

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, přírodních a potravinových zdrojů
Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Vliv zasolení na fyziologické charakteristiky vybraných
druhů rodu řepa (Beta)**

Bakalářská práce

Filip Lebeda

Rostlinná produkce

Vedoucí práce

doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.

© 2020 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv zasolení na fyziologické charakteristiky vybraných druhů rodu řepa (*Beta*)" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 17.7.2020

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval svému vedoucímu bakalářské práce panu doc. Ing. Františkovi Hniličkovi, Ph.D za rady a pomoc při zpracování této práce.

Vliv zasolení na fyziologické charakteristiky vybraných druhů rodu řepa (*Beta*)

Souhrn

Tématem bakalářské práce je vliv zasolení na fyziologické charakteristiky vybraných druhů rodu řepa (*Beta*). Zasolení je v celosvětovém měřítku jedním z nejzávažnějších stresorů postihující většinu rostlin a jeho negativní dopad zapříčiňuje snížení zemědělské produktivity. Zástupci rodu řepa se řadí mezi druhy schopné odolávat určité míře zasolení. Z tohoto důvodu bylo cílem bakalářské práce sledovat vliv rozdílné koncentrace chloridu sodného na obsah prolinu a míru poškození buněčné membrány u vybraných zástupců rodu řepa, dále stanovit míru tolerance/citlivosti juvenilních rostlin vybraných druhů rodu řepa na zasolení. Sledovanými druhy byla řepa cukrová odrůda Dobrovická A, řepa krmná odrůda Hako a řepa mangold.

Nádobový pokus byl uskutečněn v částečně řízených skleníkových podmínkách. Schéma pokusu zahrnovalo pět variant: (S1) 0, (S2) 50, (S3) 150, (S3) 250, (S4) 350 mM NaCl. Roztoky NaCl byly aplikovány v modifikovaném živném roztoku dle Hoaglanda. Koncentrace soli se zvyšovala ve dvoudenních intervalech po 50 mM NaCl. Pokus byl zahájen ve vývojové fázi 14 BBCH.

Podle dosažených výsledků lze konstatovat, že nejnižší hodnoty obsahu prolinu byly zaznamenány u kontrolních variant, u kterých byla naměřena průměrná hodnota 14 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, naopak nejvyšších hodnot dosahovaly varianty S4 podléhající silnému zasolení o koncentraci 350 mM NaCl, kde tato hodnota činila 281 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Míra poškození buněčné membrány byla odvozena na základě relativního výtoku elektrolytů. V rámci tohoto měření opět nejcitlivěji reagovaly varianty S4, u kterých průměrná hodnota dosahovala 55,29 % a nejnižších hodnot bylo dosaženo u kontrolních rostlin (13,13 %). Naměřené hodnoty obsahu prolinu a míry poškození buněčných membrán byly mezi jednotlivými vybranými druhy rodu řepa velmi obdobné. Z toho vyplývá, že v míře tolerance/citlivosti se výrazně nelišily, avšak nejcitlivěji reagovala na stres zasolením cukrová řepa (Dobrovická A), tolerantnější byla řepa krmná (Hako) a nejpříznivějších výsledků dosahoval mangold.

Klíčová slova: řepa cukrová, řepa krmná, mangold, salinita, poškození membrány, proli

Effect of salinity stress on physiological characteristics of selected species beets (*Beta*)

Summary

The topic of this bachelor thesis is the effect of salinity on the physiological characteristic of selected beet species (*Beta*). Salinity is one of the most serious stressors affecting most plants globally, and its negative impact is responsible for reducing agricultural productivity. Beet representatives are members of species capable of resisting a certain level of salinity. For this reason, the objective of this bachelor thesis was to monitor the effect of different sodium chloride concentrations on the proline content and the level of damage to the cell membrane in selected representatives of the beet genus and to determine the degree of tolerance/sensitivity of juvenile plants of selected beet species for salinisation. Selected species were sugar beet cultivar Dobrovická A, fodder beet cultivar Hako and swiss chard.

The container experiment was established in partially controlled greenhouse conditions. The trial scheme included five variants: (C) 0, (S1) 50, (S2) 150, (S3) 250, (S4) 350 mM NaCl. NaCl solutions were applied in a modified nutrient solution according to a Hoagland. The salt concentration increased at two-day intervals after 50 mM NaCl. The experiment was launched at development stage 14 BBCH.

According to the obtained results, it can be stated that the lowest levels of proline content were found in control variants their average value reached $14 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, in contrast the highest levels were achieved by S4 variant affected by strong salinisation of 350 mM NaCl, where this value was $281 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. The rate of damage to the cell membrane was derived from relative electrolyte leakage. As a part of this measurement, S4 variants again responded most sensitively, with an average value of 55,29 %, and the lowest was achieved in control plants (13,13 %). The measured levels of proline content and the level of damage to cell membranes were very similar between the different selected beet species. It follows that the the degree of tolerance/sensitivity in selected species was not significantly different, but the most sensitive respond to salt stress was achieved in sugar beet (Dobrovická A), fodder beet (Hako) was more tolerant and the chard achieved the most favorable results.

Keywords: sugar beet, fodder beet, swiss chard, salinity, membrane damage, proline

Obsah

1	Úvod.....	7
2	Cíl a hypotéze práce	8
3	Literární rešerše.....	9
3.1	<i>Beta vulgaris</i> var. <i>altissima</i> Döll – cukrová řepa.....	9
3.2	<i>Beta vulgaris</i> var. <i>crassa</i> Alef. – krmná řepa	10
3.3	<i>Beta vulgaris</i> L. ssp. <i>vulgaris</i> var. <i>conditiva</i> Alef. – řepa salátová	10
3.4	<i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>cicla</i> (L.) – řepa listová, mangold (cvikla).....	11
3.5	Stres rostlin.....	11
3.5.1	Abiotický stres.....	13
3.5.2	Salinita	14
3.5.3	Stres zasolením	15
3.5.4	Prolin.....	17
4	Metodika.....	19
4.1	Charakteristika pokusného materiálu.....	19
4.2	Založení pokusu	19
4.3	Metody měření sledovaných charakteristik	20
4.3.1	Stanovení obsahu prolinu	20
4.3.2	Stanovení relativního výtoku elektrolytů	20
5	Výsledky	21
5.1	Obsah prolinu	21
5.2	Relativní výtok elektrolytů	24
6	Diskuze.....	29
6.1	Obsah prolinu	29
6.2	Poškození buněčné membrány.....	30
7	Závěr	32
8	Literatura.....	33

1 Úvod

Salinita je jedním z nejdůležitějších abiotických stresů, která je široce rozšířena v zavlažovaných i nezavlažovaných oblastech světa. Příčiny vzniku zasolení mohou být různé. Jedním z důvodů může být hromadění solí, díky jejich přítomnosti v podzemní vodě nebo v důsledku nekvalitních závlah. Solný stres negativně ovlivňuje rostlinu v mnoha směrech. Převážně dochází k narušení klíčení, růstu, fotosyntézy, snížení výnosů a při delším vystavení tomuto stresu může v krajních případech dojít k uhynutí rostliny.

Rostliny reagují na solný stres různým způsobem. Druhy tolerantnější vůči vyšší koncentraci NaCl se označují jako halofytní rostliny a druhy citlivější vůči vyšší koncentraci se řadí mezi glykofytní rostliny. Zástupci rodu řepa, mají v celosvětovém měřítku široké uplatnění. Cukrová řepa je základní surovinou pro výrobu cukru, krmná řepa slouží jako vysoce kvalitní krmivo, řepa mangold se značně využívá v kulinářství a příznivě ovlivňuje zdraví člověka. Zástupci rodu řepa se řadí mezi halofyty, tudíž disponují určitou mírou tolerance proti zasolení.

Vzhledem k této skutečnosti se bakalářská práce zabývá solným stresem a jeho dopadem na toleranci či citlivost vybraných zástupců rodu řepa (řepa krmná, cukrová a mangold). Úroveň tolerance či citlivosti se stanovuje na základě obsahu prolinu a míře poškození buněčných membrán.

2 Cíl a hypotéze práce

Salinita je jedním z nejzávažnějších stresorů omezujících produktivitu plodin s negativním dopadem na klíčivost, primární a sekundární metabolismus rostlin a výnosy. Solný stres zasahuje mnoho zavlažovaných oblastí zvláště kvůli využití brakické vody. Celosvětově je více než 45 milionů hektarů zavlažované půdy poškozeno solí a 1,5 milionu hektarů půdy nelze využít pro pěstování rostlin. Rod řepa byl vybrán v důsledku tolerance vůči mírnému zasolení. Vysoký podíl solí v půdě má rozdílný vliv na rostliny, jedná se např. o vodní stres, iontovou toxicitu, poruchy výživy, oxidační stres, změny metabolických procesů, dezorganizaci membrány apod.

Na základě těchto skutečností byly stanoveny následující cíle práce:

1. Sledovat vliv rozdílné koncentrace chloridu sodného na fyziologické parametry vybraných zástupců rodu řepa.
2. Stanovit míru tolerance/citlivosti juvenilních rostlin vybraných zástupců rodu řepa na zasolení.

Z navrhovaných cílů práce vyplývají následující hypotézy:

1. Existují mezidruhové rozdíly v reakci na zasolení.
2. Ovlivňuje zasolení obsah prolinu a míru poškození membrány.
3. Existují rozdíly mezi vybranými zástupci rodu řepa při působení salinity.
4. Je možné uvedené charakteristiky využít pro stanovení míry odolnosti/citlivosti rostlin vůči zasolení.

3 Literární rešerše

3.1 *Beta vulgaris* var. *altissima* Döll – cukrová řepa

Cukrová řepa se řadí mezi dvouleté plodiny, která se v rámci produkce cukru využívá pouze první rok. V prvním vegetačním roce dochází k tvorbě bulv, ve druhém roce posléze vytváří generativní orgány (Pulkrábek & Šroller, 1993).

Cukrová řepa je především surovinou pro výrobu cukru, zároveň se využívá k produkci kvalitních vedlejších produktů, jako jsou řepné řízky, melasa, nebo saturační kaly. Využití řepné melasy spočívá ve výrobě konzumního lihu, jako krmivo pro živočišnou výrobu jsou využívány cukrovarské řízky a cukrovarská šáma je využívána jako vápenaté hnojivo (Pulkrábek et al. 2014)

Cukrovka je cizospašná rostlina s obojakými květy, vytvářející mnohočetná klubíčka, která jsou souborem nepravých plodů zavřených v zaschlém okvětí. Bulva je protáhlá, větvenovitá s kuželovitým tvarem a představuje zásobní orgán, kvůli kterému je cukrovka pěstována, obsah sacharózy v bulvě cukrovky se pohybuje v rozmezí 15-18% (Pelikán et al. 1999).

Do určité míry je cukrová řepa tolerantní k určitým hladinám zasolení. Nejvíce náchylná k zasolení je v raných růstových fázích a vzhledem k jejímu částečně halofytnímu charakteru, je její kultivace limitována v zasoleném prostředí. Roste lépe na stanovištích s mírnými koncentracemi NaCl, než při absenci Na. Limitující faktor je vysoká koncentrace NaCl nad 150 mM NaCl, kdy může dojít ke zpomalení nebo zastavení růstu (Bor et al. 2003; Ghoulam et al. 2002; Ober & Rajabi 2010).

Odolnost cukrové řepy vůči zasolení je způsobena jejím osmotickým přizpůsobením, v důsledku hromadění anorganických iontů a kompatibilních solutů, jako je např. prolin a sacharóza. Řepa je schopna udržovat fotosyntézu a stomatální vodivost za vlivu solného či vodního stresu (Katerji et al. 1997; Russel et al. 1998; Ghoulam et al. 2002).

Navzdory těmto osmoprotektivním mechanismům dlouhotrvající expozice intenzivnímu solnému stresu narušuje růst rostlin řepy. Mladé rostliny cukrové řepy, které byly po několik týdnů vystaveny stresu zasolením, vykazovaly snížení všech růstových charakteristik, jako je rychlost růstu listů a kořenů, plocha a počet listů, suchá hmotnost výhonků a kořenů (Ghoulam et al., 2002; Dadkhah & Moghtader, 2008). Farkhondeh et al. (2012) konstatuje, že se při dlouhodobém vystavení solnému stresu dochází ke snížení vodního potenciálu v listech a poškození membrány.

3.2 *Beta vulgaris* var. *crassa* Alef. – krmná řepa

Krmná řepa se řadí mezi dvouleté plodiny z čeledi laskavcovitých. V prvním vegetačním roce vytváří bulvu, následně ve druhém roce dochází k tvorbě stonku nesoucí květenství a semena (Kosař et al., 1985). Na rozdíl od cukrové řepy se vyznačuje nižším počtem listů a oplývá tenčími a kratšími řapíky. Jednotlivé odrůdy krmné řepy se od sebe odlišují tvarem, barvou a velikostí bulvy. Tvar bulvy může dosahovat válcovitého, kulovitého nebo vřetenovitého tvaru. Na základě zbarvení můžeme rozlišovat bulvy: červené, růžové, bílé, oranžové nebo žluté. Lodyha je dužnatá, rozvětvená, na konci vytvářející latu s hustým květenstvím. Okvětí je nazelenale zbarvené a jednoduché (Hejný & Slavík 2003, Kosař et al., 1985).

Krmná řepa je označována jako plodina zlepšující. Z toho důvodu je v osevních postupech nejčastěji řazena po obilninách. Na stejném pozemku může být pěstována nejdříve za čtyři roky. Základem výživy a hnojení krmné řepy jsou statková hnojiva. Řepa pozitivně reaguje na chlévský hnůj v dávce 35-45 t/ha při podzimním zaorání. Důležitý je také přísun fosforu a draslíku, který se aplikuje na základě zásoby těchto živin v půdě. Krmná řepa vyžaduje půdy hlubší, hlinité s neutrálním pH a s dostatkem srážek. Výnosy se na území České republiky pohybují od 30 do 45 t/ha (Šroller & Pulkrábek, 1993).

3.3 *Beta vulgaris* L. ssp. *vulgaris* var. *conditiva* Alef. – řepa salátová

Řepa salátová se řadí mezi plodiny jednoleté, nicméně zpravidla se pěstuje jako rostlina dvouletá. Nejčastěji se pěstuje v oblastech mírného podnebného pásu, vyžaduje půdy mírně zásadité s dostatkem živin a přísunem vláhy (Narasimha, 2019).

Vzhled řepy salátové se odvíjí od typu odrůdy. Listy mohou být střídavé, velké nebo nedělené. Co se květů týká, tak mohou být oboupohlavní nebo jednotlivé v klubičkách, obsahující 3-4 semena a srůstající v útvar nepravých plodů. Okvětí mají bledé, zřídka nažloutlé, na bázi srostlé v češuli. Blizny jsou trojkланé, nažky uzavřené, zpravidla opadáva celé klubičko. Kořen je kulovitý a karmínově rudý (Hejný & Slavík 2003, Bellmann a kol., 2016).

Opylení salátové řepy zapříčiňuje pohyb větru nebo působení hmyzu. Řadí se mezi rostliny cizosprašné a dobře se sraňuje s dalšími druhy rodu *Beta*, v této souvislosti je nutné dodržovat určité rozestupy při pěstování většího množství druhů či dalších odrůd tohoto rodu (Petříková, 2006).

Na lidský organismus má pozitivní i negativní účinky. Obsahuje betalainová barviva a flavonoidy, které díky svému antioxidačnímu účinku působí příznivě proti oxidačnímu stresu. Nicméně obsahuje velké množství dusičnanů, které se v organismu přeměňují na karcinogenní nitrosaminy, což je nežádoucí. Při konzumaci omezeného množství dusičnanů, obsažených v salátové řepě, jsou tyto dusičnany přeměňovány na oxid dusnatý. Díky svému preventivnímu účinku zabraňuje srdečně-cévním onemocněním, jelikož rozšiřuje cévy, zlepšuje prokrvení a odvádí toxiny z těla (Dostálová, 2019).

3.4 *Beta vulgaris subsp. cicla (L.) – řepa listová, mangold (cvikla)*

Řepa listová neboli mangold se pěstuje jako listová zelenina, která se využívá zejména jako špenátové listy. Pěstuje se v Evropě od klasického starověku, nyní se široce pěstuje v oblastech mírného pásu včetně částí severní Indie a Jižní Ameriky (Tindall, 1983).

Kořen je kulový a často větvený. Přízemní listy mají dužnatý a silný řapík a často jsou kadeřavé. Červená barva listů je z velké části ovlivněna přítomností betacyaninu, což je barvivo úzce spojeno s antokyanem, které způsobuje červené zbarvení u většiny rostlin. Listy a stonky mangoldu obsahují řadu významných vitamínů a minerálů. Mezi nejdůležitější patří vitamín A, B, C a minerály fosfor, železo a vápník (Hejný & Slavík 2003).

Řepa listová patří mezi halofytní rostliny, jedná se o plodinu, která je schopna využít ke svému růstu vodu s obsahem soli nad 0,5 %. Má tedy vyšší růst na stanovištích s mírným zasolením, což zapřičiňuje nahromadění sodíku v pletivech. V podmínkách slaného prostředí vykazuje změny osmotického tlaku, dochází k akumulaci prolinu a anorganických iontů (Ghoulam et al. 2002). Kaburagi et al. (2014) uvádí, že v hydroponickém prostředí pod 80 mM NaCl je mangold podněcován k rychlosti růstu na 146 %, oproti stanovištím bez zasolení.

3.5 *Stres rostlin*

Stres rostlin je definován jako stav, kdy je rostlina ovlivněna působením stresorů, které ovlivňují vnitřní prostředí rostliny (Nielsen et al. 1996). Působení těchto stresorů může zapřičiňovat poruchy růstu rostliny, výnos a v krajních fázích úmrtí

Stresové faktory se dělí na dva druhy, které jsou označovány jako biotické a abiotické faktory. Abiotický stres se nikterak nevztahuje k působení živých mikroorganismů a je způsoben například nedostatkem nebo nadbytkem vegetativních faktorů (světlo, teplo, voda, kyslík). Biotický stres je vyvolaný působením živých organismů. Stres toho typu mohou podnětit například patogeny, hmyz, hlodavci nebo houbové a virové choroby (Kůdela et al. 2013).

Stres podněcuje rostliny k vytváření obranných mechanismů, tyto mechanismy se rozdělují do dvou skupin. První mechanismus omezuje vystavení hostitelské rostliny stresu za pomoci mechanické bariéry rostlin, která má hlavně dlouhodobý a pasivní charakter jako například silnou kutikulu na listech, výraznou impregnaci buněčných stěn, rezervoáry vody, řadu organických látek a prodloužení kořenů (Levitt, 1980).

Druhý mechanismus tvoří tzv. aktivní obrana rostlin, která zamezuje negativní účinky stresorů na jejich pronikání do plazmatických membrán buněk a do symplastů. Tyto mechanismy slouží k udržení vyšší metabolické aktivity za působení nižší úrovně stresu nebo redukované aktivity při působení vysoké úrovně stresu (Piterková et al. 2005)

Stres rostlin je dynamický komplex mnoha reakcí, který je odvozený podle toho zda na rostliny působí abiotický či biotický stresor. Tyto reakce a změny mohou být v raných fázích vratné, ale později se mohou stát trvalými. Vitalita rostlin se i přes dočasné působení stresu snižuje tak dlouho, dokud stres přetrvává. Poté co rostliny dosáhnou svého limitu schopnosti adaptovat se stresu, latentní poškození dosáhnou stádia chronického onemocnění nebo nevratného poškození (Larcher, 2001).

Stresory mohou působit omezeně a zasahovat pouze určitou část rostliny (Lichtenthaler, 1998). Bláha et al. (2010) uvádí, že z rostlinných orgánů jsou na účinek stresu nejvíce náchylné kořeny. Jejich senzibilita je způsobena tím, že v nich probíhá rychlejší přenos informací do dalších orgánů rostlin. Stresory v kořenech zapříčiňují lokální stresovou reakci, která se sekundárně projevuje na celé rostlině (Lichtenthaler, 1998).

Rostliny jsou schopny reagovat na stresory sledem reakcí, které odpovídají danému podnětu. Tyto reakce jsou souhrnně označovány jako stresové (Bartels et Sunkar, 2005). První fází stresové reakce je fáze poplachová, působení stresorů v této fázi zapříčiňují okamžité narušení struktur buněk a životních funkcí rostliny. Na tuto fázi reaguje fáze restituční, která aktivuje mobilizaci kompenzačních mechanismů, za podmínky, že vliv stresového faktoru nepřesáhne letální mez. Následuje fáze rezistenční, ve které dochází k navýšení odolnosti rostlin proti nepříznivému vlivu stresorů. Pokud v důsledku stále přetrvávajícího nebo značně silného stresu nedochází k obnově stability, nastává finální fáze, která se označuje jako fáze vyčerpání. V tomto stádiu je obranný mechanismus rostliny narušen, přičemž dochází ke chronickému poškození rostlinných buněk až k úhynu (Larcher, 2003; Shao et al., 2007).

Při působení stresorů jsou rostliny schopné vyslat varovný signál na bázi vylučování látek do atmosféry nebo do půdy. Rostliny podléhající stresoru tímto signálem upozorňují na možné nebezpečí okolní rostliny a tím vyvolat zvýšenou metabolickou aktivitu, díky které se

„varované“ rostliny mohou rychleji adaptovat stresu, než rostliny podléhající stresorům přímo (Farmer, 2001).

Larcher (2001) uvádí, že působení stresorů vede např. k osmotickému stresu, dochází ke zhoršování syntézy zejména aminokyselin a bílkovin významných pro metabolismus. Vliv stresorů rovněž omezuje dýchání rostlin, narušuje zejména temnostní fázi fotosyntézy a zapříčiňuje rozklad osmotického systému buňky.

Rogers et al., (2004) konstatují, že u rostlin s C3 metabolismem nastává vlivem stresorů snížení stomatálního odporu. Dochází k poklesu fotorespirace a oxidačního stresu, na druhou stranu dochází k efektivnějšímu zužitkování vody. Různé druhy rostlin jsou během osmotického stresu schopné uzavřít průduchy, čímž navodí snížení asimilace (Huchzermeyer & Koyro, 2006). Tímto způsobem může docházet k přílišnému produkování reaktivních forem kyslíku (ROS), které kvůli působení oxidačního stresu poškozují lipidy, proteiny a nukleové kyseliny. Nicméně díky zvýšené koncentraci je spuštěn obranný antioxidační systém, který je reprezentován produkcí neenzymatických antioxidantů a antioxidačních enzymů, mezi které se řadí např. superoxiddismutáza – kataláza, glutationreduktáza, kyselina askorbová, SOD, askorbátperoxidáza, *a*-tokoferol (Geissler et al., (2010; Blokhina et al., 2003; Ahmad et al., 2010).

Na základě intenzity, délky působení stresových faktorů a genetických předpokladech si rostlina osvojuje tzv. adaptační vlastnost, která je výsledkem stresové reakce (Nilsen et Orcutt, 1996). Rostlina je schopna se aklimatizovat, což má za následek zvýšení odolnosti vůči abiotickým stresům. Vlivu stresorů se řada rostlinných druhů dokáže vyhnout, nicméně rostlina se ve většině případů pokusí o toleranci vůči danému stresu. Příkladem tolerance je nahromadění osmoticky aktivních látek či uzavření průduchů rostliny při nedostatečném přísunu vody (Levitt, 1980).

3.5.1 Abiotický stres

Abiotický stres jako je sucho, zasolení nebo mráz způsobuje řadu morfologických, fyziologických, biochemických a molekulárních změn, které negativně ovlivňují růst a vývin rostlin (Wang et al. 2001). Jedná se o primární příčinu úbytku rostlin na celém světě a snížení výnosů hlavních plodin o více než 50 %. Nejdůležitějším faktorem je vodní stres, který zahrnuje jak vysušení půdy tak zasolení. Sucho a salinita se stávají rozšířenější ve více oblastech a do roku 2050 mohou způsobit vážnou salinizaci až v 50 % orných půd (Bray et al. 2000).

Sucho, zasolení, extrémní teploty a oxidační stres jsou často propojeny a mohou způsobit podobné poškození buněk. Jedná se o složité podmínky, které mají mnoho různých a přesto souvisejících vlastností a každý z nich poskytuje buňce rozdílné informace. Kupříkladu nízké teploty mohou vézt k mechanickým omezením, změnám v aktivitě makromolekul a snížení osmotického potenciálu v buněčném prostředí (Xiang et al. 2002).

3.5.2 Salinita

Důvody zasolení půd mohou být přírodního typu, kdy dochází k nahromadění solí v důsledku jejich vysokém zastoupení v matečné hornině či podzemní vodě. Naopak antropogenní vliv, který je způsoben nevhodnými zavlažovacími postupy, jako je například zavlažování vodou obsahující vysoké koncentrace soli či nedostačující odvodňování (Munns & Tester, 2008).

Pro zhodnocení koncentrace solí v půdě se využívá ukazatel SAR (hodnota adsorpce sodíku z půdního roztoku).

$$\text{SAR} = \frac{c(\text{Na}^+)}{c(\text{Ca}^{2+}) + c(\text{Mg}^{2+})}$$

Kde $c(\text{Na}^+)$, $c(\text{Ca}^{2+})$, $c(\text{Mg}^{2+})$ představují molární koncentraci příslušných iontů.

Půdy s vysokým zastoupením sodíku se dělí na dvě skupiny a to na půdy alkalické a slané. Alkalické půdy jsou charakterizované vyšším obsahem sodných kationtů a uhličitanových iontů, jsou signifikantně vysokým pH a adsorpce sodíku z půdního roztoku dosahuje vysokých hodnot (Glen et al., 1999). Vysoký obsah sodných kationtů je obdobně jako v alkalických půdách obsažen i ve slaných půdách, ovšem dominantními anionty jsou zde síranové a chloridové. Slané půdy mají hodnoty SAR a pH na výrazně nižší úrovni než půdy alkalické (Flowers et Flowers, 2005).

V zasolených půdách je třeba brát největší zřetel na ionty sodíku a chlóru, které jsou v důsledku jejich negativního účinku nejvýznamnější. Toxicita iontů sodíku postihuje drtivou většinu rostlinných druhů (Munns & Tester, 2008). Sodík zapříčiňuje inhibici absorpce nepostradatelných prvků pro rostlinu, jako je vápník, draslík a hořčík, zvyšuje pH v půdách a zhoršuje přístupnost esenciálních mikronutrientů mezi které se řadí železo, mangan, zinek a měď (Kudo et al., 2010). Blumwald (2000) uvádí, že v rostlinách chybí enzym Na^+/K^+ ATPasa, díky kterému dochází k protisměrnému aktivnímu transportu Na^+ a K^+ .

Růst rostlin na zasolených půdách je nejčastější v období dešťů, kdy dochází k zředění půdního roztoku a více koncentrovaných solí se nachází v horizontu pod rhizosférou. To je nejspíše jeden z důvodů proč, mají halofytní rostliny mělčejí kořenící kořenový systém. Zasolené půdy bývají často podmáčené s narušenou půdní strukturou a s klesající hloubkou půdy se rychle snižuje i dostupnost kyslíku (Bláha et al., 2011).

Podle Bláhy et al. (2011) dochází vlivem lidské činnosti mimo původního zasolení také k druhotnému zasolování, které je v největší míře způsobeno závlahovými systémy. Závlahová činnost zapříčiňuje akumulaci solí v půdách zejména sodnými solemi, které mají schopnost alkalické hydrolyzy oproti přírodním pouštím, kde dochází k akumulaci neutrálními sodnými solemi. Další možností zasolení půdy antropogenními vlivy nastává po odlesnění krajiny, kdy dochází k migraci solí ze spodních vrstev směrem k povrchu půdy. Vyzlínaná voda se vypařuje v důsledku nedostatečného odčerpání vody porostem a dochází k akumulaci solí v povrchové vrstvě půdy. Další příčiny způsobené lidskou činností jsou přehnojení plodin nebo zasolení u silnic.

V České republice je výskyt zasolených půd v celku omezený. Jejich největší výskyt se týká malých lokalit Jižní Moravy, kde se vyskytují především slanomilné rostliny (Daníhelka & Hanušová, 1995).

3.5.3 Stres zasolením

Stres zasolením je jedním z nejvýznamnějších stresů ovlivňující produktivitu zemědělských systémů po celém světě. Je známo, že solný stres má vliv na téměř všechny rostlinné funkce, včetně fotosyntézy, růstu a vývoje, navíc se podílí na vyvolávání různých biochemických a fyziologických odpovědí v rostlinách (Nemoto & Sasakuma, 2002). Vysoké koncentrace solí zapříčiňují nerovnováhu buněčných iontů, což může směřovat k iontové toxicitě a osmotickému stresu (Cheeseman 1988; Alschner et al. 1997). Parida a Das, (2005) uvádějí, že rostliny ovlivněné solným stresem jsou citlivější k účinkům vyššího ozáření v důsledku většího množství ROS. Za hlavní důsledky vystavení rostlin solnému stresu jsou považovány vodní deficit a přebytek iontů (Greenway & Munns, 1980).

Na^+ a Cl^- jsou nejběžnějšími inhibitory růstu způsobené solným stresem. V kořenech a stoncích dochází k hromadění Na^+ a k akumulaci Cl^- dochází ve výhoncích. Existuje několik mechanismů vyvinutých plodinami, jak buď eliminovat sůl ze svých buněk, nebo tolerovat její přítomnost. Kořeny jsou schopné regulovat hladiny NaCl odvodem této látky do půdy nebo k výhonkům. Ve vyšších koncentracích je pravděpodobnější akumulace chloru a sodíku ve

výhonicích než v kořenech. Z toho vyplývá, že listy jsou náchylnější na sodík než kořeny. Rostlina transportuje sodík převážně jedním směrem a to od kořenů až k listům, kde dochází k hromadění sodíku (Carillo et al., 2011; Tester & Davenport, 2003; Turkan, 2011).

Solný stres ovlivňuje vývin rostlin ve dvou etapách. Rychlý nástup osmotického efektu, který se projevuje bezprostředně po navýšení koncentrace solí v okolí kořenů a omezuje růst a vývin zejména mladých listů. Po několika dnech se začíná projevovat iontová toxicita, která má za následek např. předčasné opadávání starších listů (Munns & Tester, 2008).

Rostliny jsou schopny na solný stres reagovat. Jejich reakce spočívá ve funkci rostlinných buněk vytvářet tzv. kompatibilní osmolyty. Tyto nízkomolekulární organické látky jsou velmi dobře rozpustitelné ve vodě a v průběhu osmotického stresu dochází k akumulaci vysokých koncentrací těchto látek do cytoplazmy, bez výrazného porušení hydratačního obalu v okolí bílkovin a membrán. Další funkcí kompatibilních osmolytů je např. jejich podíl na stabilizaci proteinů a struktur buněk nebo odstranění reaktivních forem kyslíku (Munns & Tester, 2008).

Mezi nejčastější osmolyty patří sacharidy, polyalkoholy, některé aminokyseliny (prolin) a kvartérní amonné soli. Účinky glycinbetainu a trehalosy spočívají ve stabilizaci kvartérní struktury bílkovin a ochrany membrány. Velmi důležitou aminokyselinou je prolin, který poskytuje zásobu uhlíku a dusíku, vychytává volné radikály a při působení stresu je schopen vyrovnávat buněčný redoxní potenciál a stabilizaci subbuněčné struktury (Chinnusamy et al., 2005).

Rostliny se podle citlivosti k zasolení klasifikují na dvě skupiny. Halofytní rostliny jsou schopné odolávat vysoké koncentraci iontů v půdním roztoku, zatímco glykofytní rostliny se vyznačují svojí náchylností vůči zasolení (Munns & Tester, 2008). Podle Flowerse et al., (1986) jsou za halofytní rostliny považovány ty, které jsou schopny dokončit svůj životní cyklus na stanovištích s koncentrací soli minimálně 200 mM NaCl. Podle přizpůsobivosti na zasolení lze halofytní rostliny rozdělit do tří skupin. Obligátní halofyty, které rostou příznivě na slaných stanovištích s koncentrací soli nad 0,5 % NaCl, přechodné halofyty jsou schopné růst i na přechodně zasolených stanovištích, avšak příznivého růstu lépe dosahují na půdách s nižším obsahem soli. Posledním druhem jsou fakultativní halofyty, těmto druhům vyhovují zasolené i nezasolené stanoviště, nicméně maximálního růstu jsou schopny dosáhnout na půdách s mírným zasolením (Dagar, 2005).

Míra tolerance halofytů k salinitě se odvozuje od jejich fyziologických, morfologických a biochemických adaptačních mechanismů. Na základě kooperace těchto adaptačních mechanismů se halofyty rozdělují na rostliny, které oplývají mechanismy chránící buňku před

vstupem soli, druhy přijímající sůl, ale následně dochází k jejímu vylučování a tzv. akumulátory soli (Manousaki & Kalogekaris, 2011).

Shabala a Munns (2012) uvádějí, že růst rostlin je ovlivněn v závislosti na osmotickém tlaku půdního roztoku. Hranice omezující růst u nehalofytních rostlin nastává, pokud osmotický tlak dosáhne hodnoty $-0,2$ MPa, pro rostliny tolerující zasolení je to hodnota až $-4,7$ MPa, nicméně halofytní rostliny jsou schopné překročit tuto hodnotu bez výrazného omezení jejich růstu.

Schopnost halofyt adaptovat se na chlorid sodný je do značné míry závislá na řízeném příjmu a kompartmentalizaci Na^+ a Cl^- iontů, syntéze nebo vyšší produkce osmoprotektantů a podněcování antioxidantního systému. Sekundárním mechanismem tolerance je tzv. mechanismus fytoexkrece, kterým oplývají pouze některé druhy halofytů. Tento proces zprostředkovávají speciální vylučovací orgány nacházející se v listech. Mezi tyto orgány se řadí solné žlázy, solné měchýřky a trichomy, které řídí rovnováhu iontů. Rostlina je v těchto orgánech schopna shromažďovat sůl a v případě potřeby vylučuje přebytek na povrchu listů (Manousaki & Kalogekaris, 2011).

Mechanismus tolerance k salinitě halofytních rostlin funguje za podmínky udržení vysoké hodnoty poměru draslíku a sodíku, a to pod vlivem zvýšeného zasolení, při kterém dochází ke zvýšení příjmu sodíku. Halofytní rostliny disponují účinnými mechanismy, díky kterým jsou schopné omezovat toxické účinky Na^+ v cytosolu a vyrovnávat osmotické rovnováhy. Mezi tyto účinné mechanismy se řadí odvod a kontrolované hromadění iontů sodíku ve vakuolách, syntéza vhodných osmolytů a způsobilost akumulovat K^+ při současné vysoké koncentraci iontů sodíku a chlóru (Flowers & Galal, 2010). Transportní enzymy jako H^+ -ATPasa a H^+ -PPasa jsou pro halofyty velmi významné, jelikož poskytují nadbytek protonů ve vakuole, které se pak mohou podílet na transportu iontů sodíku do vakuoly za pomoci antiportů (Gaxiola et al., 2007).

3.5.4 Prolin

Rostliny produkují prolin k obraně vůči abiotickému stresu jako je např. zasolení, vodní deficit, prudké střídání vysokých a nízkých teplot či kontaminace těžkými kovy, což také zapříčiňuje zvýšení produkce prolinu. Tato aminokyselina se řadí mezi významné kompatibilní soluty, která funguje jako osmoprotektant a současně se využívá i jako zásobárna uhlíku a dusíku (Verbruggen & Hermans, 2008). Prolin se nachází v cytosolu buněk a výrazně pomáhá

vyrovnávat osmotický tlak, snižuje účinky chloridu sodného na buněčné membrány a také má úlohu ve stabilitě membrán (Parvaiz & Satyawati, 2008).

V rostlinách existují dva různé způsoby syntézy prolinu. První způsob zapříčiňuje glutamát, který je katalyzovaný dvěma redukcemi, nejprve pyrrolin-5-karboxylátsyntázou a poté se za pomoci pyrrolin-5-karboxylátreduktázou přeměňuje na prolin (Szekely et al., 2008). Delauny a Verma (1993) konstatují, že sekundárním možným prekurzorem pro syntézu prolinu je ornitinaminotransferáza. Akumulace prolinu za působení stresu v mnoha plodinách pozitivně koreluje s jejich tolerancí vůči stresu. Choudhary et al., (2005) uvádí, že u rýže byla porovnávána odolnost vůči abiotickému stresu, mezi tolerantním druhem a druhem náchylnějším. Oba druhy byly schopné akumulovat prolin za působení stresu, avšak akumulace u tolerantnějších druhů byla výrazně větší.

4 Metodika

Vliv zasolení byl sledován u vybraných zástupců rodu řepa: krmná, cukrová a mangold. V juvenilních fázích vývoje byl sledován obsah prolinu a míra poškození membrány. Obsah prolinu byl stanoven na základě metody dle Bates et al. (1973). Míra poškození membrány byla stanovena pomocí testu membránové stability.

4.1 Charakteristika pokusného materiálu

Pokusný materiál zahrnuje vybrané plodiny rodu řepa: řepa krmná, cukrová a mangold. Z řepy cukrové byla vybrána odrůda Dobrovická A a za skupinu krmných řep odrůda Hako.

Odrůda Dobrovická vznikla křížením zahraničních odrůd a Dobrovické V. Jedná se o odrůdu víceklíčkovou, která se v dnešní době příliš nepěstuje, ovšem do roku 1986 byla nejvýnosnější a nejvíce pěstovanou odrůdou v Československu, kde zaujímala až 95 % pěstitelských ploch. Nevýhodou této odrůdy je nízká cukernatost, která se pochybuje kolem 15 % (Chochola, 2012).

Odrůda Hako je víceklíčkový hybrid objemového typu. Bulva je žlutá s oranžovým odstínem, ojediněle zúžená do kulovitěho tvaru. Dosahuje vysokých výnosů i při nižším obsahu sušiny. Daří se jí na půdách lehčích a výhřevnějších, ideálně však v podmínkách řepařské výrobní oblasti. Odrůda je schopna vzdorovat vybíháním do květů, ale je náchylnější vůči napadení listovými chorobami (Vrzalová & Skládanka, 2006; Pokorný, 2019).

Mangolg, taktéž řepa listová, se pěstuje převážně jako listová zelenina v oblastech mírného pásu. Kořen dosahuje kulovitěho tvaru, který je často větvený. Listy jsou zbarvené do červena v důsledku působení betacyaninu. Mangold dosahuje příznivého růstu v oblastech s mírným zasolením.

4.2 Založení pokusu

Nádobový pokus, byl uskutečněn v částečně řízených podmínkách skleníků katedry botaniky a fyziologie rostlin FAPPZ ČZU v Praze. Pokus byl uskutečněn za přirozeného světelného režimu a teplota prostředí byla udržovaná na 20 °C. Schéma pokusu zahrnovalo pět variant: kontrolní varianta (0 mM NaCl), S1 varianta (50 mM NaCl), S2 varianta (150 mM NaCl) S3 varianta (250 mM NaCl) a S4 varianta (350 mM NaCl). Roztoky NaCl byly aplikovány v modifikovaném živném roztoku dle Hoaglanda. Koncentrace soli se zvyšovaly ve

dvoudenních intervalech po 50 mM NaCl. Pokus byl zahájen ve vývojové fázi 14 BBCH a trval 8 týdnů.

4.3 Metody měření sledovaných charakteristik

4.3.1 Stanovení obsahu prolinu

Stanovení obsahu prolinu se uskutečnilo na základě metody podle Bateše et al (1973.) Z jednotlivých odrůd bylo odebráno a naváženo 50 mg listového pletiva, který byl vložen do třecí misky. Po přidání 1 ml 3% kyseliny sulfosalicylové a následného rozmělnění, byly přidány další 4 ml této kyseliny a došlo k promíchání. Tímto způsobem vznikla reakční směs obsahující: 1 ml filtrátu, 1 ml ninhydrinu a 1 ml koncentrované kyseliny octové. Zkuševky byly po dobu 30 minut vařeny ve vodní lázni, která oplývala teplotou 80 – 90 °C. Následně došlo ke zchlazení v ledové vodě. Do zchlazené směsi byly následně přidány 3 ml toluenu a došlo k opětovnému promíchání a následného odstátí po dobu 20 minut. Odstátí zapříčinilo oddělování fází. Ve finální fázi došlo k měření za pomoci spektrofotometru, kde byla měřena absorbance horní vrstvy vzorku při 520 nm, za použití čistého toluenu jako blanku. Při využití kalibrační křivky byly naměřené hodnoty převedeny na jednotky $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$.

4.3.2 Stanovení relativního výtoku elektrolytů

Úroveň poškození buněčných membrán je charakterizován relativním výtokem elektrolytů. Relativní výtok elektrolytů byl stanoven dle metodiky podle Campose et al. (2003). Z listů byly za pomoci korkovrtu vykrojeny terčičky o průměru 1 cm, které byly umístěny do 10 ml destilované vody a uloženy do chladu a tmy. Poté byla za pomoci konduktometru změřena elektrická vodivost roztoku, vyjádřena hodnotou REL_1 . Následovalo uložení vzorků do vodní lázně za teploty 90 °C po dobu 20 minut, za účelem maximálního poškození buněčné struktury. Poté došlo k opětovnému změření elektrické vodivosti (REL_2). Pro měření byl použit konduktomert GRYF 106 L3 (GRYF HB spol. s.r.o., ČR). Výsledné hodnoty byly dosazeny do vzorce pro výpočet relativního výtoku elektrolytů:

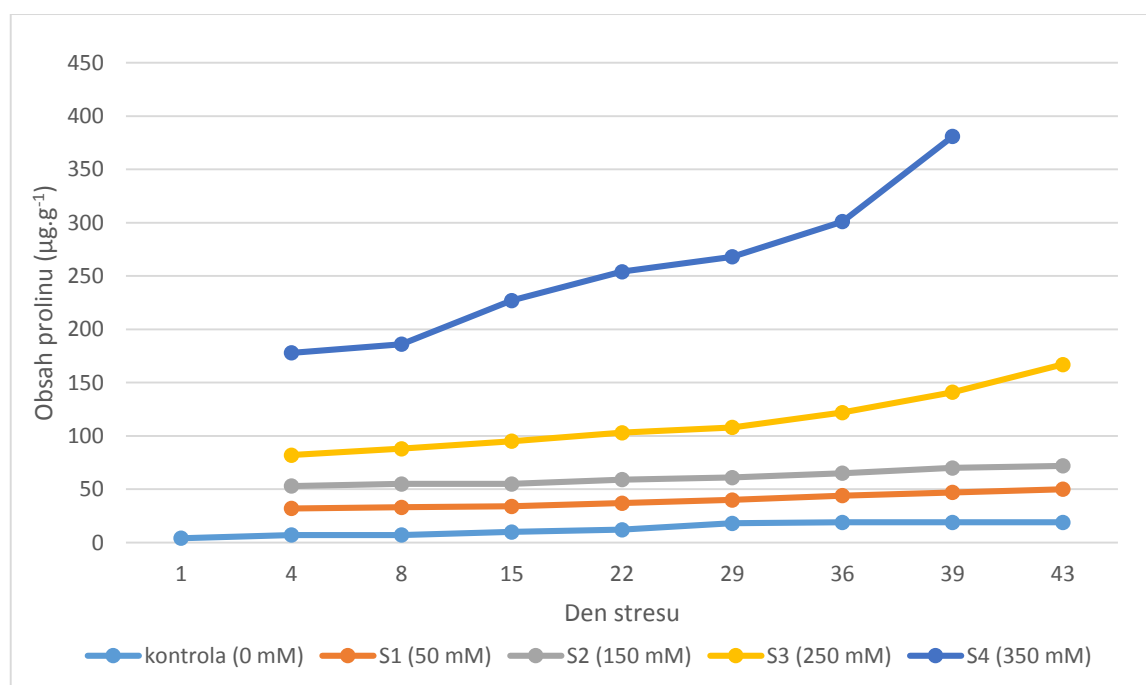
$$CMS (\%) = \frac{1 - (T_1 - T_2)}{1 - (C_1 - C_2)} 100$$

$$Rel (\%) = 100 - CMS$$

5 Výsledky

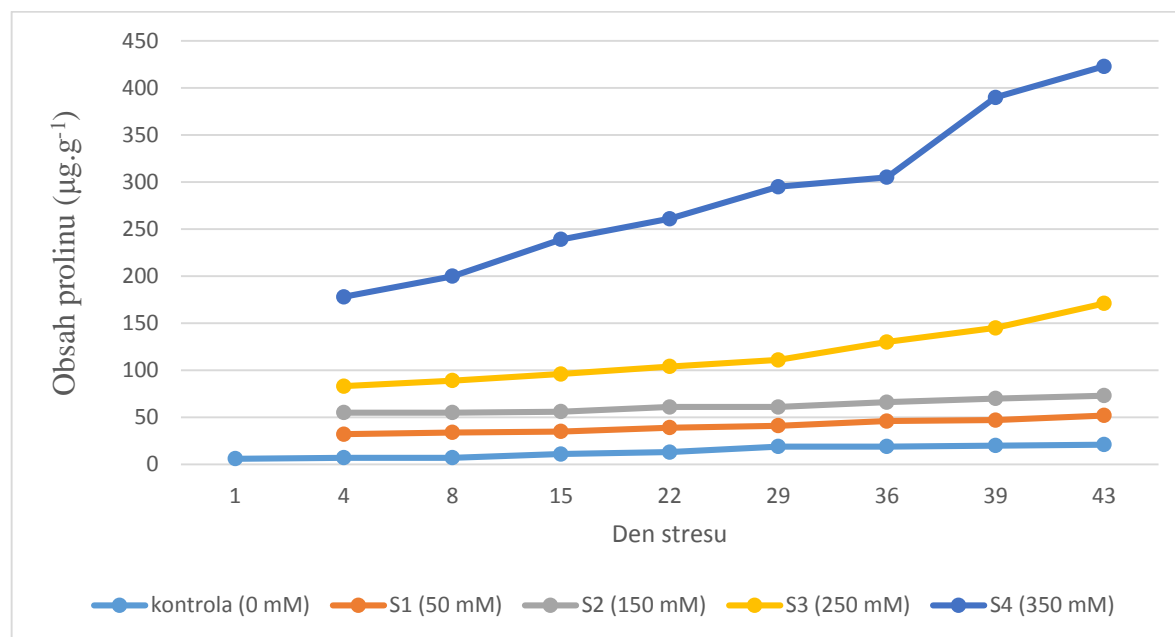
5.1 Obsah prolinu

Graf 1. znázorňuje vliv zasolení na obsah prolinu u odrůdy Dobrovická A. Z grafu je patrné, že nejnižší hodnoty obsahu prolinu měla kontrolní varianta. Hodnoty kontrolní varianty nedosahovaly výrazných výkyvů, nejnižší hodnota byla zjištěna 1. den měření ($4 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). Poté docházelo k mírnému navyšování až na hodnotu $19 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (36. měření), která byla hodnotou maximální. Podobně stabilních hodnot, ačkoliv lehce vyšších dosahovala i varianta S1 u které byla 4. den měření zaznamenána nejnižší hodnota obsahu prolinu $32 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, tyto hodnoty se v průběhu pokusu zvyšovaly až do 43. dne měření, kdy hodnota prolinu dosáhla $50 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Na stabilní hodnoty navazovala i varianta S2, u které byla nejnižší hodnota $53 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (4. den). Poté byl opět zaznamenán mírný nárůst až na hodnotu $72 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (43. den). Varianta S3 vykazovala stabilní hodnoty od 1. dne měření ($82 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) až do 29. dne ($108 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). Poté docházelo k navyšování hodnot až na $167 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (43. den měření). Rostliny rostoucí ve variantě S4 dosahovaly výrazně nejvyšších hodnot oproti ostatním variantám. Už ve 4. dni byl naměřen obsah prolinu $178 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, obsah prolinu se dále průkazně zvyšoval až na hodnotu $381 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (39. den měření). Tato hodnota byla zároveň hodnotou maximální. Poslední měření se neuskutečnilo v důsledku odumření rostliny.



Graf 1: Obsah prolinu ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ čerstvé hmoty) v závislosti na variantě pokusu a doby působení stresu u odrůdy Dobrovická A

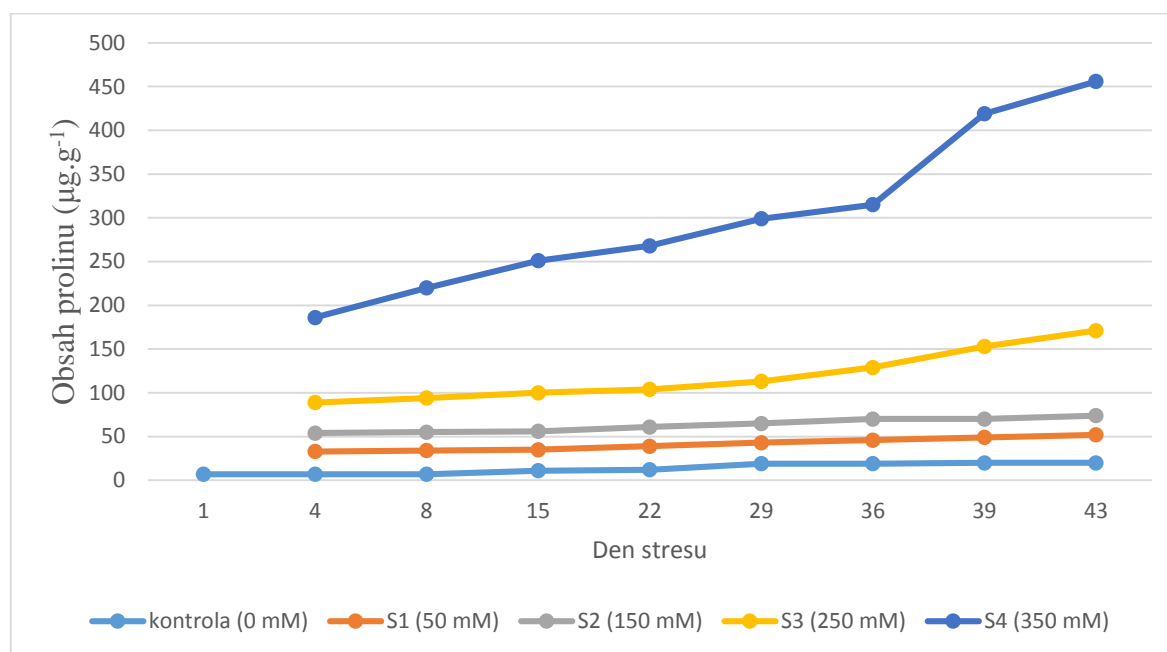
Graf 2. znázorňuje vliv zasolení na obsah prolinu u odrůdy Hako. Stejně tak jako u předchozí odrůdy i zde kontrolní varianta zaznamenala nejnižší hodnoty obsahu prolinu. V 1. dni měření byl obsah prolinu $6 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ čerstvé hmoty, během pokusu se tyto hodnoty nepatrně zvyšovaly bez výrazných výkyvů. Od 29. dne stresu až do 43. dne se hodnoty pohybovaly od $19 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ do $21 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Stejně tak rostliny s koncentrací soli 50 mM měly hodnoty obsahu prolinu stabilní a od 4. dne měření ($32 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) se pouze mírně zvyšovaly až do posledního měření, kdy naměřený obsah prolinu byl $52 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Taktéž varianta S2, s koncentrací soli 150 mM, měla pouze nepatrné zvýšení hodnot. Ve 4 dni stresu byla naměřená hodnota obsahu prolinu $55 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ a v posledním dni měření $73 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. U varianty s koncentrací soli 250 mM byla nejnižší hodnota obsahu prolinu $83 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ zaznamenána ve 4. dni měření. Výraznější navýšení obsahu prolinu dosáhla varianta S3 až od 29 dne stresu. V 36. dni měření byla zjištěna hodnota $130 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, která dosáhla hodnoty až na $171 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ v 43. dni stresu. Nejvyšších hodnot opět dosahovala varianta S4 s koncentrací soli 350 mM. Ve 4. dni měření byl obsah prolinu $178 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, mimo období mezi 29. dnem ($295 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) a 36. dnem ($305 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), kdy nebylo zaznamenáno zvýšení obsahu prolinu, se obsah prolinu intenzivně zvyšoval až na hodnotu $423 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (den).



Graf 2: Obsah prolinu ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ čerstvé hmoty) v závislosti na variantě pokusu a doby působení stresu u odrůdy Hako.

Graf 3. zobrazuje vliv zasolení na obsah prolinu u řepy mangold. Kontrolní varianta opět nezaznamenala žádné výrazné změny v obsahu prolinu. Od 1. do 8. dne stresu měla hodnotu obsahu prolinu ve výši $7 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Během pokusu poté došlo k mírnému navýšení, které činilo ve finálním měření $20 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ čerstvé hmoty. U varianty s koncentrací soli 50 mM byla

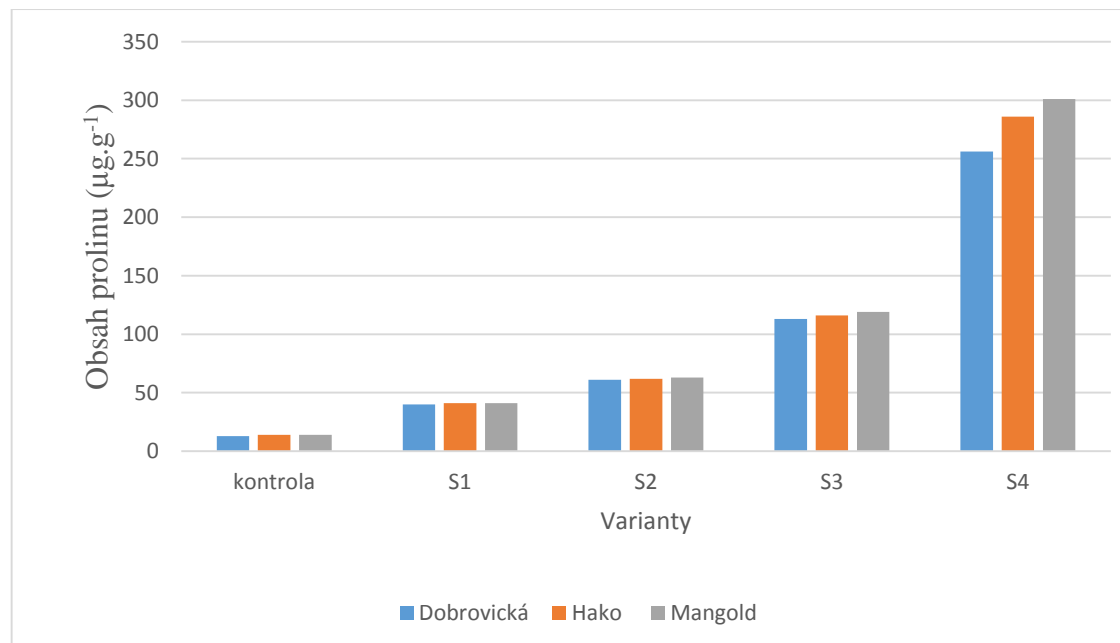
nejnižší naměřená hodnota $33 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ a stabilní hodnoty s mírným navýšením byly zaznamenány až do 43. dne stresu, kde byl stanoven obsah prolinu $52 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ čerstvé hmoty. Rostliny pod vlivem koncentrace soli 150 mM měly naměřenou hodnotu ve 4. dni stresu $54 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, která se postupně v průběhu pokusu nepatrně zvyšovala. Nejvyšší hodnota byla zjištěna ve 43. dnu stresu, kdy dosahovala výše $74 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. U varianty S3 byla ve 4. dni měření zjištěna hodnota $89 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, která se v dalším průběhu nezvyšovala, až v 36. dni stresu se zvýšila na $129 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Nejvyššího obsahu prolinu bylo u varianty S3 dosaženo v 43. dnu měření, kdy tato hodnota dosáhla hodnoty $171 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Jako tomu bylo u předešlých rostlin, tak i tady nejcitlivěji reagovala varianta S4, která dosahovala nejvyšších hodnot. Ve 4. dni měření byl obsah prolinu $186 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, který se výrazně zvyšoval. Velmi výrazné zvýšení bylo zaznamenáno 39. den měření ($419 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$), ovšem nejvyšších hodnot dosáhla tato varianta ve 43. dnu stresu ($456 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$).



Graf 3: Obsah prolinu ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ čerstvé hmoty) v závislosti na variantě pokusu a doby působení stresu u řepy mangold

Graf 4. Znázorňuje rozdíly v průměrném obsahu prolinu u jednotlivých variant v rámci druhů řepy. Z grafu je patrné, že nejnižších hodnot prolinu dosahovaly kontrolní varianty. Naměřené hodnoty čerstvé hmoty se u těchto variant téměř nelišily. Nejnižší hodnotu ($13 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) byla stanovena u rostliny odrůdy Dobrovická A, zatímco u odrůdy Hako a Mangold byla naměřena totožná hodnota $14 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Naopak nejvyšší nárůst prolinu byl naměřen u variant S4, kdy se obsah naměřeného prolinu pohyboval v rozmezí hodnot $256 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (Dobrovická A.) až $301 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (Mangold). Obsah prolinu u variant S1, S2 a S3 se zvyšoval v důsledku vyššího

zasolení, nicméně mezi jednotlivými druhy nebyly rozdíly významné. Podle zjištěných výsledků lze usuzovat, že obsah prolinu dosahoval v rámci druhů obdobných hodnot, nicméně jako nejtolerantnější druh vůči zasolení se dá označit Mangold, a jako citlivější odrůda Dobrovická A.

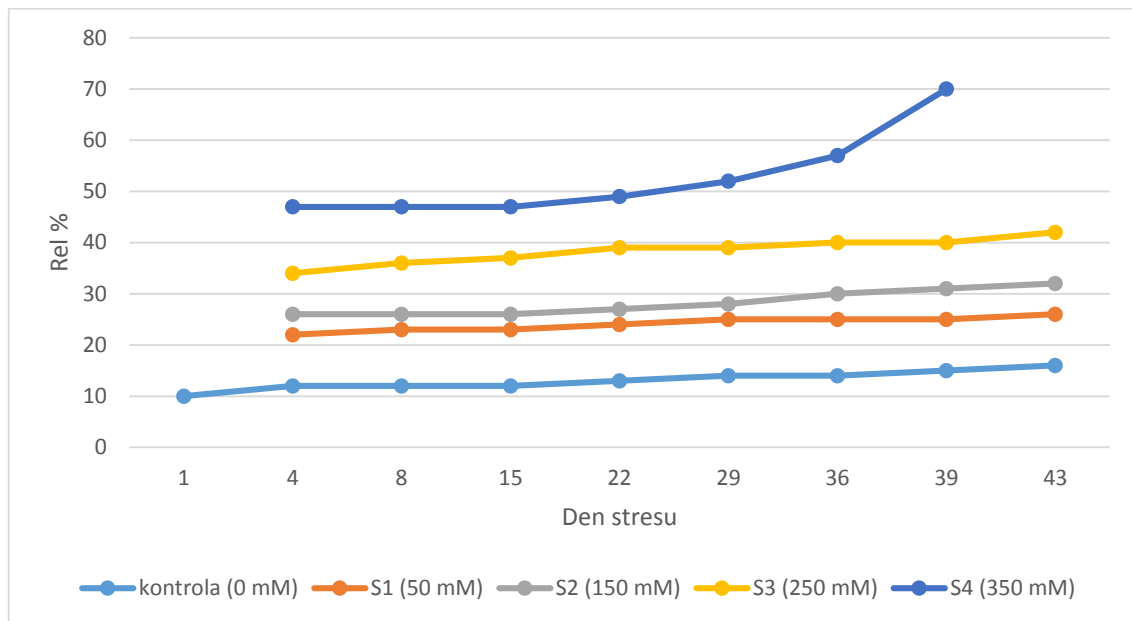


Graf 4: Vliv varianty na obsahu prolinu v rámci jednotlivých druhů řepy

5.2 Relativní výtok elektrolytů

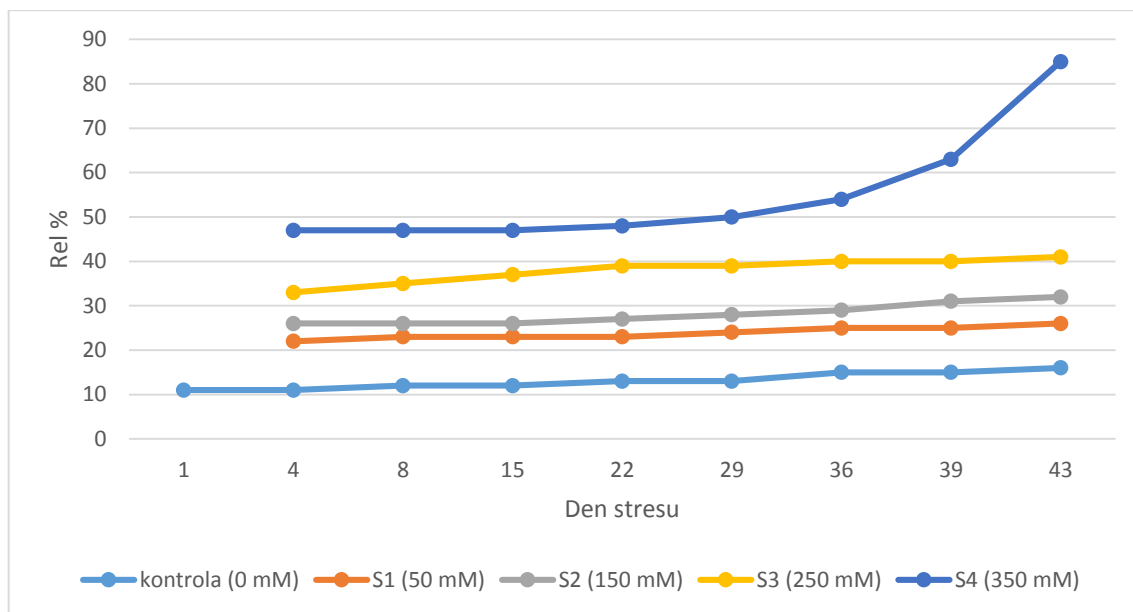
Graf 5: zobrazuje vliv zasolení na míru poškození buněčných membrán odrůdy Dobrovická A. Během pokusu u kontrolní varianty nebyly zaznamenány výraznější rozdíly v poškození membrán. Relativní výtok elektrolytů v 1. dni měření dosahoval 10,36 % a ve 43. dnu stresu byla naměřena hodnota 15,84 %. U rostlin rostoucích v koncentraci soli 50 mM byla míra poškození membrány vyšší než u kontrolní varianty. U varianty S1 nebyly zaznamenány výrazné výkyvy v úrovni poškození buněčné membrány. Hodnoty zjištěné ve 4. dni měření (21,55%) se během pokusu pouze mírně zvyšovaly až do 43. dne stresu, kdy míra poškození membrány dosáhla 25,76 %. Relativní výtok elektrolytů u varianty S2 dosahoval od 4. do 15 dne stresu hodnot 25,60 %. K výraznějšímu poškození membrány během dalších měření nedošlo. Na konci pokusu byla úroveň poškození membrány u této varianty ve výši 32,03 %. S rostoucí koncentrací soli u varianty S3 se zvyšovala i úroveň poškození membrány. V počáteční fázi byla naměřena hodnota 34,47 %, která se zvyšovala až na úroveň 42,16 % (43. den měření). Nejvyšší míra poškození membrány byla zjištěna u rostlin rostoucích v koncentraci soli 350 mM. Nejnižší naměřená hodnota této varianty činila 46,78 % (4. den měření) a dále se nezměnila až do 22. dne stresu. Prudký nárůst poškození byl zaznamenán

mezi 36. a 39. dnem stresu, kdy se hodnota poškození zvýšila o 12,57 %. Poslední měření nemohlo být uskutečněno v důsledku úhynu.



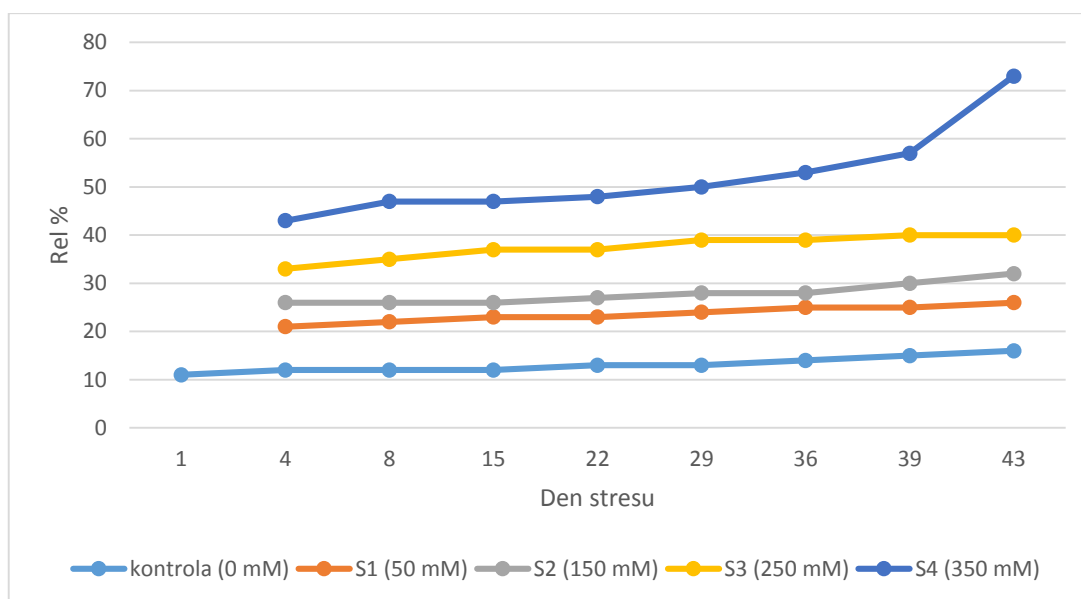
Graf 5: Míra poškození buněčné membrány v závislosti na variantě pokusu a doby působení stresu u odrůdy Dobrovická A

Graf 6. zobrazuje vliv zasolení na míru poškození buněčných membrán odrůdy Hako. Kontrolní varianta, stejně jako v přechodím případě zaznamenala nejnížší poškození buněčné membrány. Nejnížší naměřená hodnota činila 10,96 %, která byla zjištěna v 1. dni měření. Tato hodnota se během pokusu až do konce pokusu, které bylo uskutečněno 43. den, zvýšila o 5,15 %. Stejně stabilních, ačkoliv vyšších hodnot dosahovala i varianta S1. Nejnížší úroveň poškození buněčné membrány u této varianty byla zaznamenána ve 4. dni měření, kdy naměřená hodnota činila 21,44 % a v posledním měření (43. den) 25,57 %. Obdobné výsledky je možné zaznamenat u rostlin z varianty S2. U těchto rostlin byly hodnoty relativního výtoku vyšší v porovnání s variantou S1. která měla příčinou vyššího stresu zasolením mírně vyšší hodnoty relativního výtoku elektrolytů, než varianta S1. Hodnoty S2 byly v průběhu stresu zasolením od 25,51 % (4. den měření) do 31,51 % (43. den měření). Hodnoty rostlin z varianty S3 se od 4. dne měření (33,25 %) do 22. dne měření zvýšily o 5,22 % a byly stabilní až do konce pokusu (40,85 %). Stejně tak jako tomu bylo i u odrůdy Dobrovická A i zde varianta s koncentrací soli 350 mM zaznamenala nejvyšší rozsah poškození buněčné membrány. Od 4. dne stresu do 15. dne byla hodnota poškození membrány cca 47 % a od 22. dne měření se zvyšovala až na 83,76 %. Tato hodnota byla stanovena na konci pokusu, před odumřením rostlin.



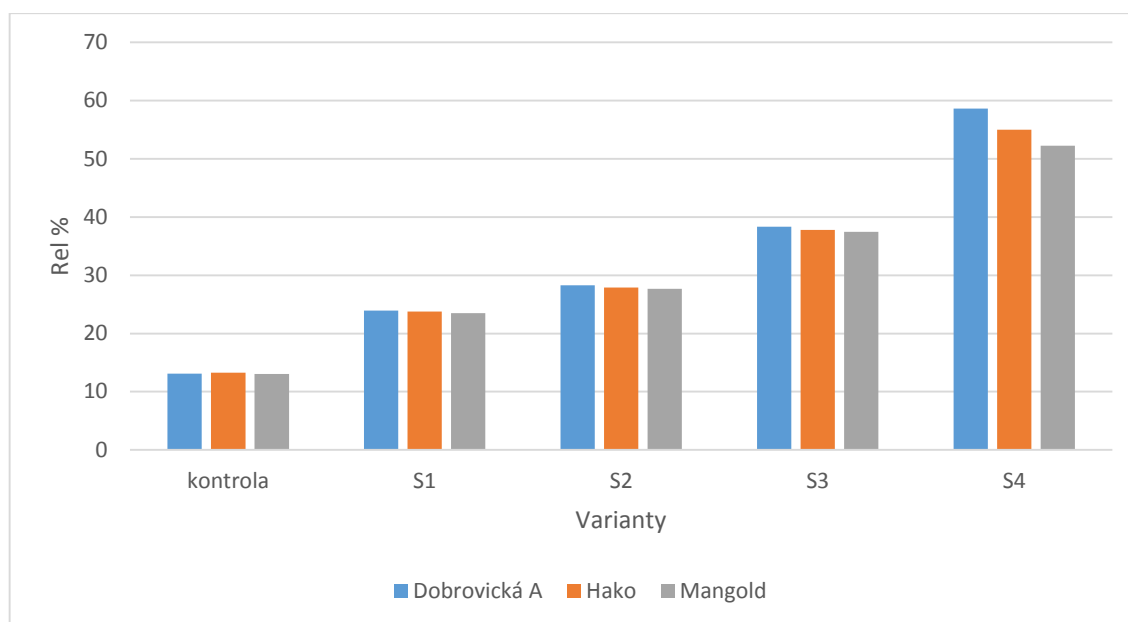
Graf 6: Míra poškození buněčné membrány v závislosti na variantě pokusu a doby působení stresu u odrůdy Hako

Graf 7. znázorňuje vliv zasolení na míru poškození buněčných membrán u řepy mangold. Obdobně jako tomu bylo u ostatních zkoumaných skupin řepy i zde hodnoty poškození buněčné membrány dosahovaly podobných výsledků. Kontrolní varianta opět dosahovala nejnižšího poškození. V 1. dni měření byla zjištěna hodnota 11,34 % a do posledního měření (15,53 %) nedocházelo k výrazným výkyvům. Varianta S1 s koncentrací 50 mM NaCl zaznamenala ve 4. dni měření hodnotu 21,13 % a k výraznému navýšení poškození membrány nedošlo. Nejvyšší hodnota byla naměřena ve 43. dnu stresu (25,46 %). Hodnoty relativního výtoku elektrolytů u varianty s koncentrací 150 mM také nebyly zaznamenány výraznější změny, neboť od 4. dne měření (25,44 %) až do konce pokusu (31,45 %) se stabilně zvyšovaly. Obdobně na to byla i varianta S3, která s ohledem na vyšší zasolení dosahovala i vyšších hodnot poškození membrán, které se pohybovaly od 32,55 % (4. den stresu) do 40,36 % (43. den stresu). Varianta S4 opět potvrdila, že vyšší koncentrace soli, zapříčiňuje vyšší poškození membrány. Nejnižší hodnota u této varianty byla zjištěna 4. den měření (42,85 %). Výrazné zvýšení bylo zaznamenáno 39. den a 43. dne, kdy se hodnota poškození membrány zvýšila o 16,13 % až na maximální hodnotu 73,44 %.



Graf 7: Míra poškození buněčné membrány v závislosti na variantě pokusu a doby působení stresu u řepy mangold

Graf 8. znázorňuje vliv varianty na míru poškození membrány v rámci jednotlivých skupin řepy. Z uvedeného grafu vyplývá, že nejnižší míra poškození buněčných membrán byla zaznamenána u kontrolních variant. Kontrolní varianty dosahovaly u všech druhů obdobných průměrných hodnot: Dobrovická A (13,1 %), Hako (13,26%) a Mangold (13,03). Stejně tak tomu bylo i u variant S1 (24 %), S2 (28 %) a S3 (38 %). Nejvyšší poškození membrán bylo zaznamenáno u variant S4, s koncentrací soli 350 mM. Zde nejvyšší průměrnou hodnotu relativního výtoku elektrolytů dosáhla odrůda Dobrovická A (58,62 %). Průměrnou hodnotou nižší o 3,62 % měla odrůda Hako. Z výsledků je patrné, že nejnižší poškození buněčné membrány, zaznamenala řepa Mangold s hodnotou 52,25 %. Nejvyšší poškození membrán bylo zaznamenáno u odrůdy Dobrovická A.



Graf 8: Vliv varianty na míru poškození membrány v rámci jednotlivých druhů řepy

6 Diskuze

6.1 Obsah prolinu

Z dosažených výsledků vyplývá, že obsah prolinu, aminokyseliny, kterou si rostlina vytváří, za účelem obrany vůči stresovým podmínkám se během zasolení zvyšuje. Toto tvrzení potvrzují varianty, které byly v průběhu pokusu vystaveny solnému stresu. Tyto varianty během pokusu zaznamenávaly výrazně vyšší hodnoty obsahu prolinu, než varianty kontrolní (0 mM). Průměrné obsahy prolinu se pohybovaly v rozmezí od 41 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (varianta S1) do 281 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (varianta S4), což byly výrazně vyšší hodnoty, než u varianty kontrolní, kde průměrné hodnoty dosahovaly 14 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Podle dosažených výsledků bylo zjištěno, že se zvyšující se koncentrací NaCl v půdě dochází k vyšší produkci prolinu v rostlinách.

Toto zjištění je v souladu s tvrzením Ghoulama et al. (2000), kteří ve své pokusu měřili akumulaci prolinu během solného stresu u pěti odrůd cukrové řepy. Stejně výsledky ohledně akumulace prolinu během stresu udávají i Azis et al. (1999), kteří ve své práci zkoumali obsah prolinu v listech rajčat pod vlivem solného stresu. S tímto faktem se ztotožňují i Chu et al. (1976), kteří přezkoumávali působení solného stresu na juvenilní rostliny pšenice a ve svých výsledcích poukazují na rychlý nárůst obsahu prolinu u variant ovlivněných solným stresem. Nárůst prolinu byl, zaznamenám i v rámci rostlin tabáku (*Nicotiana glauca* L.) podléhající zasolením a vysokými teploty, jak to uvádějí Kuznetsov et Shevyakova (1997). Obdobné výsledky potvrzují také Mohammadkhani et Heidari (2008) v pokusu, kdy sledovali akumulaci prolinu u kukuřice.

V rámci výsledků byly sledovány rozdíly obsahu prolinu mezi jednotlivými zástupci rodu řepa. Průměrné hodnoty mezi jednotlivými druhy se výrazně nelišily. Nejvyšší průměrný obsah prolinu byl zaznamenán u mangoldu, kde tato hodnota dosahovala 108 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ čerstvé hmoty. Nejvyšší naměřená hodnota u mangoldu byla zjištěna v rámci varianty S4, která podléhala koncentraci 350 mM NaCl. Tato hodnota dosáhla 456 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ čerstvé hmoty. Mírně nižšího obsahu prolinu oplývala odrůda Hako, u které průměrná hodnota činila 104 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ tedy o 4 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ méně než u mangoldu. Nejvyšší hodnota čerstvé hmoty byla stejně jako u mangoldu zachycena u rostlin podléhající nejvyšší koncentraci soli (350 mM NaCl), a to 423 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Odrůda Dobrovická A v porovnání s ostatními dvěma druhy zaznamenala nejnižší průměrnou hodnotu čisté hmoty (97 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). V rámci varianty S4 byla její nejvyšší hodnota o 46 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ nižší než u Mangoldu. Ze zjištěných hodnot vyplývá, že proti stresu zasolením je podle obsahu prolinu nejtolerantnější Mangold, zatímco odrůdu Dobrovická A můžeme označit jako méně tolerantní. Rozdílností jednotlivých druhů na zasolení a obsah prolinu se zabývali, již výše

uvedení Ghoulam et al. (2000), kteří ve svých pokusech naměřili vyšší hodnoty prolinu u tolerantnějších druhů oproti rostlinám citlivějším. Ke stejným výsledkům se dopracovali i Pakniyat a Armion (2007), kteří porovnávali obsah prolinu ve dvaceti osmi odrůdách cukrové řepy. Reakci na zasolení v rámci odrůd studovali i Lutts et al. (1996b), v jejich pokusech byly porovnávány genotypy rýže. Z výsledků vyplývá vliv genotypu na obsah prolinu u rostlin ovlivněných stresem. Tento výsledek nebyl potvrzen u vybraných skupin řepy, protože hodnoty obsahu prolinu dosahovaly obdobných hodnot, tudíž rozdílnost v rámci tolerance mezi jednotlivými druhy nebyla zaznamenána.

6.2 Poškození buněčné membrány

Poškození buněčné membrány bylo odvozeno na základě hodnot relativního výtoku elektrolytů (Rel %). Z výsledků je patrné, že nejnižší míru poškození membrány měly kontrolní varianty u všech testovaných druhů, kdy nejnižší hodnota byla naměřena u Mangoldu (13,02 %). S rostoucí koncentrací NaCl se zvyšovala i míra poškození. Průměrné hodnoty relativního výtoku elektrolytů se u variant podléhajících solnému stresu pohybovaly v rozmezí od 23,72 % (S1/50 mM NaCl) do 52,29 % (S4/350 mM NaCl). Varianty ovlivněné koncentrací soli 350 mM NaCl zaznamenaly oproti kontrolním variantám nárůst v průměrné hodnotě o 42,16 %. Z toho vyplývá, že s rostoucí koncentrací soli se zvyšuje i míra poškození buněčné membrány. Tento závěr potvrzují i Lutts et al. (1996b), kteří měřili hodnotu relativního výtoku elektrolytů u rýže. Zvýšení poškození buněčné membrány během stresu suchem potvrzují dále Valentovič et al. (2006), při svých pokusech u kukuřice. Stejně tak Premachanda et al. (1991), kteří testovali poškození membrány taktéž u kukuřice, ale za podmínek vodního stresu.

V pokusu bylo taktéž zjištěno, že vyšší koncentrace NaCl, není jediným faktorem ovlivňujícím poškození membrány. Další faktor zapříčiňující vyšší poškození je také doba, po kterou byly rostliny solnému stresu vystaveny, což znázorňují zvyšující se hodnoty během působení stresu u jednotlivých variant. Stejný závěr ve své práci uvádí i Alpaslan et Gunes (2001), kteří sledovali vliv stresoru na rostliny rajčat (*Solanum lycopersicum* L.) a okurky seté (*Cucumis sativus* L.) docházelo ke zvyšující se hodnotě relativního výtoku elektrolytů v závislosti na délce vystavení stresu.

V rámci pokusu byly zaznamenány rozdíly v poškození membrán mezi jednotlivými typy řepy. Naměřené hodnoty relativního výtoku elektrolytů v rámci jednotlivých druhů nebyly příliš rozdílné. Vzhledem k tomu, že nejvyšší průměrná hodnota v rámci varianty S4 byla zjištěna u odrůdy Dobrovická A (58,62 %), můžeme tuto odrůdu označit jako nejcitlivější. Potvrzuje to i skutečnost, že k závěru pokusu došlo k odumření těchto rostlin. Jako mírně

tolerantnější se jevila odrůda Hako, která dosahovala průměrných hodnot v rámci varianty S4 (350 mM NaCl) 55 %. Rozdílná hodnota v rámci kontrolní varianty a varianty podléhající tlaku stresu (350 mM NaCl) činila 41,74 %. Nejnižší úroveň poškození membrány v rámci těchto tří variant byl zjištěn u rostlin mangoldu. Obdobně jako u předcházejících dvou typů řepy, i v tomto případě byla nejvyšší hodnota poškození membrány naměřena u varianty s koncentrací 350 mM NaCl. Průměrná naměřená hodnota v rámci této varianty činila 52,25 %, tedy pouze o 6,37 % nižší než Dobrovická A a v porovnání s odrůdou Hako, to činilo pouze 2,75%. Rozdílností v míře poškození membrán mezi jednotlivými druhy se zabývali i Sairam et al. (2002), jejichž výzkum sledoval vliv stresoru na dvě odrůdy ječmene. Z jejich výsledků je patrné, že tolerantnější odrůda měla nižší míru poškození membrány, než odrůda citlivější. Obdobné výsledky ve svých pracích uvádějí i Ghoulam et al. (2000) u odrůd cukrové řepy nebo Ashraf et Ali (2008), kteří testovali rozdíly v rámci čtyř odrůd ozimé řepky. V pokusu nebyly potvrzeny rozdíly mezi jednotlivými skupinami řepy v rámci vlivu zasolení na míru poškození membrány. Tento fakt, však není v souladu s výše uvedenými autory, kteří ve svých pokusech zaznamenali výrazné rozdíly v míře poškození membrány mezi jednotlivými testovanými druhy.

7 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo sledovat vliv zasolení na fyziologické parametry vybraných zástupců rodu řepa, jednalo se o obsah prolinu a míru poškození buněčné membrány. Dalším úkolem bylo stanovit míru tolerance/citlivosti vybraných druhů na zasolení.

Na základě zjištěných údajů můžeme konstatovat, že:

1. Byla potvrzena hypotéza, že působení solného stresu zapříčinilo nárůst poškození buněčných membrán a zvyšování obsahu prolinu u všech testovaných druhů.
2. Ze sledovaných variant nejcitlivěji reagovaly na poškození membrány rostliny rostoucí v koncentraci 350 mM NaCl, které dosáhly průměrné hodnoty 55,29 %, naopak nejnižšího poškození dosáhly rostliny kontrolních variant (13,13 %).
3. Nejcitlivěji na solný stres reagovala odrůda Dobrovická A, která dosahovala nejvyšších hodnot poškození buněčné membrány. V rámci varianty S4 dosáhla průměrné hodnoty 58,62 % a rozdíl oproti kontrolní variantě činil 45,52 %.
4. Naopak menší citlivost na zasolení prokázaly odrůda Hako a Mangold. Odrůda Hako zaznamenala nejvyšší průměrnou hodnotu 55 % (S4) a u Mangoldu hodnota činila 52 % (S4)
5. Sledované druhy řepy vykazovaly v rámci poškození buněčné membrány obdobnou úroveň tolerance.
6. Nejvyšší hodnota prolinu byla zjištěna u rostlin s nejvyšší koncentrací soli (350 mM NaCl), která dosahovala průměrné hodnoty 281 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$. Naopak nejnižší obsah prolinu měly rostliny kontrolních variant (14 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) Solný stres tedy způsobil nárůst obsahu prolinu mezi kontrolní variantou a variantou S4 o 267 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$.
7. Jako nejtolerantnější druh v rámci obsahu prolinu můžeme označit Mangold, který dosáhl v rámci varianty S4 průměrné hodnoty 302 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, jako citlivější můžeme označit odrůdu Hako, a jako nejcitlivější se jevila odrůda Dobrovická A.
8. Jednotlivé druhy řepy, vykazovaly obdobné hodnoty v rámci obsahu prolinu a míry poškození membrány.
9. Hypotéza, že existují mezidruhové rozdíly v rámci zasolení nebyla potvrzena, jelikož z pokusu vyplývá, že vybrané druhy reagovali na stres obsahem prolinu a mírou poškození membrány obdobným způsobem.

8 Literatura

A. Aziz, J. Martin-Tunguy, F. Larcher, 1999. Groupe de Physiologie et Biochimie Ve'ge'tales, UMR CNRS 6553, Université de Rennes I. Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes cedex, France.

Alscher, R. G., Donahue, J. C., Cramer, 2003, Reactive oxygen species and antioxidants: relationship in green cells.-*Physiol. Plant.* 100.:224-223, antioxidants in plants during abiotic stress. *Critical Reviews in Biotechnology.* 30(3): 161–175.

Ashraf, M., Ali, Q., 2008. Relative membrane permeability and activities of some antioxidant enzymes as the key determinants of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.). *Environmental and Experimental Botany.* 63 (1-3). 266–273.

Bartels, D., Sunkar, R. 2005: Drought and salt tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Science*, 24(1): 23-36

Bláha L, Hnilička F, Hniličková H, Holubec V, Möllerová J, Štolcová J, Zieglerová J., 2003. *Rostlina a stres. Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha.*

Blokhina, O., Virolainen, E., Fagerstedt, K, 2000, Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation

Blumwald E, 2000. *Curr. Opin. Cell Biol.* 12, 431

Bor M, Özdemir F, Türkan I, 2003. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. *Plant Science* **164**:77-84. Available at <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0168945202003382>.

Bray EA, Bailey-Serres J, Weretilnyk E., 2000. Responses to abiotic stresses. In: Grissem W,

Buchanan B, Jones R (eds.) *Biochemistry and molecular biology of plants.* American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, 2000. p.1158 - 249.

Carillo, P., M. Grazia, G. Pontecorvo, A. Fuggi, P. Woodrow, 2011. Salinity Stress and Salt Tolerance. Shanker, A., ed. *Abiotic Stress in Plants - Mechanisms and Adaptations* [online].

Dadkhah A. & Moghtader S. H. 2008. Growth and gas exchange response of sugar beet (*Beta vulgaris* L.) cultivars grown under salt stress, pp. 1431–1434. In: Allen J. F., Gantt E., Golbeck J. H. & Osmond B. (eds), *Photosynthesis. Energy from the Sun*. Springer, Netherlands.

Dostálová J., 2019. Červená řepa a doporučení „všeho s mírou" [online], Společnost pro výživu, 2019. Dostupné z: <https://www.bezpecnostpotravin.cz/cervena-repa-a-doporucenivseho-s-mirou.aspx>

Flowers T. J., Flowers S., 2005. A.: *Agric. Water Manage.* 78, 15. Free – Air Carbon Dioxide Enrichment. *Plant Cell and Environment*. 27(4): 449–458.

Gaxiola R. A, Palmgren M. G, Schumachner K, 2007. *FEBS Lett.* 581, 2204.

Geissler, N., Hussin, S., Koyro, H. W. 2010: Elevated atmospheric CO₂ concentration enhances salinity.

Ghoulam C, Foursy A, Fares K. 2002. Effects of salt stress on growth, inorganic ions and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in five sugar beet cultivars.

Glen E. P., J. J.: *Crit. Rev. Plant Sci.* 18, 227 (1999).

Greenway H, Munns R, 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annu Rev Plant Physiol* 31:149-190.

Hejný S, Slavík B, 2003, *Květena České republiky*, 1. vydání, Praha: Academia, 2003, ISBN 80-200-1090-4.

Cheeseman, J, 1988, Mechanism of salinity tolerance in plants. - *Plant Physiol.* 87: 547-550.

Chinnusamy V, Jagendorf A., Zhu Jian-Kang, 2005. *Crop Sci.* 45, 437.

Chu, T. M., Aspinall, D., Paleg, L. G. 1976. Stress Metabolism. VII. Salinity and Proline Accumulation in Barley. *Australian Journal of Plant Physiology*. 3 (2). 219 – 228.

Katerij N., Hoorn J.W., Hamdy A., Mas-Torilli M. & Karzel E.M. 1997. Osmotic adjustment of sugar beets in response to salinity and its influence on stomatal conductance, growth and yield. *Agr. Water Manage.* 34: 57–69.

Kosař, J., a kolektiv, 1985, Krmná řepa. Praha: Státní zemědělské nakladatelství.

Kůdela V., Ackermann P., Prášil I. T., Rod J., Veverka K, 2003. Abiotikózy rostlin: poruchy, poškození a poranění. Praha: Academia.

Kudo N., Sugino T., Oka M., Fujiyama H, 2010. *Soil Sci. Plant Nutr.* 56, 225.

Kuznetsov, V. V., Shevyakova, N. I. 1997. Stress responses of tobacco cells to high temperature and salinity. Proline accumulation and phosphorylation of polypeptides. *Physiologia Plantarum*. 100 (2). 320-326.

Larcher W. 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*, 4th ed. Springer, New York.

Levitt, J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses: water, radiation, salt and other stresses*. Academic Press, New York.

Lichtenthaler H. 1998. The Stress Concept in Plants: An Introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences* 851:187-198. Available at <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1749-6632.1998.tb08993.x>.

Lutts, S., Kinet, J. M., Bouharmont, J. 1996b. Effects of salt stress on growth, mineral nutrition and proline accumulation in relation to osmotic adjustment in rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. *Plant Growth Regulation*. 19 (3). 207-218.

Manousaki E., Kalogerakis N, 2011. *Ind. Eng. Chem. Res.* 50, 625.

Mohammadkhani, N., Heidari, R. 2008. Drought-induced accumulation of soluble sugars and proline in two maize varieties. *World Applied Sciences Journal*. 3 (3). 448-453.

Munns, R., Tester, M. 2008. Mechanism of Salinity Tolerance. Annual Review of Plant Biology 59: 651–681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>.

Nemoto Y, Sasakuma T. 2002. Differential stress responses of early salt-stress responding genes in common wheat. Phytochemistry 61:129-133

Nilsen ET, Orcutt DM, Hale MG. 1996. The physiology of plants under stress. Wiley, New York.

Ober ES, Rajabi A. 2010. Abiotic Stress in Sugar Beet. Sugar Tech 12:294-298. Available at <http://link.springer.com/10.1007/s12355-010-0035-3>.

Pakniyat, H., Armion, M. 2007. Sodium and proline accumulation as osmoregulators in tolerance of sugar beet genotypes to salinity. Pakistan Journal of Biological Sciences, 10 (22): 4081-4086.

Parvaiz A., Satyawati S. 2008. Salt. Plant. Soil. Environ. 54 (3), 89.

Piterková J, Tománková K, Luhová L, Petřivalský M, Peč P, 2005. Chem. Listy 99,455 – 466.
Pokorný L. 2019. Detail odrůdy Hako. Eagri. Available at <http://eagri.cz/public/app/sok/odrudyNouVF.do> (accessed April 2019).

Premachandra, G. S., Saneoka, H., Kanaya, M., & Ogata, S. 1991. Cell membrane stability and leaf surface wax content as affected by increasing water deficits in maize. Journal of Experimental Botany. 42 (2). 167-171.

Pulkrábek J., Šroller J. 1993. Základy pěstování cukrovky. 1. vyd. Praha: Institut výchovy a vzdělávání ministerstva zemědělství České republiky, 62 s. ISBN 80-710-5046-6.

Pulkrábek, J. Urban, J., Bečková, L., Valenta, J. 2007. Řepa cukrová – Pěstitelský rádce. Česká zemědělská univerzita v Praze. 64 s. ISBN: 9788087111000.

Rogers, A., Allen, D. J., Davey, P.A., Morgan, P.B., Ainsworth, E.A., Bernacchi, C.J., Cornic, G., Dermody, Russell B.L., Rathinasabapathi B. & Hanson A.D. 1998. Osmotic stress

induces expression of choline monoxygenase in sugar beet and amaranth. *Plant Physiol.* 116: 859–865.

Sairam, K. M., Rao, V. K., Srivastava, G. C. 2002. Differential response of wheat genotypes to long term salinity stress in relation to oxidative stress, antioxidant activity and osmolyte concentration. *Plant Science.* 163. 1037-1046.

Shao, H. B., Guo, Q. J., Chu, L. Y., Zhao, X. N., Su, Z. L., Hu, Y. C., Cheng, J. F. 2007. Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Colloids and surfaces biointerfaces.* 54(1): 37–45. stress: a review. *Annals of Botany,* 91(2): 179–194.

Tester, M., Davenport, R. 2003. Na⁺ Tolerance and Na⁺ Transport in Higher Plants, *Annals of Botany*, Volume 91, Issue 5, 1 April 2003, Pages 503-527, available at: <https://doi.org/10.1093/aob/mcg058>.

Tindall, H. D. 1983. *Vegetables in the tropics.* AVI. Tolerance in *Aster tripolium* L. *Planta,* 231(3): 583–594.

Valentovič P, Luxová M, Kolarovič L, Gašparíková O. 2006. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two maize cultivars. *Plant soil environ* 52(4):186-191).

Verbruggen, N., Hermans, C. 2008. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids,* 35, 753.

Wang WX, Vinocur B, Shoseyov O, Altman A, 2001. Biotechnology of plant osmotic stress tolerance: physiological and molecular considerations. *Acta Hort* 2001; 560:285-92.

