjemně nahořklou chuť (Doležalová, 2016; SEMO a.s., 2015).

4.1.4 Šrucha zelná 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.)

Šrucha zelná patří do čeledi šruchovité (*Portulacaceae*). Je známa především jako plevel, který se velice snadno vysemeňuje a rozmnožuje. Pro náš pokus jsme použili kulturní typ. Šrucha zelná je jednoletá, poléhavá až polovzpřímená hustě rozvětvená rostlina s výhony dorůstajícími 30 až 60 cm. Listy jsou podlouhlé, lysé a výrazně dužnaté. Pro pěstování šruchy je vhodnější teplejší prostředí a slunné stanoviště, snáší i suchu. Je choulostivější na poklesy teplot a mráz. Vysévá se přímo na stanoviště v dubnu nebo se vysazují předpěstované sazenice ve stejném období, ve sponu 25 x 4 cm. Šrucha klíčí velice rychle, vhodnější je postupný výsev v třítydenních intervalech, abychom mohli sklízet mladé výhonky před kvetením. Sklizeň můžeme očekávat za 3-4 týdny od výsevu, šruchu sklízíme postupným ořezáváním stonků s listy, během vegetace můžeme sklízet 2 až 3krát, do doby květu, poté listy změni chuť a jsou tvrdé. Šrucha má mnoho léčivých účinků, díky vysokému obsahu minerálů a vitamínů (Pekárková, 2002; SEMO a.s., 2015).

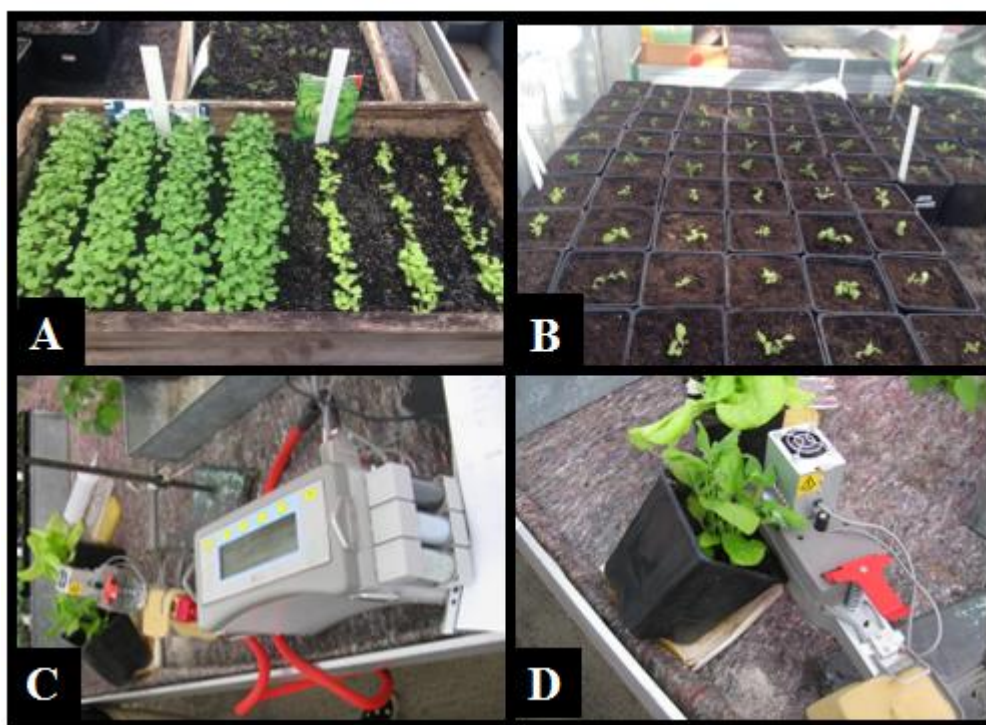
4.2 Metoda kultivace

Pokus zaměřený na sledování vlivu osmotického stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace u vybraných druhů zeleniny, byl založen v polovině března ve výukovém skleníku v areálu ČZU. Do výsevních truhlíků s lehkým substrátem bez přídavku živin, jsme do řádků vyseli semena vybrané listové zeleniny, každý řádek jsme opatřili cedulkou s názvem druhu zeleniny a datem výsevu. Po celou dobu vzcházení byly rostliny zalévány pouze čistou vodou.

Koncem měsíce, v růstové fázi dvou pravých listů (Obrázek 7.) byly rostliny přesázeny do plastových květináčů o rozměrech 10 x 10 cm, s lehkým substrátem a příměsí písku. Každý květináč obsahoval pět kusů daného druhu, aby byl zajištěn dostatek zelené hmoty k pokusu (Obrázek 7.). Od každého druhu výše zmíněných listových zelenin jsme vytvořili 50 květináčů, tedy celkem 250 květináčů. Přesazené rostliny bylo nutné z počátku zalévat pouze vodou, aby se vytvořila dobrá kořenová soustava a rostliny byli silné.

Měsíční rostliny se rozdělili do 5 variant, každá varianta obsahovala 10 květináčů rostlin od každého druhu. Kontrolní varianta byla pouze jedna a po celou dobu pokusu byla zalévána vodou, ostatní čtyři varianty byly zalévány každá roztokem NaCl o různé koncentraci, a to 50mmol l^{-1} , 100mmol l^{-1} , 200mmol l^{-1} a 300mmol l^{-1} . Všechny varianty byly zavlažovány 50 ml roztoku/vody jednou za dva dny.

Po třiceti dnech od založení pokusu, byly rostliny dostatečně silné a velké na měření přístrojem LCpro⁺, který měří a kontroluje okolní prostředí listu a vypočítává fotosyntetické aktivity listu (Obrázek 7.). K měření za pomoci zmíněného přístroje, je nutné vybrat vhodnou rostlinu s dostatečně velikou listovou plochou, aby list pokryl celou plochu měřicí komory (Obrázek 7.). Sledované hodnoty byly měřeny vždy na jedné rostlině od každého druhu a varianty, po dobu 10 minut, časové intervaly pro konkrétní rostlinné druhy a varianty jsme zaznamenávali do tabulky. Přístroj výsledné naměřené hodnoty automaticky ukládá na paměťovou kartu.



Obrázek 7. Fotografie ze založení a měření pokusu, A. Rostliny v růstové fázi dvou pravých listů; B. Rostliny přesázené do plastových květináčů, třídění variant; C. Přístroj pro měření: LCpro⁺; D. Rostlina s dostatečně velikou listovou plochou, pro měření.

4.3 Metodika měření

Měření rychlosti fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti. Pro měření tohoto pokusu byl použit přístroj LCpro⁺, který využívá gazometrických metod měření intenzity fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti. Zmíněné měřené hodnoty se mění v důsledku působení různých stresových faktorů, důležitým ukazatelem pro měření rychlosti čisté fotosyntézy je bilance mezi fixací CO₂ z atmosféry a uvolněním CO₂ při respiračních pochodech. Gazometrické metody jsou založeny na principu měření změny koncentrace CO₂ a vodních par, v atmosféře obklopující měřený objekt. Tato změna je měřena pomocí infračerveného analyzátoru plynů, podle schopnosti CO₂ a H₂O absorbovat záření v infračervené oblasti v poměru ke koncentraci plynu. Vzorek měřeného plynu prochází přes trubici, zdroj infračerveného světla je také nasměrován do pozlacené trubice za účelem maximalizace intenzity zdroje. Detektor umístěný na konci trubice měří amplitudu infračerveného záření, které je sníženo absorpcí CO₂ obsaženým ve vzorku plynu.

Přístroj se skládá z hlavní konzoly, která zajišťuje úpravu signálů, dodávky vzduchu, ovládání mikroprocesoru, ukládání dat na kartu, klávesnice a listové komory. Komora je vybavena regulací teploty a demontovatelnou osvětlovací jednotkou. Hlavní konzola kontroluje a reguluje koncentraci CO₂ a H₂O ve vzduchu vstupujícím do komory. Vzduch je přiváděn na obě strany listu. Vyměněný vzduch, který opouští komoru, je analyzován a je stanoven (většinou nižší) obsah CO₂ a (většinou zvýšený) obsah H₂O. Z rozdílů v koncentracích plynu a průtoku jsou přibližně každých 20 s vypočítávány asimilace a transpirace.

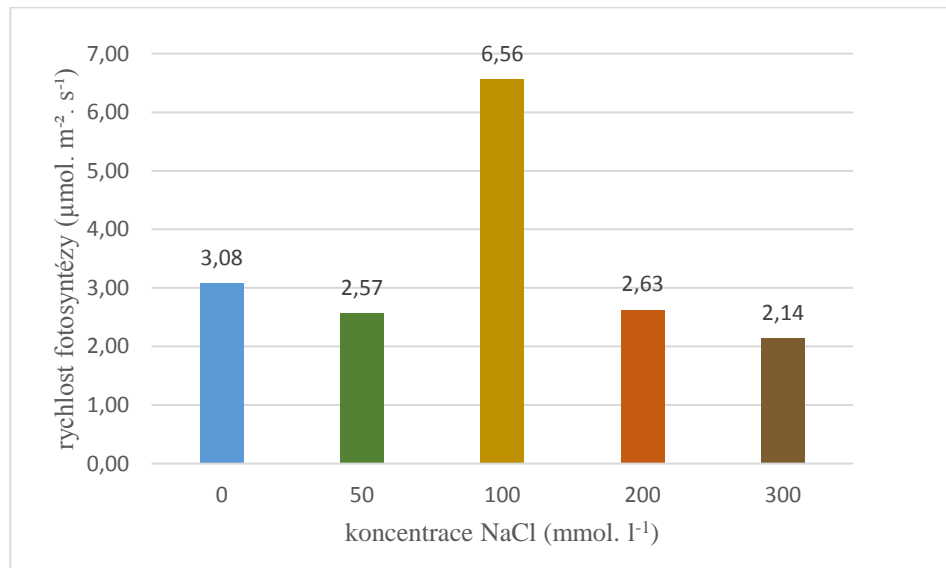
Vypočtené hodnoty jsou zobrazeny na obrazovce především za účelem kontroly validity naměřených hodnot. Tyto hodnoty mají především referenční význam před uložením záznamu a pomocí nich je možno zkontrolovat, zda je list stabilní z hlediska fotosyntézy. V případě typického listu je proudění CO₂ mezi -10 to +100 mmol/m²/s a proudění H₂O mezi 0 až 15 mmol/m²/s (ADC Bio Scientific Ltd., 2017).

5 Výsledky

Následující obrázky znázorňují rychlost fotosyntézy, transpirace a stomatální vodivosti u vybraných druhů listové zeleniny, které byly použity k pokusu, po zalévání rostlin různě koncentrovanými roztoky solí. Každý druh byl zaléván stejnými variantami roztoku o různých koncentracích NaCl v mmol. l^{-1} (50,100,200,300), které znázorňují v grafu jednotlivé sloupce. První sloupec znázorňuje kontrolní variantu, zalévanou čistou vodou, jejíž roztok má koncentraci 0 mmol. l^{-1} .

5.1 Fotosyntéza

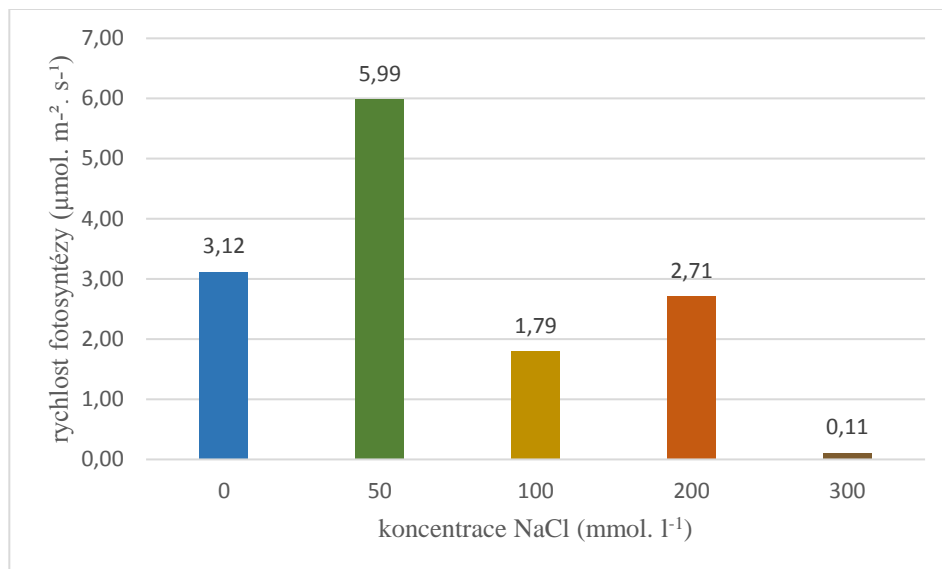
Obrázek 8, znázorňuje rychlost čisté fotosyntézy u druhu *Tetragonia tetragonioides* (čtyřboč rozložitá), naměřené hodnoty se pohybovaly od $2,14 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ do $6,56 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Nejnižší rychlost fotosyntézy byla zaznamenána u varianty o koncentraci roztoku 300 mmol. l^{-1} NaCl (2,14), naopak nejvyšší rychlosti výrazně dosáhla varianta o koncentraci roztoku 100 mmol. l^{-1} NaCl (6,56). Zbylé varianty koncentrovaných roztoků NaCl (50 mmol. l^{-1} , 200 mmol. l^{-1}), vykazovaly velmi podobné hodnoty rychlosti fotosyntézy, mírný nárůst byl zaznamenán u kontrolní varianty, na $3,08 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.



Obrázek 8. Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), u druhu *Tetragonia tetragonioides* (čtyřboč rozložitá), v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l^{-1})

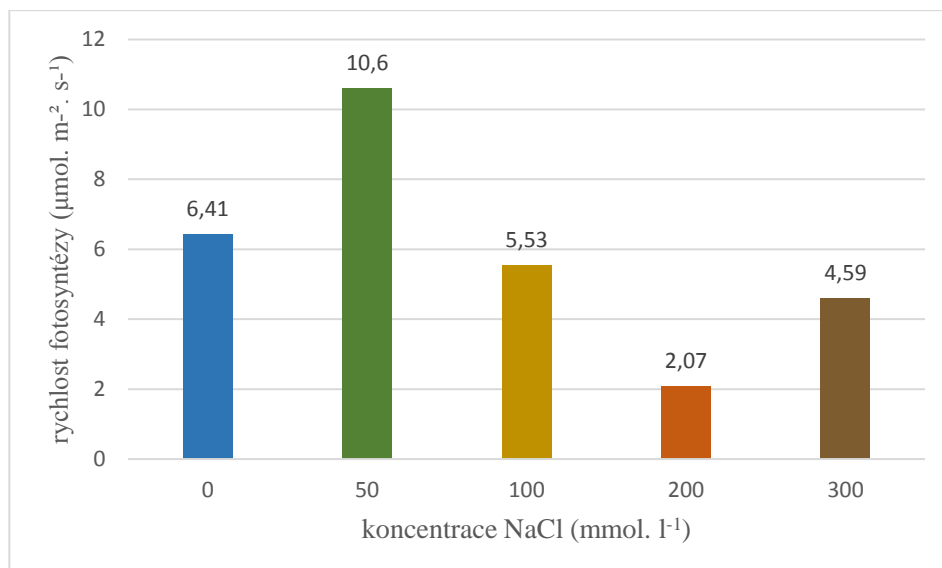
Z obrázku 9 lze vyčíst, hodnoty rychlosti fotosyntézy naměřené u druhu *Lactuca sativa* (locika setá). Měřené hodnoty se pohybují od velmi nízké hodnoty $0,11 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ do $5,99 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, přičemž nejvyšší naměřená hodnota patří k rostlinám, které byly zalévány

roztokem o koncentraci 50 mmol. l⁻¹ NaCl (5,99). Nejnižší rychlost fotosyntézy i v porovnání s ostatními druhy a variantami byla zaznamenána u nejvíce koncentrovaného roztoku, 300 mmol. l⁻¹ NaCl (0,11). Rychlost fotosyntézy u tohoto druhu vykazuje 96% rozdíl mezi nejvyšší a nejnižší hodnotou.



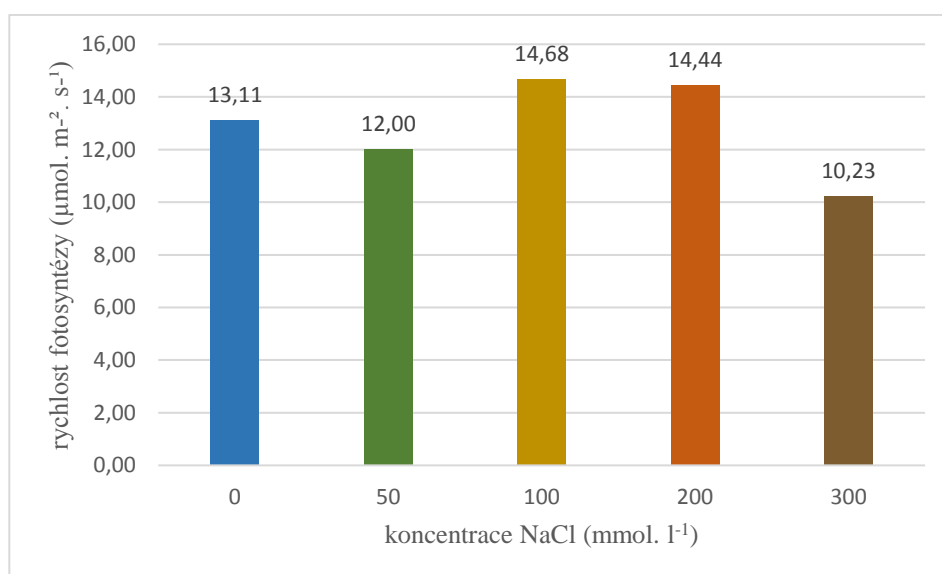
Obrázek 9. Rychlost fotosyntézy (µmol. m⁻². s⁻¹), u druhu *Lactuca sativa* (locika setá), v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l⁻¹)

Obrázek 10 ukazuje, jak se měnila rychlost fotosyntézy u druhu *Eruca sativa* (roketa setá), naměřené hodnoty se pohybovaly od 2,07 µmol. m⁻². s⁻¹ do 10,6 µmol. m⁻². s⁻¹. Nejnižší rychlost fotosyntézy byla zaznamenána u roztoku o koncentraci 200 mmol. l⁻¹ NaCl (2,07), naopak nejvyšší rychlosti dosáhla varianta s koncentrací roztoku 50 mmol. l⁻¹ NaCl (10,6). Průběh rychlosti fotosyntézy u roketky je velmi střídavý, kontrolní varianta dosáhla 6,41 µmol. m⁻². s⁻¹, zbylé varianty koncentrovaných roztoků NaCl (100 mmol. l⁻¹, 300 mmol. l⁻¹ NaCl), dosahovaly polovičních rychlostí, v porovnání s nejvyšší naměřenou hodnotou u tohoto druhu.



Obrázek 10. Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), u druhu *Eruca sativa* (roketa setá), v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l^{-1})

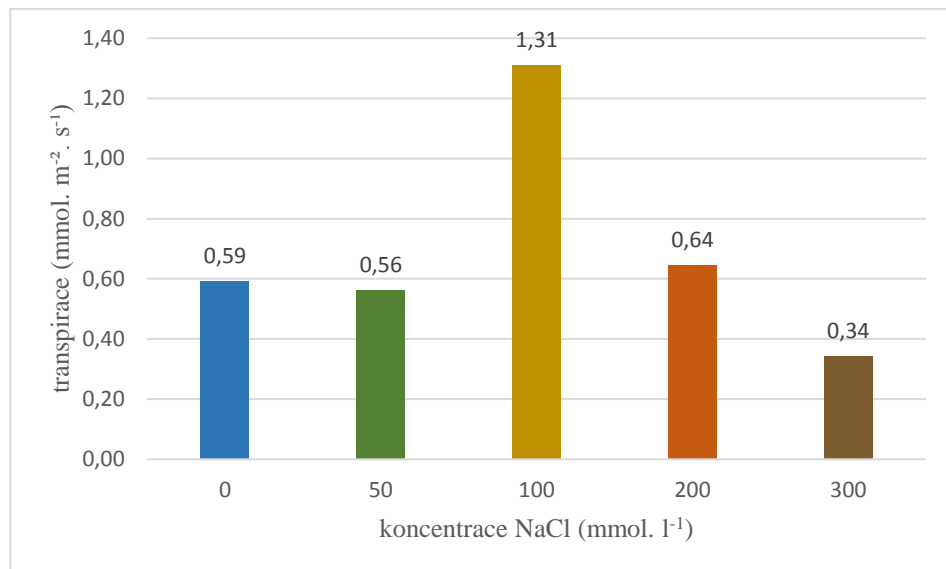
Obrázek 11, znázorňuje rychlost fotosyntézy zaznamenanou u druhu *Portulaca oleracea* (šrucha zelná), naměřené hodnoty se pohybovaly od $10,23 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ do $14,68 \mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Nejvyšší hodnoty dosáhla varianta o koncentraci roztoku 100 mmol. l^{-1} NaCl ($14,68$), velmi těsné rychlosti fotosyntézy dosáhla koncentrovanější varianta roztoku o koncentraci 200 mmol. l^{-1} NaCl, naopak nejnižší rychlost byla naměřena u varianty s nejvyšší koncentrací NaCl. Šrucha v jednotlivých variantách výrazně převyšuje ostatní sledované druhy rostlin.



Obrázek 11 Rychlost fotosyntézy ($\mu\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), u druhu *Portulaca oleracea* (šrucha zelná), v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l^{-1})

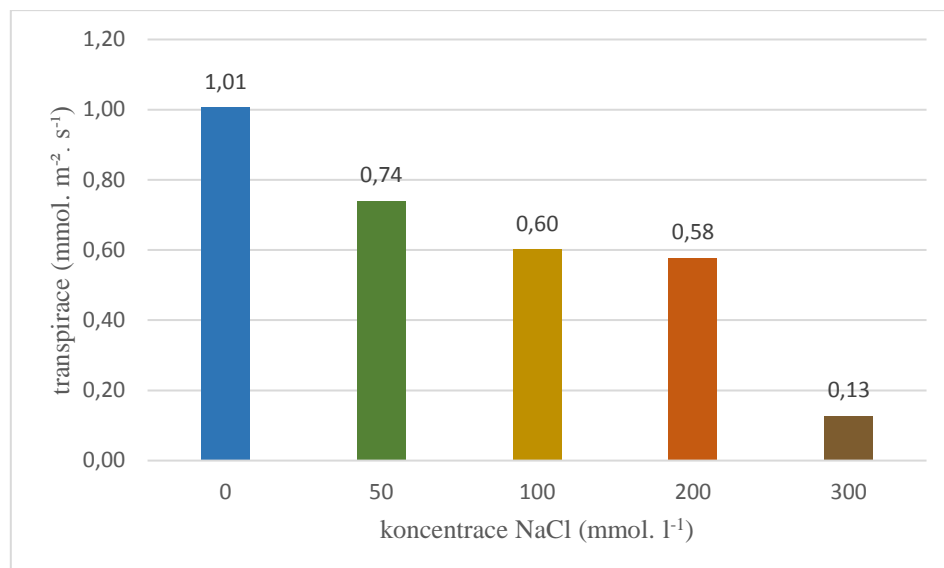
5.2 Transpirace

Obrázek 12 vyobrazuje naměřené hodnoty rychlosti transpirace u rostlin druhu *Tetragonia tetragoniodes* (čtyřboč rozložitá), které se pohybovali od 0,34 mmol. m⁻². s⁻¹ do 1,31 mmol. m⁻². s⁻¹. Kontrolní variant vykazuje velmi podobných hodnot jako varianta zalévaná roztokem o koncentraci 50 mmol. l⁻¹ NaCl. Nejvyšší hodnota byla naměřena u roztoku s koncentrací 100 mmol. l⁻¹ NaCl (1,31), poté hodnoty rychlosti prudce klesly, se zvyšující se koncentrací NaCl, až k nejnižší hodnotě u varianty 300 mmol. l⁻¹ NaCl (0,34). Zmíněná nejnižší hodnota je druhou nejnižší v porovnání se všemi druhy a variantami, po hodnotě naměřené u *Lactuca sativa* (locika setá). Mezi nevyšší a nejnižší hodnotou rychlosti transpirace u toho druhu je rozdíl 74,05 %.



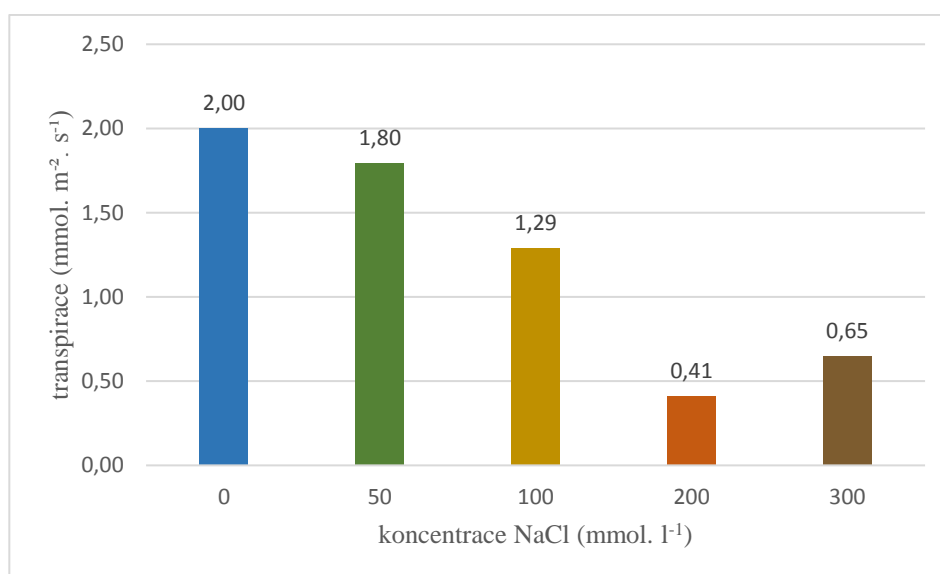
Obrázek 12. Rychlost transpirace (mmol. m⁻². s⁻¹), u druhu *Tetragonia tetragoniodes* (čtyřboč rozložitá) v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l⁻¹)

Obrázek 13 vyobrazuje rychlost transpirace u druhu *Lactuca sativa* (locika setá). Hodnoty rychlosti transpirace se pohybovaly od 0,13 mmol. m⁻². s⁻¹ do 1,01 mmol. m⁻². s⁻¹. Rychlost transpirace se u všech variant snižovala se zvyšující se koncentrací soli v roztoku. Nejvyšší rychlost transpirace byla naměřena u kontrolní varianty (1,01), naopak nejnižší u varianty zalévané koncentrací 300 mmol. l⁻¹ NaCl (0,13), tato zmíněná nízká hodnota je nejnižší rychlostí transpirace i v porovnání s ostatními druhy i variantami. Rychlost transpirace u rostlin zalévaných 300 mmol. l⁻¹, klesla oproti kontrolní variantě o 87 %.



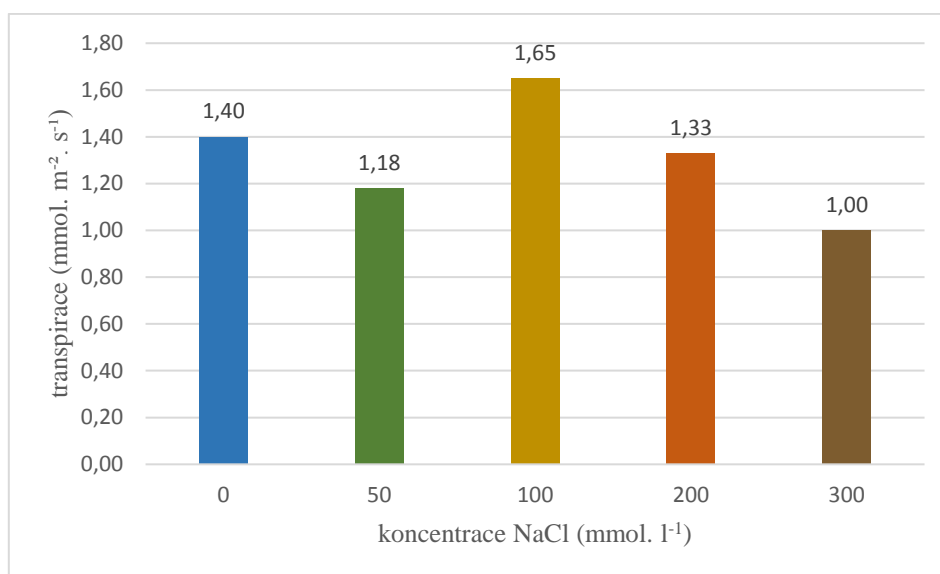
Obrázek 13. Rychlost transpirace ($\text{mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), u druhu *Lactuca sativa* (locika setá) v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l^{-1})

Z obrázku 14 lze vyčíst rychlost transpirace u druhu *Eruca sativa* (roketa setá). Měřené hodnoty se pohybovaly od $0,41 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ do $2,00 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Nejnižší hodnota patří roztoku o koncentraci 200 mmol. l^{-1} NaCl ($0,41$) a nejvyšší kontrolní variantě ($2,00$). Od nejvyšší hodnoty rychlosti transpirace, naměřené u kontrolní varianty, hodnoty pomalu klesaly se zvyšující se koncentrací roztoku, až k zmíněné nejnižší hodnotě naměřené u varianty 200 mmol. l^{-1} NaCl, poté ale rychlost opět mírně stoupla u nejvíce koncentrované varianty. Hodnota rychlosti transpirace $2,00 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ je nejvyšší naměřená hodnota oproti všem rostlinným druhům všech variant.



Obrázek 14. Rychlost transpirace ($\text{mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), u druhu *Eruca sativa* (roketa setá) v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l^{-1})

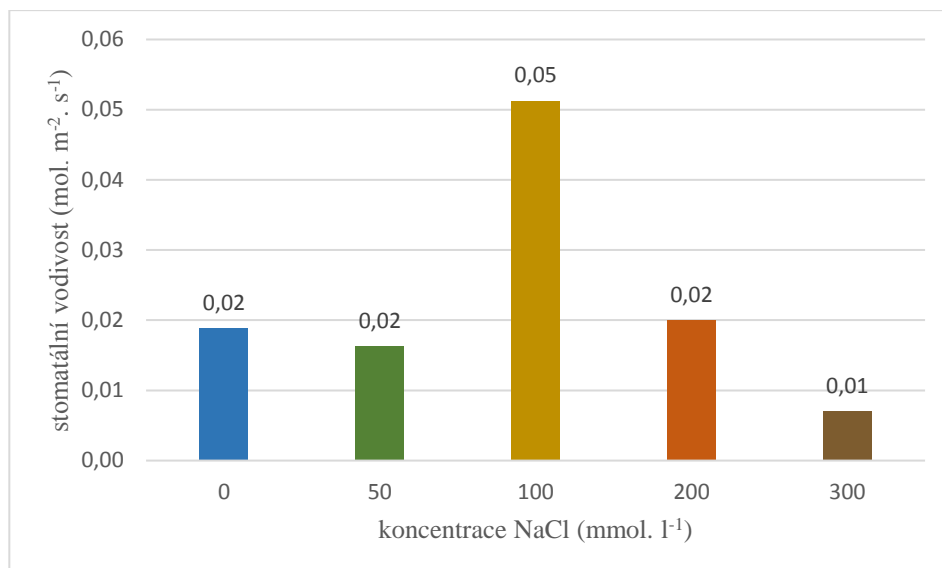
Obrázek 15 znázorňuje rychlost transpirace naměřené na rostlinách druhu *Portulaca oleracea* (šrucha zelná). Hodnoty transpirace se pohybovaly od 1,00 mmol. m⁻². s⁻¹ do 1,65 mmol. m⁻². s⁻¹. Nejvyšší hodnoty dosáhla varianta rostlin zalévaných koncentrací roztoku 100 mmol.l⁻¹ NaCl, naopak nejnižší hodnoty byly naměřeny u nejvíce koncentrovaného roztoku NaCl. Tato rostlina vykazovala kolísání hodnot v rychlosti transpirace, nejdříve se oproti kontrolní variantě snížily, poté vzrostly u varianty 100 mmol. l⁻¹ a poté opět klesly. Zmíněná hodnota u varianty zalévané roztokem 100 mmol. l⁻¹ NaCl, byla nejvyšší i v porovnání s ostatními druhy této koncentrace.



Obrázek 15. Rychlost transpirace (mmol. m⁻². s⁻¹), u druhu *Portulaca oleracea* (šrucha zelná) v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l⁻¹)

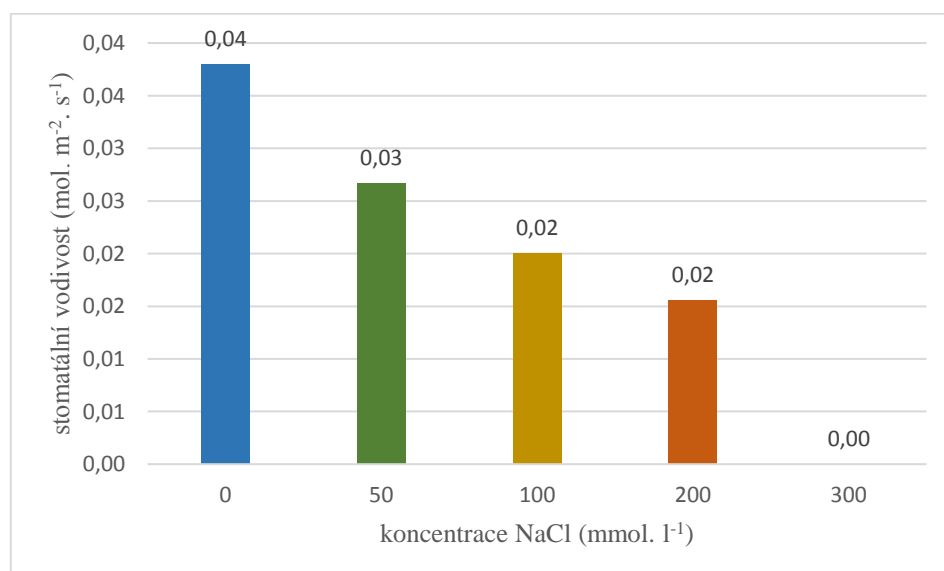
5.3 Stomatální vodivost

Z Obrázku 16 lze vyčíst hodnoty stomatální vodivosti u druhu *Tetragonia tetragonioides* (čtyřboč rozkladitá), které se pohybovaly v rozmezí od 0,01 mol. m⁻². s⁻¹ do 0,05 mol. m⁻². s⁻¹. Nejvyšší stomatální vodivosti dosáhla varianta roztoku o koncentraci 100 mmol. l⁻¹ NaCl (0,05), oproti tomu nejnižší hodnoty byly naměřeny u varianty s nejvyšší koncentrací roztoku NaCl (0,01), zbylé varianty vykazovaly téměř shodné hodnoty stomatální vodivosti, 0,02 mol. m⁻². s⁻¹. U kontrolní varianty a varianty s koncentrací roztoku 50 mmol. l⁻¹ NaCl, hodnoty stomatální vodivosti vykazovaly několika násobně nižší hodnoty než u druhu *Eruca sativa* (roketa setá).



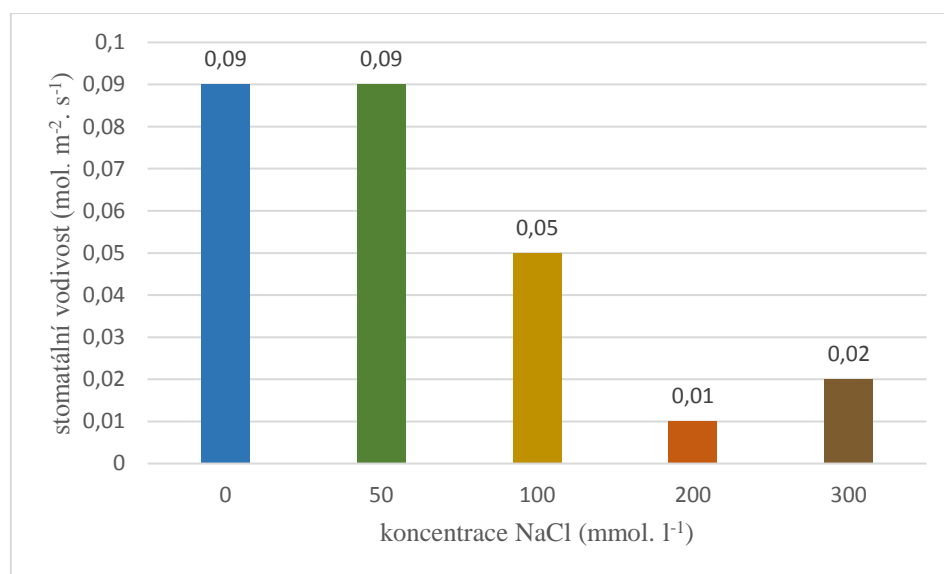
Obrázek 16. Stomatální vodivost ($\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), u druhu *Tetragonia tetragonioides* (čtyřboč rozkladitá) v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l^{-1})

Obrázek 17 popisuje hodnoty stomatální vodivosti naměřené u druhu *Lactuca sativa* (locika setá), hodnoty stomatální vodivosti se u lociky pohybují od $0 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ do $0,04 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Nulová hodnota byla naměřena u varianty s roztokem o koncentraci 300 mmol. l^{-1} NaCl, naopak nejvyšší hodnota vyšla u kontrolní varianty ($0,04$). Stomatální vodivost klesala se zvyšující se koncentrací NaCl v roztoku, až k nulové hodnotě. Tento druh je jediný, vykazující nulové hodnoty stomatální vodivosti v tomto pokusu.



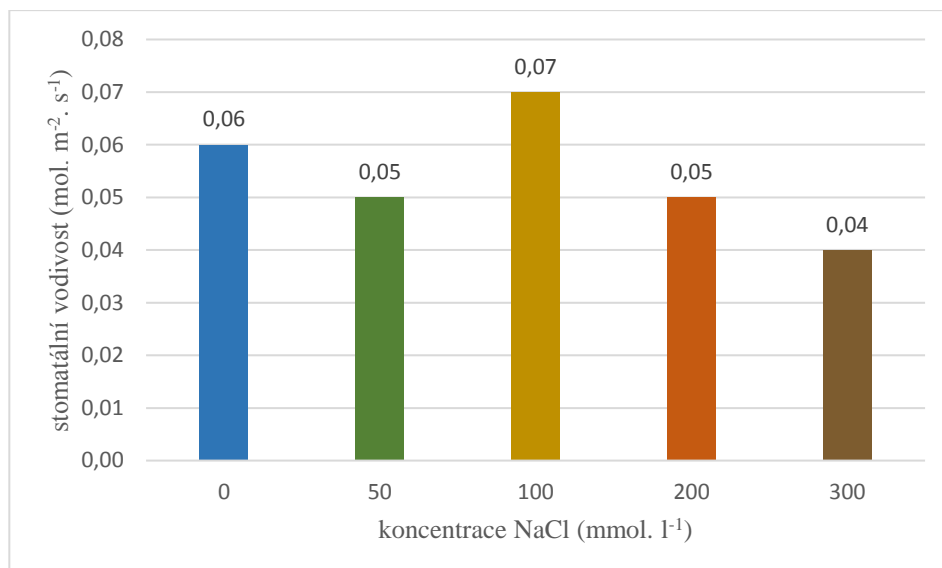
Obrázek 17. Stomatální vodivost ($\text{mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), u druhu *Lactuca sativa* (locika setá) v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l^{-1})

Obrázek 18 znázorňuje hodnoty stomatální vodivosti u druhu *Eruca sativa* (roketa setá), zjištěné hodnoty se pohybovaly od 0,01 mol. m⁻². s⁻¹ do 0,09 mol. m⁻². s⁻¹. Nejvyšších hodnot dosáhla kontrolní varianta zalévána pouze vodou a varianta s koncentrací roztoku 50 mmol. l⁻¹ NaCl (0,09), poté došlo k mírnému poklesu u koncentrovanější varianty. Nejnižší hodnota stomatální vodivosti byla zjištěna u varianty 200 mmol. l⁻¹ NaCl (0,01), o pouhou jednu desetinu mol. m⁻². s⁻¹ vyšší, byla stomatální vodivost naměřena u nejvíce koncentrované varianty. Stomatální vodivost 0,09 mol. m⁻². s⁻¹, je nevyšší naměřenou hodnotou v porovnání s ostatními rostlinami i variantami.



Obrázek 18. Stomatální vodivost (mol. m⁻². s⁻¹), u druhu *Eruca sativa* (roketa setá) v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l⁻¹)

Obrázek 19 znázorňuje poměrně vysoké hodnoty stomatální vodivosti, které byly naměřeny u druhu *Portulaca oleracea* (šrucha zelná). Hodnoty, si byly velmi blízké, pohybovaly se od 0,04 mol. m⁻². s⁻¹ do 0,07 mol. m⁻². s⁻¹. Nejnižší hodnota byla naměřena u nejvíce koncentrovaného roztoku NaCl (0,04), s klesající koncentrací, stomatální vodivost vzrůstala a nejvyšší hodnoty dosáhla u varianty 100 mmol. l⁻¹ NaCl (0,07), poté nastal mírný propad. Stomatální vodivost u šruchy je poměrně stálá, v porovnání s ostatními druhy.



Obrázek 19. Stomatální vodivost (mol. m⁻². s⁻¹), u druhu *Portulaca oleracea* (šruha zelná) v závislosti na koncentraci roztoku NaCl (mmol. l⁻¹)

6 Diskuze

Slanost půdy ovlivňuje růst a vývoj rostlin prostřednictvím osmotického stresu, který působí na rostlinu škodlivými účinky toxických iontů Na^+ a Cl^- , sníženou dostupností vody a její absorpcí rostlinou a tím i narušeným příjmem vody a živin. Téměř 20 % světově obdělávané plochy a téměř polovina zavlažovaných pozemků na světě jsou postiženy salinitou (Sairam and Tyagi, 2004). Mnoho zemědělských pozemků vyžaduje pro pěstování intenzivní zavlažování, které způsobuje zasolení půd, a následné rozsáhlé ztráty vody v kombinaci odparu a transpirace. Koncentrace solí v půdě každoročně stoupá, což vede k obrovským ztrátám orné půdy a její produktivity, jelikož většina hospodářsky významných druhů plodin je velmi citlivá k zasolení (Mahajan and Tuteja, 2005).

Procesy, jako je klíčivost semen, růst sazenic, vegetační růst, kvetení a plodnost, jsou negativně ovlivněny vysokou koncentrací soli, což nakonec způsobuje snížený ekonomický výnos a také kvalitu produktů (Sairam and Tyagi, 2004).

6.1 Fotosyntéza

Duarte et al. (2014) uvádějí, že rostliny vystavené stresu solí, velmi často snižují rychlost fotosyntézy. Sultana et al. (1999) dokládají, že snížení fotosyntézy v salinizovaných rostlinách, závisí také na snížení dostupného CO_2 , stomatálním uzavřením.

Při nulové koncentraci NaCl v roztoku byla naměřena rychlost fotosyntézy u *Tetragonia tetragonioides* (čtyřboč rozložitá) $3,08 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Při zvyšující se koncentraci NaCl , docházelo ke snižování rychlosti fotosyntézy, výraznou výjimkou byla varianta s koncentrací $100 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ NaCl , při které vzrostla rychlost fotosyntézy na $6,56 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Yousin et al. (2010) dokládají výsledky měření rychlosti fotosyntézy u *Tetragonia tetragonioides* (čtyřboč rozložitá) v porovnání s *Spinacia oleracea* (špenát setý). Autoři sledovali vliv zasolení roztoku o koncentraci 0, 50, 100 a 200 mM NaCl , snížení rychlosti fotosyntézy bylo nižší u čtyřboče, oproti špenátu. Z našeho pokusu vyplívá, že u čtyřboče byl také zaznamenán nejmenší rozdíl mezi kontrolní variantou a variantou o koncentraci $300 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ NaCl , oproti ostatním zkoumaným druhům. Tento výsledek potvrzují také Wilson et al. (2000), kteří uvádějí čtyřboč jako zeleninu tolerantní k solím. Shannon a Grieve (1998) uvádějí, že u špenátu se výtěžky zpočátku mohou zvyšovat při nízké až střední míře slanosti. Toto tvrzení může do jisté míry potvrzovat, naměřenou zvýšenou rychlost fotosyntézy u varianty $100 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ NaCl , oproti kontrolní variantě při našem pokusu, ale konkrétních výsledků, shodných s naším pokusem, autoři neuvádějí.

U druhu *Lactuca sativa* (locika setá) byla naměřená rychlost fotosyntézy u kontrolní varianty $3,12 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, u varianty s koncentrací NaCl $50 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ rychlost fotosyntézy stoupla na téměř dvojnásobnou hodnotu, $5,99 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Podobných výsledků dosáhli i Šiler et al. (2007), u druhu *Centaurea erythraea* (zeměžluč okolíkata), zvýšenou rychlost fotosyntézy v porovnání s kontrolní variantou, zaznamenávali při středních hodnotách slanosti ($50\text{-}200 \text{ mM NaCl}$), v našem pokusu byla zvýšená rychlost pouze u varianty $50 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ NaCl. U nejvíce koncentrovaného roztoku, dosáhla naměřená rychlost fotosyntézy pouze $0,11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, tento výsledek naznačuje, že locika není schopna snášet vysoké koncentrace solí v půdě. Autoři Duarte et al. (2004) uvádějí, že rostliny nesnášející zasolení, při koncentraci nad 200 mM , odumírají a nejsou schopny dokončit svůj životní cyklus.

Rychlost fotosyntézy u druhu *Eruca sativa* (roketa setá), dosahovala u kontrolní varianty $6,41 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, poté došlo k navýšení u varianty o koncentraci $50 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ NaCl, k tomuto navýšení došlo i u druhu *Lactuca sativa* (locika setá). Zajímavá rychlost fotosyntézy byla naměřena u nejvíce koncentrovaného roztoku NaCl ($4,59 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), oproti kontrolní variantě klesly hodnoty o pouhé $1,82 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, to dokazuje i tvrzení Shannon and Grieve (1998), kteří uvádějí že tento druh roste přirozeně na půdách silně zasažených salinitou. Toleranci vůči salinitě u rokety, zkoumali také Ashraf and Noor (1993), k pokusu použili roztoky o podobné koncentraci jako u našeho pokusu ($0,100,200,300 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ NaCl). K posouzení tolerance vůči zasolení, použili druh *Brassicacarinata* (hořčice habešská), který uvedli také jako tolerantní. Z výsledků uvedených autory vyplývá, že roketa je vysoce tolerantní vůči zasolení i oproti hořčici. Při našem pokusu byla dokázána menší odolnost k zasolení než uvádějí zmínění autoři.

Nejvyšších hodnot rychlosti fotosyntézy, v porovnání s ostatními druhy dosáhla *Portulaca oleracea* (šrucha zelná). U kontrolní varianty bylo naměřeno hodnoty $13,11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, poté rychlost mírně klesla, u vyšších koncentracích jsme zaznamenali mírné zvýšení rychlosti fotosyntézy a u nejvíce koncentrované varianty roztoku, byla naměřena nejnižší rychlost fotosyntézy. Velmi podobný závěr byl uveden v práci Alam et al. (2015), kteří pozorovali jak pozitivní, tak i negativní účinky slanosti na rychlost fotosyntézy u tohoto druhu, při zvyšující se koncentraci NaCl. Nejvyšší snížení zaznamenali u nejvyšší koncentrace roztoku NaCl, obdobně jako v této práci, dále se výsledky shodují i ve zvýšení rychlosti fotosyntézy při střední hodnotě koncentrací, jako v této práci při hodnotě 100 a $200 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ NaCl.

6.2 Transpirace

Yousin et al. (2010) uvádí, že zasolení způsobuje pokles transpirace, stejný názor na snižující se rychlost transpirace, při zvyšující se koncentraci NaCl uvádějí také Sharma et al. (2005), u druhu *Triticumaestivum* L. (pšenice setá) a Siddiqi et al. (2009) u *Carthamustinctorius* (světlice barvířská). V této práci byla naměřena klesající hodnota transpirace se zvyšující se koncentrací NaCl, bez výkyvů, zaznamenána pouze u *Lactuca sativa* (locika setá).

Hodnoty transpirace u druhu *Tetragonia tetragonioides* (čtyřboč rozložitá), dosahovali u kontrolní varianty 0,59 mmol. m⁻². s⁻¹, poté docházelo ke střídavému růstu a poklesu, až k nejnižší hodnotě 0,34 mmol. m⁻². s⁻¹ u varianty 300 mmol. l⁻¹ NaCl, nejvyšších hodnot transpirace dosáhla při koncentraci 100mmol. l⁻¹ NaCl (1,31). Podobné výkyvy byli u tohoto druhu zaznamenány i při měření rychlosti fotosyntézy. Tedy stejně jako u rychlosti fotosyntézy, tak i u transpirace došlo k nejmenšímu poklesu hodnot mezi kontrolní a nejkonzentrovanejší variantou. Yousif et.al (2010), získali výsledky, které také dokazují udržení transpirace za výrazných solných podmínek. Na základě získaných výsledků se předpokládá, že čtyřboč udržuje otevřená stomata za fyziologických podmínek, což zvyšuje transpiraci. Tento výsledek nám opět dokazuje toleranci čtyřboče k zasolení, a tedy zařazení tohoto druhu mezi halofyty, stejný názor uvádějí Neves et al. (2007) a Yousif et al. (2010).

U druhu *Lactuca sativa* (locika setá), klesaly průměrné hodnoty transpirace se zvyšující se koncentrací roztoku NaCl, tento druh je jediný, u kterého nedošlo k žádnému zvýšení transpirace, se stoupajícím zasolením. U koncentrace 300 mmol. l⁻¹ NaCl, byla naměřena nejnižší hodnota transpirace (0,13), v porovnání i s ostatními druhy, k tomuto závěru jsme došli i u měření rychlosti fotosyntézy. Tyto výsledky se shodují s tvrzením Al-Maskri et al. (2010), kteří pěstovali salát při koncentracích (0,50,100 mM NaCl), došli k závěru, že locika je mírně tolerantní vůči soli. Orsini et al. (2012), uskutečnili pokus s *Fragaria* sp. (jahodník), výsledky znázorňovali postupné klesání transpirace se zvyšující se koncentrací NaCl.

Transpirace byla dále měřena u druhu *Eruca sativa* (roketa seté), u kontrolní varianty, zalévané čistou vodou byla naměřena hodnota 2,00 mmol. m⁻². s⁻¹, poté s přibývajícím slaností, rychlost transpirace klesala, a u varianty o koncentraci 300mmol. l⁻¹ NaCl, opět mírně stoupla. Ashraf (1993) uvádí, že roketa je důležitá plodina, z důvodu její vysoké tolerance vůči soli, s tímto tvrzením se lze pouze částečně ztotožnit.

Rychlost transpirace u druhu *Portulaca oleracea* (šrucha zelná), vykazovala nejvyšších průměrných hodnot v porovnání s ostatními druhy. U kontrolní varianty zalévané čistou vodou

byla naměřena hodnota $1,40 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, poté s přibývajícím koncentrací NaCl, docházelo ke kolísání transpirace, ale hodnota neklesla pod $1,00 \text{ mmol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (300 mmol. l^{-1} NaCl). Tento výsledek potvrzuje tvrzení Yazici et al. (2007), že šrucha se řadí mezi halofyty, přizpůsobivé k suchu i zasolení.

6.3 Stomatální vodivost

Yousif et al. (2010) publikovali, že solný stres vyvolává také pokles stomatální vodivosti a transpirace. Při slaných podmínkách pomáhá stomatální uzavření udržovat vyšší obsah vody v listu. Han and Lee(2005) také uvádějí, že slanost také snižuje fotosyntetickou kapacitu kvůli osmotickému namáhání a částečnému uzavření stomat.

Kontrolní varianta zavlažovaná čistou vodou, u druhu *Tetragonia tetragonioides* (čtyřboč rozkladitá), vykazovala hodnot stomatální vodivosti pouze $0,02 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, stejných hodnot bylo dosaženo i při zvyšující se koncentraci NaCl. Stomatální vodivost byla nejvyšší při koncentraci roztoku 100 mmol. l^{-1} NaCl a nejnižší u varianty 300 mmol. l^{-1} NaCl. Tyto výsledky se neshodují s tvrzením Yousif et al. (2010), kteří uvádějí postupné snižování stomatální vodivosti také u čtyřboče, se zvyšující se koncentrací NaCl. Dále autoři předpokládají, na základě získaných výsledků, že čtyřboč udržuje otevřená stomata za fyziologických podmínek, což zvyšuje transpiraci.

Kontrolní varianta u druhu *Lactuca sativa* (locika setá), vykazovala hodnotu stomatální vodivosti $0,04 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, se zvyšující se koncentrací NaCl, docházelo k postupnému snižování stomatální vodivosti až k $0 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, zaznamenané u varianty s nejvyšší koncentrací. Brugnoli and Lauteri (1991), publikovali snižující se stomatální vodivost se zvyšující se koncentrací NaCl u druhu *Phaseolus vulgaris* L., a *Gossypium hirsutum* (bavlník). Al-Maskri et al. (2010), publikovali že salát patří mezi rostliny velmi citlivé na zasolení, které může vést ke špatnému růstu a kvalitě salátu, což potvrzuje i tato práce. Nulovou hodnotu publikovali také Yousif et al. (2010), u druhu *Ipomoea aquatica* (povijnice vodní), při koncentraci 200 mM NaCl.

Eruca sativa (roketa setá), vykazovala při kontrolní variantě a variantě 50 mmol. l^{-1} NaCl, stejné hodnoty stomatální vodivosti a to $0,09 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, poté hodnoty klesly. Ashraf and Sarwar (2002) uvádějí, že tento druh rostlin, je i při středních hodnotách zasolení schopen růstu, což dokazuje i tato práce.

Stomatální vodivost u druhu *Portulaca oleracea* (šrucha zelná), dosahovala nejvyšších průměrných hodnot i při stoupající koncentraci NaCl, v porovnání s ostatními druhy. U

kontrolní varianty bylo naměřeno $0,06 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, s přibývajícím koncentrací byli zaznamenány minimální rozdíly, nejmenší stomatální vodivost byla naměřena u nejvíce koncentrované varianty $300 \text{ mmol. l}^{-1} \text{ NaCl}$ ($0,04$). Rozdíl mezi kontrolní a stresovanou variantou je tedy minimální. Podobných výsledků dosáhli také Alam et al. (2015), kteří porovnávali různé druhy šruchy. Autoři u šruchy zelné naměřili nejnižší hodnotu $0,05 \text{ mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ tento výsledek je velmi podobný jako v této práci. Autoři uvádějí snížení stomatální vodivosti, se zvyšující se koncentrací NaCl, nejnižší hodnotu zaznamenali u nejvyšší koncentrace NaCl, obdobně jako v této práci.

7 Závěr

V této bakalářské práci byl hodnocen vliv osmotického stresu na rychlost fotosyntézy a transpirace u čtyř pěstovaných druhů listové zeleniny. Pokusnými druhy byly čtyřboč rozložitá (*Tetragonia tetragonioides* (Pallas) O. Kuntze), locika setá 'Orion' (*Lactuca sativa* L.), roketka setá 'Astro' (*Eruca sativa* Mill.) a šruha zelná 'Green Purslane' (*Portulaca oleracea* L.), které byly pěstovány v různých variantách, zalévaných 50 ml roztoku/vody, jednou za dva dny. Kontrolní varianta byla pouze jedna a po celou dobu pokusu byla zalévána čistou vodou, ostatní čtyři varianty byly zalévány každá roztokem NaCl o různé koncentraci, a to 50mmol l⁻¹, 100mmol l⁻¹, 200mmol l⁻¹ a 300mmol l⁻¹.

- Z pokusu vyplývá různá citlivost vybraných druhů listové zeleniny na zvyšující se koncentraci NaCl.
- Jako velice tolerantní vůči zasolení se jeví šruha zelná, která vykazovala i při zvyšující se koncentraci NaCl, u rychlosti fotosyntézy, transpirace i stomatální vodivosti vysoké hodnoty.
- Čtyřboč rozložitá vykazovala i při zvyšující se koncentraci roztoku NaCl, jen malý pokles hodnot u všech sledovaných znaků, zajímavý byl nárůst hodnot při koncentraci 100 mmol l⁻¹, tyto hodnoty vypovídají o toleranci čtyřboče k zasolení.
- Citlivější k zasolení byl druh roketka setá, vykazující u rychlosti transpirace a stomatální vodivosti, po vystavení roztoku vyšší než 50mmol l⁻¹, pokles hodnot. Při porovnání kontrolní a nejvíce koncentrované varianty, klesly hodnoty u transpirace o 68 % a u stomatální vodivosti o 78 %. Rychlost fotosyntézy stoupla u koncentrace 50mmol l⁻¹, oproti kontrolní variantě, ale poté se zvyšující se koncentrací klesala až ke koncentraci 200 mmol l⁻¹, a poté mírně stoupla.
- Nejcitlivější k vlivu NaCl se projevila locika setá, při porovnání kontrolní varianty a varianty 300mmol l⁻¹ NaCl, došlo u všech sledovaných parametrů k nejvyšším poklesům. U rychlosti fotosyntézy byl zaznamenán pokles o 96 %, u transpirace o 87 % a u stomatální vodivosti o 100 % (0 mol. m⁻². s⁻¹).
- Z výsledků je viditelná velmi těsná závislost stomatální vodivosti, transpirace a fotosyntézy. Intenzita výměny plynů u fotosyntézy a transpirace narůstala a klesala spolu s hodnotami stomatální vodivosti. Tyto výsledky byly pozorovány u šruhy zelné,

čtyřboče rozložitě, méně pak u rožky seté a locika setá vykazovala u fotosyntézy velmi rozdílných hodnot v porovnání se stomatální vodivostí a transpirací.

- Toleranci vůči salinitě prokázaly druhy šruha zelná a čtyřboč rozložitá, naopak citlivější k zasolení se jeví rožka setá a nejcitlivějším zkoumaným druhem je locika setá.

8 Seznam použité literatury

ALAM, M., JURAIMI, A., RAFII, Y., 2015. Effect of salinity on biomass yield and physiological and stem-root anatomical characteristics of Purslane (*Portulaca oleracea* L.) accessions. *BioMed research international*,

AL-MASKRI, A., AL-KHARUSI, L., 2010. Effect of salinity stress on growth of lettuce (*Lactuca sativa*) under closed-recycle nutrient film technique. *Int. J. Agric. Biol*, 12.3: 377-380

ASHRAF, M. A., HARRIS, P. J. C. c2006. Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches. Food Products Press New York, Crop science. p.725. ISBN 1560229640.

ASHRAF, M. P. J. C.; HARRIS, P. J. C.2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant science*, 166.1: 3-16.

ASHRAF, M. Y.; SARWAR, G.,2002. Salt tolerance potential in some members of Brassicaceae: physiological studies on water relations and mineral contents. In: *Prospects for saline Agriculture*. Springer, Dordrecht, p. 237-245.

ASHRAF, M. Y.; WU, Lin. 1994. Breeding for salinity tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13.1: 17-42.

ASHRAF, M., 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2004, 199.5: 361-376.

ASHRAF, M.; HARRIS, P. J. C.2013. Photosynthesis under stressful environments: an overview. *Photosynthetica*, 51.2: 163-190.

ASHRAF, M.; NOOR, R. 1993. Growth and pattern of ion uptake in *Eruca sativa* Mill. under salt stress. *Angewandte Botanik (Germany)*, 1993.

BATOOL, N., SHAHZAD, A.; ILYAS, N. 2014. Plants and Salt stress. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*, 7.14: 1439.

BLÁHA, L., BOCKOVÁ, R., HNILIČKA, F., HNILIČKOVÁ, H., HOLUBEC, V., MOLLEROVÁ, J., ŠTOLCOVÁ, J., ZIEGLEROVÁ, J., 2003, Rostlina a stres. Praha: VÚRV, 156 s. ISBN 80-86555-32-1,

BRUGNOLI, E.; LAUTERI, M. 1991. Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt-tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C3 non-halophytes. *Plant physiology*, 95.2: 628-635.

BUCHANAN, B. B. 2015. Biochemistry and molecular biology of plants. John Wiley & Sons,

DUARTE, B.; SLEIMI, N.; CAÇADOR, I. 2014. Biophysical and biochemical constraints imposed by salt stress: learning from halophytes. *Frontiers in plant science*, 5: 746.

FITTER, A. H.; HAY, R.K.M., 1987, Environmental physiology of plants. Academic Press: San Diego, CA. ISBN: 0-12-257766-3.

FORBES, J.C., WATSON, D. 1992, Drennan. Plants in agriculture. Cambridge University Press, 1992. ISBN 0521 417554

HALL, D. O. a K. K. RAO., 1999, Photosynthesis. 6th ed. New York: Cambridge University Press, ISBN 0521642574

HAN, H. S.; LEE, K. D. 2005. Plant growth promoting rhizobacteria effect on antioxidant status, photosynthesis, mineral uptake and growth of lettuce under soil salinity. *Res J Agric Biol Sci*, 1.3: 210-215.

HNILIČKA, F.; STŘEDA T. (eds.). 2016. Rostliny v podmínkách stresu – abiotické stresory. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze. p.233. ISBN 978-80-213-2680-4.

JAMES, R.A., CAEMMERER, S., CONDON, A.G., ZWART, A.B., MUNNS R., 2008. Genetic variation in tolerance to the osmotic stress component of salinity stress in durum wheat. *Functional Plant Biology*, 35.2: 111-123.

JENKS, M. A.; HASEGAWA, P.M. 2008. Plant abiotic stress. John Wiley&Sons, 2008.

JENKS, M.A., HASEGAWA, P. M., 2013. Plant abiotic stress. 2nd ed. Ames, Iowa: Wiley-Blackwell, ISBN 9781118412176.

Johnson, A., Singhal. N.,2010., Amendment-EnhancedPhytoextractionofSoilContaminants, Nova Science Publishers, Incorporated,ISBN : 978-1-60741-791-0

JONES, H.G.; FLOWERS, T. J.; JONES, M.B., 1989. Plantsunder stress: biochemistry, physiology and ecology and theirapplication to plant improvement. Cambridge University Press, ISBN: 9780521050371

KE, B., 2001 Photosynthesisphotobiochemistry and photobiophysics. Springer Science & Business Media, ISBN: 0-7923-6334-5

KOSOVÁ, K., PRÁŠIL, I. T., RENAUT, J., 2011. Plant proteomechangesunderabiotic stress— contributionofproteomicsstudies to understanding plant stress response. Journalofproteomics, 74.8: 1301-1322.

KŮDELA, V., ACKERMANN, P., PRÁŠIL, I. T., ROD J., VEVERKA K., 2013, Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění. Praha: Academia, Živá příroda. ISBN 978-80-200-2262-2.

KUTÍLEK, M.,2012. Půda planety Země. Praha: Dokořán, Bod (Dokořán). ISBN 978-80-7363-212-0.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L., 2008, Photosynthesis. In: Plant physiological ecology. Springer, New York, NY, p. 11-99. ISBN: 978-0-387-78340-6

LARCHER, W. 1988. Fyziologická ekologie rostlin. Přeložil Václav BAUER. Praha: Academia. p. 361.

LEVITT, J., 1980. Responses of Plants to Environmental Stress, Volume 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses. Academic Press., ISBN 0124455026

MAHAJAN, S. TUTEJA, N. 2005. Cold, salinity and drought stresses: an overview. Archives of biochemistry and biophysics, 444.2: 139-158.

MEYCHIK, N. R.; NIKOLAEVA, Y. I.; YERMAKOV, I. P., 2013, Physiological response of halophyte (*Suaeda altissima* (L.) Pall.) and glycophyte (*Spinacia oleracea* L.) to salinity. American Journal of Plant Sciences, 4.02: 427.

MOŤKOVÁ, K., PODLIPNÁ, R., VANĚK, T., KAFKA, Z. 2014. Halofytní rostliny a jejich možné využití ve fytořemediacích. Chem. Listy. Vol. 108. p. 586-591.

MUNNS, R.; SHARP, R. E., 1993. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soil of low water potential. Functional Plant Biology, 20.5: 425-437.

MUNNS, R.; TESTER, M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. Annu. Rev. Plant Biol. Vol. 59. p. 651-681.

NEVES, M. A., FERREIRA, L.F., SIMOES, M.P., GAZARINI, L.C. 2007. *Tetragonia tetragonioides*—a potential salt removing species. Response to the combined effects of salts and calcium. In: Proc of the 3rd IASME/WSEAS Int Conf on Energy, Environment, Ecosystems and Sustainable Development.. p. 60-64.

ORSINI, F., ALNAYEF, A., BONA, S., MAGGIO, A., 2012. Low stomatal density and reduced transpiration facilitate strawberry adaptation to salinity. Environmental and Experimental Botany, 81: 1-10.

PALLARDY, S. G. 2010. Physiology of woody plants. Academic Press, ISBN-10: 0120887657

PEKÁRKOVÁ, E. 2002. Pěstujeme salát, špenát a další listové zeleniny. Praha: Grada. p. 96. ISBN: 8024702835.

Petříková, K. 2006. Zelenina: pěstování, ekonomika, prodej. Profi Press. Praha. Bod (Dokořán). 240 s. ISBN: 80-867-2620-7.

PROCHÁZKA, S., MACHÁČKOVÁ, I., KREKULE, J., ŠEBÁNEK, J., 1998, Fyziologie rostlin. Praha, Academia, 484 s. ISBN 80-200-0586-2.

REDDY, K. J.; RAO, K. V.; RAGHAVENDRA, A. S., 2006, Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants. Springer, ISBN: 1-4020-4224-8

ROHÁČEK, K., 2005. Fotofyzikální děje během fotosyntetické přeměny zářivé energie na biochemicky využitelnou formu. Projekt Otevřená věda, praktický kurz fyzika.[Sborník.] Praha, 133-144.

SAIRAM, R. K.; TYAGI, A. 2004. Physiological and molecular biology of salinity stress tolerance in deficient and cultivated genotypes of chickpea. *Plant Growth Regul*, 57.10.

SHABALA, S. 2017. Plant stress physiology. Wallingford, Oxfordshire Cabi. p. 376. ISBN: 978-17-806-4729-6.

SHANNON, M. C.; GRIEVE, C. M. 1998. Tolerance of vegetable crops to salinity. *Scientia horticulturae*, 78.1-4: 5-38.

SHARMA, P. K., SARITA, S., PRELL, J. 2005. Isolation and characterization of an endophytic bacterium related to *Rhizobium/Agrobacterium* from wheat (*Triticum aestivum* L.) roots. *Current Science (India)*.

SIDDIQI, E.H., ASHRAF, M., HUSSAIN, M., JAMIL, A., 2009. Assessment of intercultivar variation for salt tolerance in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) using gas exchange characteristics as selection criteria. *Pak J Bot*, 41.5: 2251-2259.

STAFF, A. W. W. A., 2007, Reverse Osmosis and Nanofiltration, 2e (Awwa Manual).

SUDHIR, P.; MURTHY, S. D. S., 2004, Effects of salt stress on basic processes of photosynthesis. *Photosynthetica*, 42.2: 481-486.

SULTANA, N.; IKEDA, T.; ITOH, R., 1999 Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. *Environmental and Experimental Botany*, 42.3: 211-220.

ŠILER, B., et al. Effect of salinity on in vitro growth and photosynthesis of common centaury (*Centaurea erythraea* Rafn.). *Archives of Biological Sciences*, 2007, 59.2: 129-134.

TAIZ, L., ZEIGER, E. 2002, *Plant physiology*. 3rd ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, ISBN 0878938230.

THOMPSON, K.; GRIME, J. P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology*, 893-921.

TUTEJA, N.; GILL, S.S., 2013, *Climate change and plant abiotic stress tolerance*. John Wiley & Sons, ISBN: 978-3-527-33491-9

UPRETI, K. K.; SHARMA, M., 2016, *Role of plant growth regulators in abiotic stress tolerance*. In: *Abiotic Stress Physiology of Horticultural Crops*. Springer, New Delhi, p. 19-46.,

WILSON, C.; LESCH, S. M.; GRIEVE, C. M., 2000. Growth stage modulates salinity tolerance of New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonioides*, Pall.) and red orach (*Atriplex hortensis* L.). *Annals of Botany*, 85.4: 501-509.

YAZICI, I., TURKAN, I., SEKMEN, A., DEMIRAL, T. 2007. Salinity tolerance of purslane (*Portulaca oleracea* L.) is achieved by enhanced antioxidative system, lower level of lipid peroxidation and proline accumulation. *Environmental and Experimental Botany*, 61.1: 49-57.

YOUSIF, B. S., NGUYEN, N.T., FUKUDA, Y., HAKATA, H., 2010. Effect of salinity on growth, mineral composition, photosynthesis and water relations of two vegetable crops; New Zealand spinach (*Tetragonia tetragonioides*) and water spinach (*Ipomoea aquatica*). *Int J Agric Biol*, 12.2: 211-216.

Internetové zdroje:

ADC BioScientific Ltd. LCpro-SD ADvancedPhotosynthesisMeasurement Systém [online]. 2017. [cit. 2017-10-04]. Dostupné z <<http://www.adc.co.uk/products/lcprosd-advanced-photosynthesis-measurement-system/>>.

SEMO a.s. Osivo – semena. [online]. 2018 [cit. 2018-1-06]. Dostupné z <<https://www.semo.cz/osivo-semena/hobby/zelenina/>>.

SEVA MORAVIA s.r.o. Detail [online]. 2018 [cit. 2018-1-06]. Dostupné z <<http://www.prodejosiv.cz/eshop/detail.php?id=635>>