

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



Fyziologická adaptace rostlin na stres zasolením

Bakalářská práce

Autor práce: Marie Prokopiusová

Obor: Zahradnictví

Vedoucí práce: doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.

© 2019 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Fyziologická adaptace rostlin na stres zasolením" 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 17. 4. 2019

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala doc. Ing. Františku Hnilčkov, Ph.D. za odborné rady, věnovaný čas a ochotu v průběhu celého řešení bakalářské práce.

Fyziologická adaptace rostlin na stres zasolením

Souhrn

Odpovědí rostlin na působení abiotických či biotických stresových faktorů je stresová reakce, která vede ke spuštění obranných mechanismů. Jedním z abiotických stresorů je salinita, která vzniká nejčastěji na půdách s vyšším odparem vody. Rostliny reagují na zvýšenou koncentraci solí v půdě s různou mírou tolerance, glykofyty s nízkou mírou tolerance, vyšší míru vykazují halofyty. Pro přežití v zasoleném prostředí se u rostlin vyvinuly adaptační mechanismy na úrovni evoluční, ontogenetické a modulační. Salinita ovlivňuje fyziologické i biochemické vlastnosti rostlin a je jednou z příčin snižování výnosů zemědělských plodin. Reakce rostlin na zvýšené koncentrace solí, možnosti šlechtění rostlin odolných vůči zasolení i technické možnosti odsolování půdy jsou v centru pozornosti světových vědeckých týmů. Výsledky mnoha studií prezentují negativní dopady salinity na růst a vývoj rostlin, míra poškození je dána rostlinným druhem a vývojovou fází rostliny. Jedním z nejdůležitějších úspěchů je vyšlechtění nového kultivaru pšenice tvrdé, který vykazuje vyšší odolnost vůči zasolení.

Klíčová slova: zasolení, stres, reakce rostlin, tolerance zasolení, metabolismus, zavlažování, odvodnění

Soil salinity as stress factors to a plants

Summary

The response of plants to the effects of abiotic or biotic stress factors is a stress response that leads to the launching of defense mechanisms. One of the abiotic is salinity, which is most often arise on soils wither evaporation. The plants respond to increased salt concentration in soil with varying degrees of tolerance, glycophytes with low tolerance, the halophytes rate higher levels. For survival in environment, the plants have developper a number of adaptation mechanisms. Salinity affects the physiological and biochemical properties of plants and is one of the causes of agricultural crops yield reduction. The response of plants to increased salt concentrations, the possibility of breeding of saline resistant plants and the technical possibility of soil desalination are at the center of attention of world scientific teams. The results of many studies show the negative effects of salinity on plant growth and development, the degree of damage is due to the plant species and the developmental stage of the plant. One of the most important achievements is the cultivation of a new durum wheat cultivar, which has a higher salinity resistance.

Keywords: salinisation, stress, plant reaction, salinity tolerance, metabolism, irrigation, drainage

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíle práce	9
3 Metodika	10
4 Literární rešerše.....	10
4.1 Stres a stresové reakce	10
4.2 Historie a současnost výskytu salinity na Zemi.....	13
4.3 Salinita jako abiotický stresor, příčiny jeho vzniku	15
4.4 Salinita jako abiotický stresor rostlin	18
4.5 Přizpůsobení rostlin zasolení.....	23
4.6 Vliv zasolení na rostliny.....	26
4.7 Šlechtění rostlin na zasolení, antistresová opatření	29
5 Závěr	36
6 Literatura.....	37
7 Seznam použitých zkratk a symbolů	42

1 Úvod

Na povrchu naší planety lze stěží nalézt místo, které by nebylo v menší či větší míře ovlivněno lidskou činností. Lokální problémy jako znečištění malých toků či kontaminace půdy se obvykle mohou řešit na základě rozhodování na úrovni obcí nebo malých územních celků. Problémy regionální pokrývají rozsáhlejší území států nebo částí kontinentů, typickým příkladem je znečištění povrchových vod (velkých toků), znečištění ovzduší z průmyslu, dopravy a výroby elektrické energie. Poškození životního prostředí v důsledku lidské činnosti se však stále více globalizuje. Nejzávažnějším globálním problémem, který vede k porušení rovnováhy celé řady celoplanetárních systémů (včetně degradace a znečištění půdy) je rychlý růst lidské populace.

Lidské činnosti, například odlesňování, mění přirozené podmínky, ke kterým byly organismy přizpůsobeny a vedou ke ztrátě rozmanitosti přírody. Antropogenní zásahy nejen pozměnily přirozenou strukturu půdy, ale ovlivnily významně i její fyzikální a chemické vlastnosti či schopnost regenerace. Rozsáhlé oblasti zemědělské půdy ohrožuje eroze. S nárůstem lidské populace se rozšiřuje nejen obdělávaná zemědělská plocha, ale i plocha zastavěná lidskými sídly a průmyslovými podniky, zvyšuje se těžba surovin, přibývá skládek odpadů.

Zvyšující se nároky na produkci potravin vedou k vyšší zátěži dostupné zemědělské půdy. Nadměrné hnojení, používání pesticidů či nevhodné obhospodařování vedou k úbytku nebo snižování kvality orné půdy. Voda používaná k zavlažování je vždy slabým roztokem mnoha solí. Při nadměrném zavlažování zejména v teplých oblastech dochází postupně ke zvyšování koncentrace solí a k jejich hromadění v půdě. V pouštních a polopouštních oblastech často dochází vlivem nadměrného zavlažování zemědělské půdy ke změně chemických vlastností a ke vzniku salinity. Takto zasolené půdy výrazně omezují u mnoha kulturních plodin růst a snižují jejich výnosy.

Je zřejmé, že se tlak na zvýšení světové produkce potravin bude během následujících několika desetiletí ještě podstatně zvyšovat. Půda, která je v současné době využívána k produkci potravin, je daleko kvalitnější než půda, která zatím kultivována není. Kvalitní voda je v mnoha zemích stále vzácnější, neboť si stále více konkurují domácnosti, průmysl i zemědělství. I když existuje řada způsobů, jak se zemědělskou půdou šetrně zacházet, efektivně využívat hnojiva, pesticidy i závlahovou vodu a uplatňovat pěstování velmi produktivních plodin, bude produkce potravin v následujícím období jedním z hlavních problémů lidstva i příčinou devastace přírody.

Odborníci z vyspělých i rozvojových zemí se domnívají, že rozpor mezi růstem populace a zvyšující se potřebou potravin by mohly vyřešit nové technologie. Zvýšila by se výživová hodnota a životní úroveň obyvatel zejména rozvojových zemí, které by mohly pěstovat své tradiční či nové plodiny na příliš suchých nebo závlahami zasolených půdách, navíc by tyto plodiny byly odolné proti škůdcům. Tím by se mohlo zabránit kácení lesů a pralesů z důvodu získávání nové půdy pro zemědělství.

2 Cíle práce

Salinita (stres zasolením) je jedním z hlavních omezujících faktorů životního prostředí rostlin. Její vliv na rostliny je buď primární, nebo sekundární. Primární vliv je způsoben zvýšenou koncentrací sodíkových iontů v prostředí. Sekundární působení na rostliny způsobuje vodní deficit, osmotický a oxidativní stres. Obě formy působení na rostliny jsou pozorovatelné ve změně metabolismu, omezením produkce, ale také zkrácením vegetace, včetně předčasného odumření rostlin. Rostliny si proto vyvinuly řadu mechanismů, jimiž se snaží negativní vliv zasolení eliminovat či tolerovat.

Cílem bakalářské práce je:

- a) popsat základní principy stresu a obranných reakcí u rostlin, především zelenin, ovocných a okrasných druhů,
- b) uvést vznik zasolení a obranné reakce, odolnost rostlin vůči tomuto stresoru,
- c) popsat opatření vedoucí k eliminaci negativního vlivu zasolení.

3 Metodika

Bakalářská práce je řešena formou literárního přehledu. Nosným tematickým celkem je vliv zasolení na fyziologické charakteristiky zeleninových, ovocných a okrasných druhů rostlin a toleranci rostlin vůči tomuto stresovému faktoru. V práci je dále pozornost zaměřena na obecnou koncepci stresu a obecné stresové reakce rostlin, ale také na konkrétní mechanismy tolerance rostlin k salinitě, ekologické aspekty salinity a opatření vedoucí k eliminaci negativního vlivu zasolení.

4 Literární rešerše

4.1 Stres a stresové reakce

U všech živých organismů dochází k situacím, kdy vlivem vnějších či vnitřních faktorů dochází k narušení rovnovážného stavu organismu a na tuto situaci organismus nějakým způsobem reaguje. Obecně je stres (angl. stress = napětí, namáhání, tlak) definován jako funkční stav živého organismu, kdy je tento organismus vystaven mimořádným podmínkám (stresorům), a jeho následné obranné reakce, které mají za cíl zachování homeostázy a zabránit poškození nebo smrti organismu (Linhart et al. 2002).

Rostlinný stres je stav, kdy rostlina roste v neoptimálních růstových podmínkách, které na ni zvyšují nároky. Mahajan & Tuteja (2005) uvádí, že stres je často způsoben nedostatkem nebo naopak nadbytkem nějakého faktoru. Účinky stresu mohou vést k nedostatkům v růstu, výnosu plodin, trvalému poškození nebo smrti.

Stresové faktory rostlin jsou převážně rozděleny do dvou hlavních skupin označovaných jako abiotické a biotické faktory. Různé abiotické stresory zahrnující činitele vnějšího prostředí způsobují změny v rostlinných procesech na všech úrovních organizace morfologické, fyziologické, biochemické a molekulární (Sairam & Tyagi 2004). Biotické faktory jsou jiné organismy (např. patogeny a škůdci), které sdílejí životní prostředí a jsou v interakci s rostlinami (Mosa et al. 2017).

Stres jako běžná součást života všech organismů vede k vytváření obranných mechanismů. U živočichů je jedna z nejčastějších reakcí na stres útěk, rostliny tuto možnost nemají a musí vyvinout efektivní obranné mechanismy včetně schopnosti adaptace či regenerace. Podle Piterkové et al. (2005) lze mechanismy odolnosti proti stresoru obecně rozdělit do dvou kategorií. Prvními jsou mechanismy zabráňující tomu, aby byla hostitelská rostlina vystavena

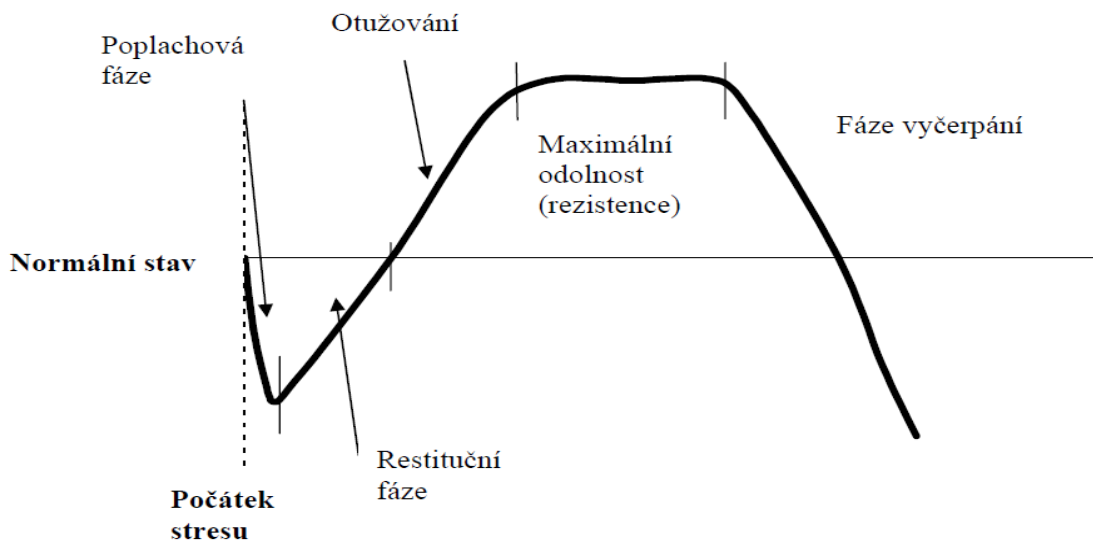
stresu (avoidance mechanismus). Tento způsob obrany zahrnuje mechanickou bariéru rostlin, která má převážně pasivní a dlouhodobý charakter (např. silná kutikula na listech, výrazná impregnace buněčných stěn, rezervoáry vody a řada organických látek). Druhou skupinu obranných mechanismů tvoří tzv. aktivní obrana rostlin (tolerance mechanismus), která omezuje negativní dopad stresorů až po jejich proniknutí k plazmatické membráně buněk a do symplastu. Průběh a výsledek stresové reakce závisí jednak na intenzitě a délce působení stresového faktoru, jednak na rostlině samotné (stadium vývoje, vitalita, genotyp, adaptační schopnosti).

Důležitá je rychlost adaptačního procesu, pozitivnější výsledky se dostávají při adaptaci pozvolnější. V průběhu působení abiotických stresových faktorů lze v některých případech pozorovat přechodné zvýšení odolnosti, tzv. aklimaci (Bláha et al. 2011).

Podle Bláhy et al. (2011) dochází v takovém případě ke spuštění řetězce změn, označovaného jako stresová reakce. Průběh a výsledek stresové reakce závisí jednak na intenzitě a délce působení stresového faktoru, jednak na rostlině samotné (stadium vývoje, vitalita, genotyp, adaptační schopnosti). Důležitá je rychlost adaptačního procesu, pozitivnější výsledky se dostávají při adaptaci pozvolnější. V průběhu působení abiotických stresových faktorů lze v některých případech pozorovat přechodné zvýšení odolnosti, tzv. aklimaci.

Kosová et al. (2014) uvádí, že se stresové reakce, které se spouští v důsledku působení stresoru s cílem přežít, rozdělují do několika fází (obr. 1). Na počátku působení stresového faktoru dochází k narušení buněčných struktur a funkcí (poplachová fáze). Pokud intenzita působení stresoru není letální, dochází k mobilizaci kompenzačních mechanismů (restituční fáze), které směřují ke zvýšení odolnosti rostliny (fáze rezistence). Zvýšení odolnosti a opětovné ustavení homeostáze bývá obvykle dosahováno jen za cenu dodatečných energetických nákladů, především na syntézu specifických enzymů a metabolitů. I některé další změny v metabolismu zajišťující vysokou odolnost bývají často provázeny snížením rychlosti získávání nových zdrojů hmoty a energie, a tedy snížením rychlosti tvorby biomasy. V odolnosti rostlin k působení rizikových prvků existují značné rozdíly nejen mezi druhy, ale i uvnitř téhož druhu. Zvýšení odolnosti nemusí mít trvalý charakter. Při dlouhodobém a intenzivním působení stresového faktoru může být vystřídáno dalším poklesem (fáze vyčerpání). Fáze přežití – rostlina se vyrovnává s působením stresu díky zvýšené odolnosti, která může být přechodná nebo trvalá (příkladem adaptace mohou být průduchy na horní straně listů vodních rostlin).

Obr. 1. Fáze stresové reakce



Zdroj: www.petrsoudek.eu/fytoremediace.htm

Velká variabilita reakcí rostlin na působení vnějších a vnitřních podmínek neumožňuje přesně definovat hranici, kdy dochází ke spouštění obranných reakcí. Rozpětí jednotlivých faktorů, interval mezi minimální a maximální přípustnou hodnotou jevu, je označován jako ekologická valence faktoru. Optimum označuje hodnotu faktoru, při kterém se rostlina vyvíjí nejlépe (Bláha et al. 2011).

Z hlediska obecně biologického působí stresor na různých úrovních rostliny a v různých časových dimenzích:

- Na úrovni organely a aktivity jejích enzymů se jedná o změny řádově ve zlomcích sekund, které stačí na podstatné ovlivnění funkcí organely.
- Na úrovni buňky či pletiva se jedná většinou o období hodiny až týdne, které je nezbytné pro podchycení a změření reakce rostliny.
- Na úrovni individuální rostliny se konečný efekt měří většinou po delším časovém úseku, obvykle po roce (životním cyklu, nebo vegetačním období rostliny).

Působení stresorů může vést k modifikaci či mutaci. Modifikace je definována jako nedědičná fenotypická změna, která trvá do vyznění příčiny, jež ji způsobuje. Rostlina například mění habitus pod vlivem vnějších podmínek (někdy vznikají bizarní tvary rostlin, např. vlajkové tvary stromů), ale její potomstvo má původní tvar těla. Mutace je trvalá genetická změna předávaná na potomstvo. Může být způsobena i tlakem vnějšího prostředí,

který je tak velký, že původní fyziologický stav rostliny již není výhodný pro dané prostředí (Bláha et al. 2011).

Dle Kosové et al. (2014) lze rozdělit protistresová opatření na 3 typy:

- Evoluční adaptace – je geneticky fixována, jde o dědičná uzpůsobení, která umožňují se stresu úplně vyhnout. Byla vytvořena a je udržována evolucí, resp. přírodním výběrem, který je jedním z mechanismů fungujícím v evoluci. Jde např. o typ a rozmístění průduchů, typ metabolismu, schopnost tvorby sekundárních látek.
- Ontogenetická adaptace – není geneticky fixována (v genech je pouze schopnost adaptaci uskutečnit), uzpůsobení je možno během ontogeneze ještě nějak ovlivnit. Jde např. o velikost listové plochy. Změny jsou pomalé a rostlina jimi nedokáže reagovat na aktuální podmínky příliš rychle.
- Modulační adaptace – okamžité změny, např. otevírání či zavírání průduchů, natočení listů, změny koncentrací různých látek.

4.2 Historie a současnost výskytu salinity na Zemi

Salinita vyvolaná zavlažováním nepříznivě ovlivňovala zemědělskou produkci od nepaměti. Zasolením půdy trpěly již první lidské civilizace před mnoha tisíci lety v oblasti Mezopotámie, dnešní jižní části Iráku, nebo podél řek v jižní části Indie. Dolní část Mezopotámie byla osídlená prvními obyvateli provozujícími jednoduché zemědělství již před více než 7 000 lety. Už od prvních trvalých osídlení užívali závlahy. Protože půdy na náplavách Eufratu a Tigridu měly zasolené horizonty, užívání výtopové závlahy vyneslo soli až k povrchu a v konečné fázi zasolení se tyto půdy staly neúrodnými (Kutílek 2012).

V současnosti však dosáhla v některých zavlažovaných oblastech alarmujících rozměrů (Qadir et al. 2014). Klimatické podmínky spolu s činností člověka a typem krajiny určují místa, na kterých se sůl na Zemi akumuluje. Rengasamy (2010) uvádí, že na celém světě je více jak 800 milionů hektarů půdy postiženo zasolením, přičemž primární salinita (přírodní) byla hlášena z více než 100 zemí světa, sekundární salinita (salinizace vyvolaná zavlažováním) vzrůstá v mnoha významných regionech produkujících potraviny. Sekundární salinizace výrazně vzrůstá vlivem substituce celoroční vegetace ročními plodinami (Munns 2005).

Podle Gupty & Huanga (2014) je více než 20 % obdělávané půdy na celém světě ovlivněno solným stresem a množství se zvyšuje den ze dne. Jedná se zejména o oblasti mezi rovníkem a středními zeměpisnými šířkami, největší plochu zasolených půd má Austrálie, Afrika, Latinská Amerika a země Blízkého a Středního východu. Salinita zavlažovací vody je podle Shannon & Grieve (1998) jedním z problémů, protože zasolení snižuje růst a výnos většiny plodin. Podle těchto autorů vedl neuvážený způsob hospodaření s vodou v některých oblastech k ekologickým katastrofám, např. v důsledku velkého odčerpávání vody z řek ústících do Kaspického moře a Aralského jezera pro závlahy, začaly tyto vodní plochy vysychat. Zároveň došlo k zasolování půd nevhodným závlahovým systémem.

Podle Kutílka (2012) nepromyvný systém zavlažování vede k jednostrannému toku vody a iontů směrem k povrchu, výsledkem je zasolení svrchních vrstev půdy. Rovněž velmi slabé dávky závlahové vody aplikované postřikem, Voda v těchto oblastech obsahuje vyšší koncentraci soli a vede také k zasolování půdy. V aridních oblastech zavlažují z hlubokých studen, kde je voda bohatá na soli. Klasické závlahy výtopou (voda stojí na pozemku po delší dobu) a brázdovým podmokem, které vedou k výraznému nárazovému převlhčení půdy a ke zbytečným ztrátám vody do podloží, se praktikují na většině území trpících nedostatečnou půdní vlhkostí kvůli nízkým ročním srážkám, a to již od 450 mm níže.

Při absenci vhodných technologických zásahů se očekává, že ztráty v zemědělské produkci způsobené salinitou odhadované na 12 miliard USD v následujících desetiletích podstatně vzrostou (Shabala 2013).

V České republice činí výměra slabě zasoleného území asi 6600 hektarů (0,2 %) zemědělské půdy. Zasolení rozsáhlejších ploch půd není u nás příliš aktuální (větší část území je pod vlivem humidního klimatu) a potenciálně se dotýká pouze půd zavlažovaných a dále pozemků kolem komunikací ošetřovaných v zimním období solením (příp. ploch v okolí manipulačních prostor a skládek posypových materiálů). Naopak množství solí v půdách kolem komunikací stále stoupá a projevuje se mj. ústupem mnoha druhů a současně zvýšeným výskytem slanomilných druhů rostlin (např. *Puccinellia distans*) na krajnicích. Malý podíl zasolených půd se vyskytuje na jižní Moravě a roztroušeně v okolí minerálních pramenů. Botanicky a krajinářsky je nejcennější lokalita SOOS u Františkových Lázní. Minerální prameny křemelinu prosytily Glauberovou solí ($MgSO_4$) a dalšími sírany, které za suchého počasí a nižší hladiny spodní vody krystalují na povrchu v podobě barevných výkvětů. Zkušenosti se vznikem zasolených půd má i Slovensko, kde v minulém století došlo odvodněním Východoslovenské nížiny k zasolení půdy a k narušení celého ekosystému. Následně se s mimořádnými náklady začala půda opět zavodňovat (Bláha et al. 2011).

4.3 Salinita jako abiotický stresor, příčiny jeho vzniku

Pojem salinita je definován jako míra zasolení půdy vznikající nežádoucím zvýšením obsahu rozpustných solí v půdě, která vede ke zhoršení fyzikálně-chemických vlastností půdy a sekundárně tak působí na omezování příjmu vody z půdního roztoku rostlinami. Salinita je sama o sobě známkou dehydratace půdy (Munns 2005).

Ashraf et al. (2002) definují salinitu jako přítomnost elektrolytických minerálních látek v půdě a vodě v koncentracích, které jsou škodlivé pro mnoho plodin. Salinita půdy či vody může zejména v suchých a polosuchých oblastech vážně poškodit produkci plodin. Škodlivé účinky salinity na růst rostlin jsou spojeny s nízkým osmotickým potencionálem půdního roztoku (vodní stres), nutriční nerovnováhou, specifickým iontovým efektem (solný stres), nebo kombinací těchto činitelů.

Salinita je jedním z nejvýznamnějších chemických faktorů ovlivňujících kvalitu půdy. Zasolené půdy lze obecně charakterizovat jako ovlivněné přítomností vysoké koncentrace elektrolytu nebo extrémními hodnotami pH půdy, ve kterých je zvýšená koncentrace sodíku, se rozdělují do dvou kategorií, a to na půdy alkalické a slané. Alkalické půdy se vyznačují vysokými koncentracemi sodných kationtů a uhličitanových aniontů, mají vysoké pH (vyšší než 8,5 a může dosahovat až hodnot 10,8). Ve slaných půdách, stejně jako v alkalických, dominují sodné kationty, ale převažujícími anionty jsou zde chloridové a síranové. Tyto extrémní podmínky omezují růst většiny rostlin a slouží jako prostředí pouze pro druhy označované jako halofytní. Nejvíce halofytních druhů najdeme v čeledi *Chenopodiaceae* (přibližně 550 druhů), dále pak v čeledích *Poaceae*, *Fabaceae* a *Asteraceae* (Mořková et al. 2014).

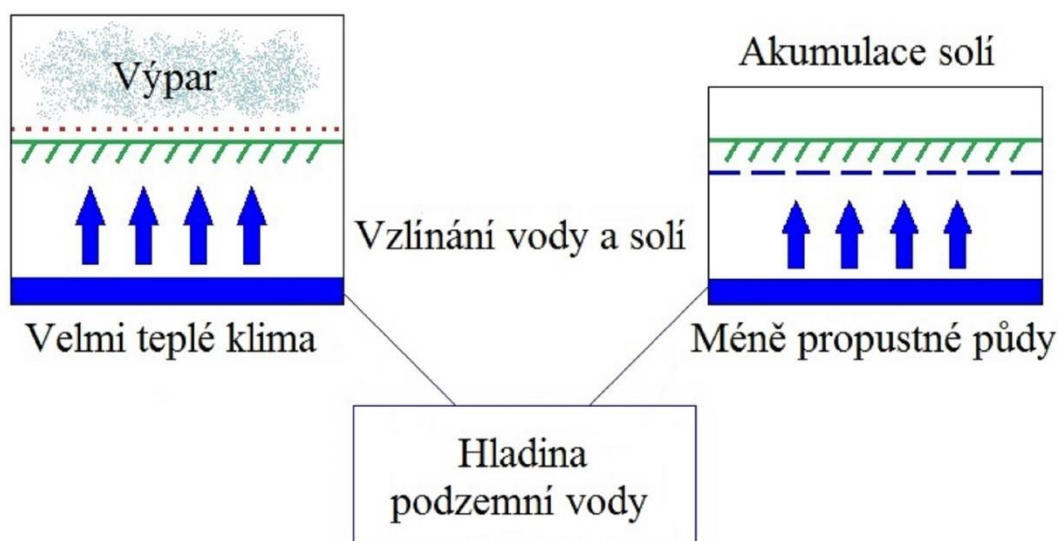
Vysoká salinita půdy a vysoký stupeň nasycení sorpčního komplexu sodíkem mohou značně ovlivnit fyzikálně-chemické, chemické a biologické vlastnosti půdy a snižovat její úrodnost. Zasolení půdy vzniká akumulací rozpustných solí, přirozeně se tento jev vyskytuje v aridním prostředí. Podle druhu obsažených solí lze rozlišovat půdy s vysokými koncentracemi draselných (K^+), hořečnatých (Mg^{2+}), vápenatých (Ca^{2+}), chloridových (Cl^-), síranových (SO_4^{2-}), uhličitanových (CO_3^{2-}), hydrogenuhličitanových (HCO_3^-) a sodných (Na^+) iontů (Khaled & Fawy 2011). Při výstupu podzemních vod k povrchu půdy a následném vypařování krystalizuje sůl v půdě nebo na jejím povrchu. Dále může k zasolování docházet při zavlažování zemědělsky využívaných ploch vodou, která má vysoký obsah rozpuštěných látek. Voda se ze zavlažovaných oblastí odpařuje, ale soli a jiné látky zůstávají, což způsobuje

zasolování půd (<http://eagri.cz/public/web/mze/puda/ochrana-pudy-a-krajiny/degradace-pud/zasolovani-pudy/>).

Zasolení půd vzniká, jak uvádí Kutílek (2012), jako důsledek působení přírodních (klimatických či půdních) a antropogenních podmínek, kdy výpar vody převažuje nad srážkami. Koncentrace solí se mění v půdě v průběhu roku v závislosti na srážkách a teplotě. Salinizace souše nastává zejména tam, kde došlo k odstranění nebo ztrátě přirozené vegetace a k jejímu nahrazení plodinami a pastevními rostlinami, které mají mělké kořeny. To vede k tomu, že se do systému podzemních vod dostává více vody. Podzemní voda v nízko položených oblastech poté stoupá blíže k povrchu (obr. 2). Nese rozpuštěné soli z půdy a podloží, kterými prostupuje. Jak stoupá slaná podzemní voda blíže k povrchu (do 2 metrů), dostává se do místa kořenění rostlin. I v případě, že podzemní voda nenese mnoho solí, může už samotné podmáčení místa kořenění rostlin vegetaci poškodit nebo zahubit.

Obr. 2. Vztlínání podzemní vody a solí

Zasolování



Zdroj: Autor

Čím více klesají celoroční srážky pod 450 mm, tím blíže povrchu se objevuje zasolený horizont, protože tím více převažuje vztlínání vody k povrchu nad promýváním směrem dolů. Objevuje se tak typ půdy solončak. Zasolení bývá ve výrazném typu semiaridního až aridního pásu tak intenzivní, že soli vykvétají na povrchu ve formě bělavého poprašku a někdy

až vrstvičky, jako když se v zimě objeví jinovatka. Jsou to soli sodíku, hořčíku a vápníku, nejčastěji ve formě chloridů, síranů a uhličitanů, obzvláště nepříznivá je větší přítomnost solí sodíku, protože Na^+ způsobuje neobyčejně silné bobtnání a smršťování půdy. Také půdní reakce je u těchto půd s vysokým obsahem výměnného Na^+ , a také případně K^+ silně alkalická. Huminové látky jsou proto snadněji rozpustné ve vodě a pak jsou vyluhované ve vlhčím prostředí nebo po závlaze. Zbývající minerální materiál je tím pádem vybělený, až může vzniknout eluviální horizont a pod ním obohacený natrický horizont, ve kterém bývají tmavé skvrny akumulovaných huminů. Natrický horizont je extrémně nepropustný a má nepříznivý vliv na vegetaci jak mechanicky, tak chemicky (Kutílek 2012).

Kromě původního zasolení je velmi alarmující druhotné zasolování působením lidské činnosti, jak uvádí Bláha et al. (2011), největší rozsah zasolení je způsoben závlahovou činností. Akumulace soli v ornici po závlahách bývá nejčastěji sodnými solemi schopnými alkalické hydrolyzy a nikoli neutrálními sodnými solemi, které jsou běžné v přírodních pouštích. Jiným příkladem zasolování pozemků vlivem lidské činnosti je migrace soli v roztocích ze spodních vrstev k povrchu po odlesnění krajiny. Náhradní porost není schopný odčerpávat tolik vody jako les, vyvzlínaná voda se vypařuje a soli se akumulují u povrchu půdy. K zasolení půd činností člověka dochází také lokálně při přehnojení či zasolení u silnic.

Stupeň zasolení se podle Kutílka (2012), stanovuje jako hodnota elektrické vodivosti označovaná EC. Vhodnost použití vody vzhledem k míře salinity uvádí tab. 1. Půda není zasolená, když je její EC pod 2 dSm^{-1} v kořenové zóně, obvykle uvažované ve svrchních 60 cm půdy. V hlubších horizontech je hranice dvojnásobně vyšší, tedy 4 dSm^{-1} . Půda je středně zasolená při hodnotě 4 až 8 dSm^{-1} . Podle USDA (U. S. Department of Agriculture Salinity Laboratory), slané půdy mohou být definovány jako půdy, jejichž půdní roztok má elektrickou vodivost 4 dSm^{-1} a vyšší. Hodnoty kolem 4 dSm^{-1} odpovídají přibližně koncentraci 40 mM NaCl (Mořková et al. 2012).

Tab. 1. Možnosti použití vody vzhledem k elektrické vodivosti

Rozsah EC	Míra salinity	Vhodnost použití vody
Pod 300	Nízká	Může být použita pro většinu plodin na většině půd všemi způsoby aplikace vody. Malá pravděpodobnost, že se bude vyvíjet problém zasolení
300 - 800	Střední	Může být použita, pokud dojde k mírnému vyluhování. Rostliny se střední tolerancí soli mohou být pěstovány, obvykle bez speciálních postupů pro kontrolu slanosti.
800 – 2500	Vysoká	Nelze použít na půdách s omezenou drenáží. Musí se zvážit tolerance solí rostlinami, které mají být zavlažovány
2500 – 5800	Velmi vysoká	Není vhodná pro zavlažování za běžných podmínek. Je třeba zvolit plodiny tolerantní vůči soli
Nad 5800	Extremně vysoká	Občasné nouzové použití pro plodiny tolerantní vůči soli na propustných dobře odvodněných půdách

Zdroj: vytvořeno podle <http://agriculture.vic.gov.au/>

4.4 Salinita jako abiotický stresor rostlin

Salinita je jedna z nejtěžších ekologických zátěží, která negativně ovlivňuje produktivitu plodin po celém světě. Jako příklady lze uvést snížení klíčivosti, retardace růstu, potlačení rozvoje nadzemní biomasy, zvýšení intenzity dýchání, iontová toxicita, ale také změny v distribuci živin (Bazrafshan & Ehsanzadeh 2014). To, jak je rostlina schopna tolerovat stres, závisí na několika faktorech, a to intenzitě stresu, délce působení a orgánu, na který stres působí (Ahmad & Prasad 2012; Taiz et al. 2015).

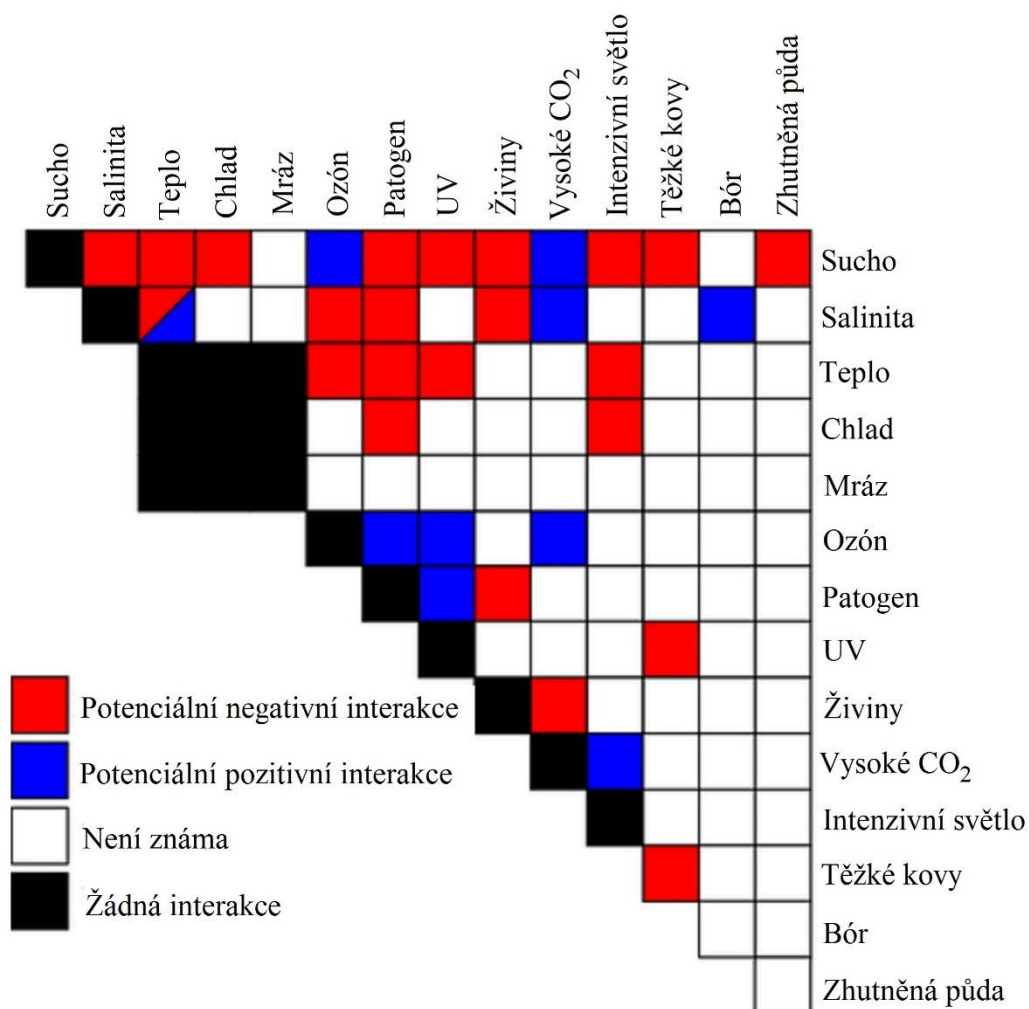
Reakce, kterou salinita u rostlin vyvolává, je velmi komplexní a zahrnuje změny v jejich morfologii a fyziologii (Masood et al. 2012). Reakce plodin na salinitu je druhově specifická a je závislá také na faktorech prostředí, jako je vlhkost, teplota, vítr, světlo a znečištění ovzduší.

Tolerance zasolení může mít rozsáhlejší důsledky, protože transgenní rostliny tolerantní vůči soli jsou často také odolné vůči dalším stresovým faktorům, včetně chladu, mrazu, teple a suchu (Zhu 2001). Jak uvádí Suzuki et al (2014) přírodní prostředí se velmi liší od kontrolovaných podmínek používaných v laboratořích a často zahrnuje současné vystavení

rostlin více než jednomu stavu abiotického nebo biotického stresoru, jako je kombinace sucha a tepla, sucha a chladu, salinity nebo jakékoli z hlavních abiotických stresorů v kombinaci s infekcí patogenem.

Reakce rostlin na kombinace dvou nebo více stresových podmínek je jedinečná a nemůže být přímo extrapolována z odezvy rostlin na každý z různých stresů aplikovaných individuálně. Současný výskyt různých stresorů má navíc za následek vysoký stupeň složitosti odpovědi rostlin, protože reakce na kombinované stresy jsou do značné míry kontrolována různými a někdy protichůdnými signálními cestami, které se mohou vzájemně ovlivňovat a vzájemně se inhibovat (obr. 3).

Obr. 3. Interakce kombinovaných stresů



Zdroj: Mittler & Blumwald (2010)

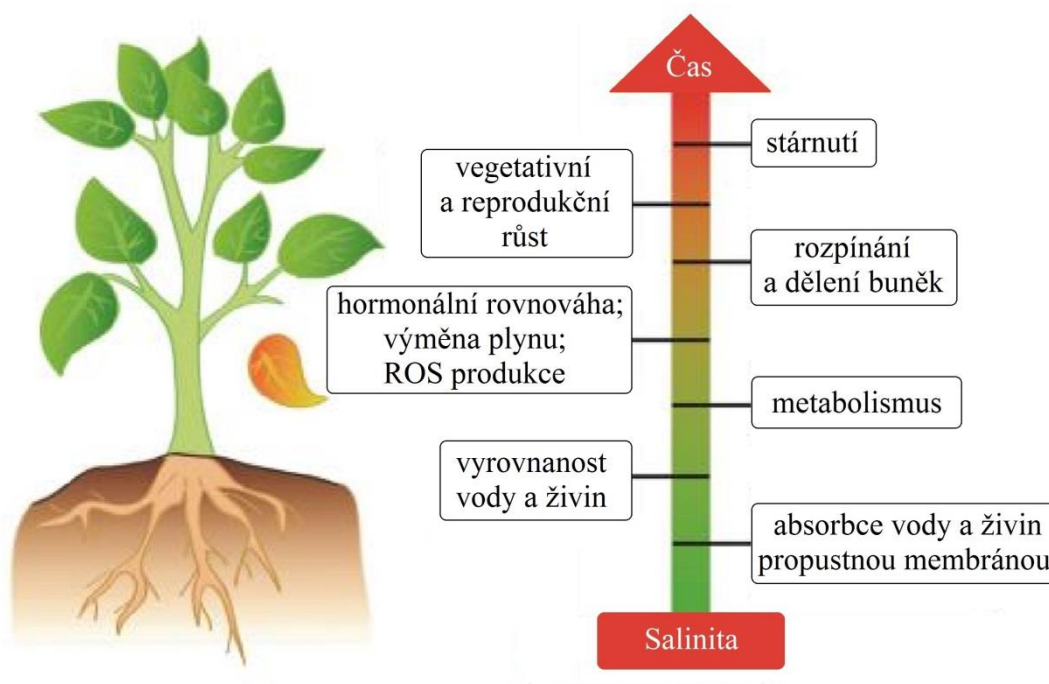
Různé kombinace potenciálních environmentálních stresů, které mohou ovlivnit plodiny v polních podmínkách, jsou zobrazeny ve formě matrice. Matice je barevně označena pro označení kombinací napětí, které byly studovány s řadou plodin, a jejich celkový vliv na růst a výnos rostlin (Mittler & Blumwald 2010).

Podle Bala (2000) jsou abiotické stresory jako sucho, salinita a nízká teplota hlavními faktory omezujícími růst a produktivitu plodin. Stres vede ke změnám v buněčném cyklu, buněčném dělení, změnám v endomembránovém systému a v architektuře buněčné stěny a následně ke změnám v růstu rostliny (Jenks & Hasegawa 2005).

Je-li v půdě vysoký obsah NaCl, dochází i ke sníženému příjmu minerálních živin, čímž klesá produkce biomasy, interakce solí s minerály může vyústit v celkovou nerovnováhu živin, a nakonec smrt rostlin v důsledku zastavení růstu a poškození molekul (Sairam & Tyagi 2004). Škodlivě působí na rostlinná pletiva také sodík, chlór a bor, a dále nevyrovnanost koncentrací solí cizích a případně toxických prvků k prvkům patřícím k základním živinám (Kutílek 2012). Vlivem solí v půdě jsou kořeny méně vyvinuté, dochází k jejich poškozování za vzniku nekrot, které vedou až k uhynutí dané části kořene.

Vedle kořenového systému jsou narušeny i nadzemní orgány rostliny. Bláha et al. (2011) uvádí, že u dřevin poškozených nadbytkem soli raší opožděně pupeny a tvoří se zakrnělé letorosty. Semenačky a mladí jedinci jsou k zasolení citlivější než dospělí jedinci. Navíc jsou mladé rostliny s povrchově rozprostřenými kořeny vystaveny většímu nebezpečí, protože ve svrchních vrstvách půdy bývá také obsah solí nejvyšší. Listy rostlin zůstávají malé. V pupenech, vzrostlých vrcholech a na okrajích listů odumírají skupiny buněk a vznikají tak nekrózy. U většiny rostlin se hromadí soli v listech a jsou vylučovány sekrecí na povrch těla. V případě, že je koncentrace soli příliš vysoká a dosáhne toxické úrovně, dochází v rostlině k senescenci (předčasný opad listů) a tím snížení plochy listů a fotosyntézy. Listy žloutnou a usychají již během vegetačního období, a nakonec hynou i celé velké části prýtů. Obr. 4 znázorňuje fyziologické změny ve vývoji a metabolismu rostlin rostoucích v zasolené půdě.

Obr. 4. Fyziologické změny rostlin rostoucích v zasolené půdě



Zdroj: Prisco et al. (2016)

Nadbytečná koncentrace solí v půdě vede k osmotickému efektu, kdy soli obsažené v půdní vodě ve vyšších koncentracích způsobují vzrůst potenciálu půdní vody, tedy energii, kterou je voda upoutána v půdě, a průtok vody z půdy do kořínku je zpomalený proti průtoku vody obsahující jen malé koncentrace solí. Tím dochází ke zpomalení růstu a rostlina může vadnout podobně, jako kdyby silně poklesla vlhkost půdy (Kutílek 2012).

Akumulace sodíkových iontů v listech vede u běžných rostlin k méně efektivní fotosyntéze a k nízké asimilaci uhlíku, která má vliv na obsah škrobu v zrnech a jejich celkový výnos. U rostlin pšenice (*Triticum* sp.) se při zasolení sníží vodivost průduchů, čímž je limitována i fotosyntéza. Kromě uzavírání průduchů je intenzita fotosyntézy také závislá na množství chlorofylů, jestliže jsou rostliny hnojeny amonnou formou dusíku na zasolených půdách, dochází ke snižování obsahu chlorofylů. U obilovin je přírůstek zelené hmoty salinitou omezován více než výnos obilok. U ječmene (*Hordeum* sp.) v průběhu růstu odolnost vzrůstá, zatímco u kukuřice klesá, salinita půdy je v nízkých koncentracích schopna způsobit ztrátu až 50 % na výnosu u kukuřice (*Zea mays*). Při mírné koncentraci může způsobit i 50 % ztrátu na výnosu ovsa (*Avena sativa*), pšenice, žita a ječmene (Temel & Gozukirmizi, 2015).

Kromě fyziologických změn je salinita v rostlinách zodpovědná za tvorbu reaktivních forem kyslíku (ROS), které vedou u rostlin k porušení oxidační rovnováhy a jsou příčinou oxidačního stresu rostlin. Nejčastějšími formami v rostlinných buňkách jsou volné radikály jako superoxid ($O_2^{\cdot-}$), hydroxylový radikál (OH^{\cdot}), perhydroxylový radikál (HO_2^{\cdot}) a peroxid vodíku (H_2O_2). Nadměrná produkce ROS způsobuje v rostlinných pletivech nezvratná metabolická poškození včetně ovlivnění fotosyntézy a syntézy bílkovin. Na druhou stranu ROS fungují jako klíčový prvek signální kaskády vedoucí k uzavření průduchů (Zhani et al. 2012).

Akumulace některých organických rozpuštěných látek známých jako osmoprotektanty, které chrání membrány a makromolekuly při nedostatku vody, je běžná metabolická adaptace, která se nachází v různých taxonech. Tyto látky chrání proteiny a membrány před poškozením vysokými koncentracemi anorganických iontů. Mnoho hlavních plodin postrádá schopnost syntetizovat speciální osmoprotektanty, které jsou přirozeně akumulovány organismy tolerantními vůči stresu (Bala 2000). Účinným osmoprotektantem je glycinbetain nalezený např. u halofytních rostlin čeledi *Poaceae* a *Chenopodiaceae*. Glycinbetain je syntetizován v chloroplastech a pomáhá chránit rostliny proti dehydrataci. Velmi významným osmoprotektantem je aminokyselina prolin, jak uvádí Motřková et al. (2014). Rostliny produkují a akumulují prolin jako odpověď na abiotický stres (vodní deficit, zasolení, prudké změny teplot).

V neposlední řadě se ukazuje, že produkci prolinu zvyšuje i stres vyvolaný těžkými kovy. Prolin u rostlin mimo jiné reguluje množství využitelného dusíku. Vyskytuje se v cytosolu buněk a významně přispívá k vyrovnávání osmotického tlaku, má funkci ve stabilitě membrán a zmírňuje účinky NaCl na buněčné membrány, chrání buňku před oxidačním poškozením, váže reaktivní formy kyslíku. Nezanedbatelnou reakcí rostliny na zasolené prostředí je tvorba stresových proteinů. Jedná se o induktivní enzymy, které zvyšují syntézu osmoticky aktivních látek a dále jsou to např. specifické proteiny – dehydriny, skupina asi dvaceti stresových proteinů nutných pro přežití rostliny při silné dehydrataci. Nově vytvářejí při nedostatku vody v buňkách, jsou prakticky totožné s proteiny, které se hromadí při normálním (tedy nestresovém) procesu dozrávání a zasychání embrya v dozrávajících semenech, které se tvoří při procesu dozrávání a zasychání embrya semen. Tvorba dehydrinů je závislá na zvýšené koncentraci kyseliny abscisové (Close 1996).

Na regulaci růstu a vývoji rostlin se zásadně podílejí nízkomolekulární látky zvané fytohormony. Auxiny ovlivňují stimulaci buněčného dělení, dlouhivý růst stonků, větvení kořenů, apikální dominance, fototropismus, geotropismus nebo zrání plodů. Cytokininy

se podílejí na regulaci buněčného dělení, klíčení semen, tvorby laterálních pupenů, stárnutí rostlinných pletiv. Gibereliny regulují indukci klíčení semen přerušením jejich dormance (období vegetačního klidu), indukci kvetení a taktéž indukci dlouhivého růstu stonku zvýšením intenzity buněčného dělení. Kyselina abscisová (ABA) je fytohormon regulující vývojové a metabolické procesy. Důležitou regulační funkci má ABA za stresových podmínek, tj. sucha, chladu, nevhodných osmotických podmínek a imisí, což se projevuje několikanásobným zvýšením její endogenní hladiny. Brassinosteroidy (BR) představují skupinu rostlinných hormonů, podílejí se zejména na stimulaci růstu rostlin i dělení buněk, růstu mladých vegetativních pletiv, indukují kvetení, zrání plodů, klíčení semen, tvorbu a růst kořenů, zvyšují rezistenci rostlin proti abiotickému i biotickému stresu. Kyselina jasmonová a její deriváty, souhrnně nazývány jasmonáty, se významně podílí na regulaci růstu rostlin při změně stávajících vnějších nebo vnitřních podmínek. Vznikají oxidací lipidů a stimulují obranný a adaptační mechanismus rostlinného organismu (Podlešáková et al. 2012).

4.5 Přizpůsobení rostlin zasolení

Druhy rostlin se liší ve svých reakcích na fyziologické podmínky. Zatímco rostliny tolerantní vůči soli mají schopnost vyrovnat se s relativně vysokou úrovní slanosti půdy, citlivé rostliny nejsou schopny růst za stejných podmínek slanosti (Munns & Tester 2008). Na bázi adaptivního vývoje mohou být rostliny klasifikovány zhruba do dvou hlavních skupin: halofyty (snáší bez poškození zasolení půdy) a glykofyty (nejsou schopny přežít v prostředí se zvýšenou slaností). Halofyty jsou rostliny, které mohou přežít a rozmnožovat se v prostředí s vysokou koncentrací soli (200 mM NaCl), tyto rostliny tvoří asi 1 % světové flóry (Patane et al. 2012).

Hasegawa et al (2000) předpokládají, že hlavní rozdíl mezi halofyty a glykofyty spočívá v tom, že halofyty jsou schopny odolat solnému šoku, tedy efektivněji regulovat tok sodíku v koordinaci s růstově řízenými procesy jak na úrovni buňky, tak v celé rostlině. To jim umožňuje, oproti glykofytům, rychleji dosáhnout nového metabolicky stabilního stavu a pokračovat v růstu i ve stavu zvýšené salinitě. Odpověď na solný stres nebo alespoň schopnost dosáhnout nového stabilního stavu není však pro halofyty jedinečná. Glykofyty také vykazují vysokou toleranci na úrovni buňky a celé rostliny, pokud se koncentrace soli v prostředí postupně zvyšuje.

Hasegawa et al. (2000) dále uvádějí rozdělení rostlin do tří kategorií na základě schopnosti přizpůsobit se slaným půdám:

- Právě (obligátní) halofyty, které dosahují optimálního růstu na zasolených půdách (nad 0,5 % NaCl), např. *Suaeda fructiosa*, *Cressa cretia*, *Aeluropus lagopoides*, *Salsou baryosma*, *Haloxylon recurvum*, *Zygophyllum simplex*.
- Fakultativní halofyty, které dobře rostou v zasolených půdách jako právě halofyty, ale stejně dobře mohou růst v nezasolených půdách např. *Trianthema triquerta*, *Tamarix ioica*, *Launaea nudicaulis*, *Eagrostis ciliaris*, *Salvadora persica*, *Pulicaria wightiana*.
- Přechnodné halofyty, které optimálně prospívají na nesalinních půdách, ale rostou i na přechnodně zasolených půdách, např. *Sporobulus marginatus*, *Haloxylon salicornicum*, *Datyloctenium indicum*.

U halofytních rostlin probíhala adaptace k zasolení několika směry (Mořková et al. 2014). Podle těchto autorů se u části druhů jedná o dokonale řízený příjem solí pomocí vysoce selektivní plazmatické membrány, která brání pronikání nadbytečných iontů do buněk kořenů, takže i v podmínkách silného zasolení (např. u mangrovů na mořských pobřežích) proudí v xylému téměř čistá voda. Druhý adaptační mechanismus spočívá ve zvýšeném ukládání solí do vakuol, případně apoplastu, kdy část solí bývá transportována do nadzemní části a následně i vylučována na povrch listů. Vysoký osmotický tlak vakuolární šťávy pak musí být vyrovnáván zvýšenou koncentrací kompatibilních osmoticky aktivních látek (kvartérní amoniové soli, aminokyseliny, cukry) v cytosolu.

Hlavním mechanismem tolerance soli v glykofytech je omezení přítoku sodíku a chloridu do kořenů a jejich transport do výhonků. U řady plodin bylo prokázáno, že druhy více tolerantní vůči soli jsou účinnější při vyloučení Na^+ z listových buněk a udržování vysoké hladiny K^+ v nich. V podmínkách salinity vykazuje rychlost růstu listů většiny obilnin negativní korelaci s koncentrací Na^+ v buňkách listů. Nicméně, na rozdíl od jednoděložných, dvouděložné rostliny nevykazují vždy tuto korelaci (Meychik et al. 2013).

Vysoká tolerance soli u dvouděložných halofytů, například z čeledi merlíkovitých (*Chenopodiaceae*), je způsobena jejich schopností akumulovat až 1 - 1,5 M sodíkových iontů ve vakuolách v podmínkách vysoké salinity, stejně jako jejich schopnosti používat Na^+ místo K^+ k udržení turgoru. V podmínkách vysoké salinity vykazují halofyty zvýšení rychlosti růstu způsobené účinkem sodíku na růst buněk a rovnováhu rostlinné vody. Jednoděložné halofyty absorbují ve srovnání s dvouděložnými halofyty méně sodíku, a jsou schopny udržet vysokou

koncentraci K^+ v pletivech. V tomto případě je potřebný osmotický tlak v buňkách dosažen syntézou cukru (Meychik et al. 2013).

Existují genetické odchylky v toleranci zasolení a stupeň tolerance se liší podle druhů rostlin a odrůd v rámci druhu. Z hlavních plodin vykazuje ječmen (*Hordeum vulgare*) vyšší stupeň tolerance vůči soli než rýže (*Oryza sativa*) a pšenice (*Triticum aestivum*). Stupeň variability je ještě výraznější v případě dvouděložných druhů od *Arabidopsis thaliana*, který je velmi citlivý na zasolení, až po halofyty, jako je *Mesembryanthemum crystallinum*, *Atriplex* sp., *Thellungiella salsuginea* (dříve známá jako *T. halophila*) (Gupta & Huang 2014).

Bláha et al. (2011) uvádí, že u některých rostlin dochází k vzniku dužnatých listů nebo solné sukulentnosti jako u slanorožce (*Salicornia* spp.), viz obr. 5, nebo solničky (*Suaeda* spp.). Voda je nahromaděna v buňkách jako voda naředující množství solí. Zvláště u čeledi merlíkovitých lze najít různé typy vyrovnávání se s vysokými koncentracemi solí (např. *Chenopodium album* odstraňuje přebytky solí tak, že je nahromadí v měchýřkovitých trichomech). Na listech můžeme pozorovat přechody od běžných trichomů jednoduchých vláskovitých přes žláznaté až po měchýřkovité. U celé této čeledi je známá schopnost snášet vysoké koncentrace solí – chloridů (slanorožec, solnička, slanobýl) nebo nitrátů a síranů. U některých rostlin z jiných čeledí, např. sítiny slaniskové (*Juncus garardii*) z čeledi sítinovitých (*Juncaceae*) se soli hromadí v rychle stárnoucích a usychajících listech. Některé mangrové dřeviny obcházejí citlivost klíčící rostliny na vysokou koncentraci soli tak, že vyklíčí na stromě a do moře padá již semenáček, který je vodou přepraven na nové stanoviště (Bláha et al. 2011).

Obr. 5. Slanorožec evropský (*Salicornia europea*)



Zdroj: upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/2/29/Salicornia_europaea.jpeg

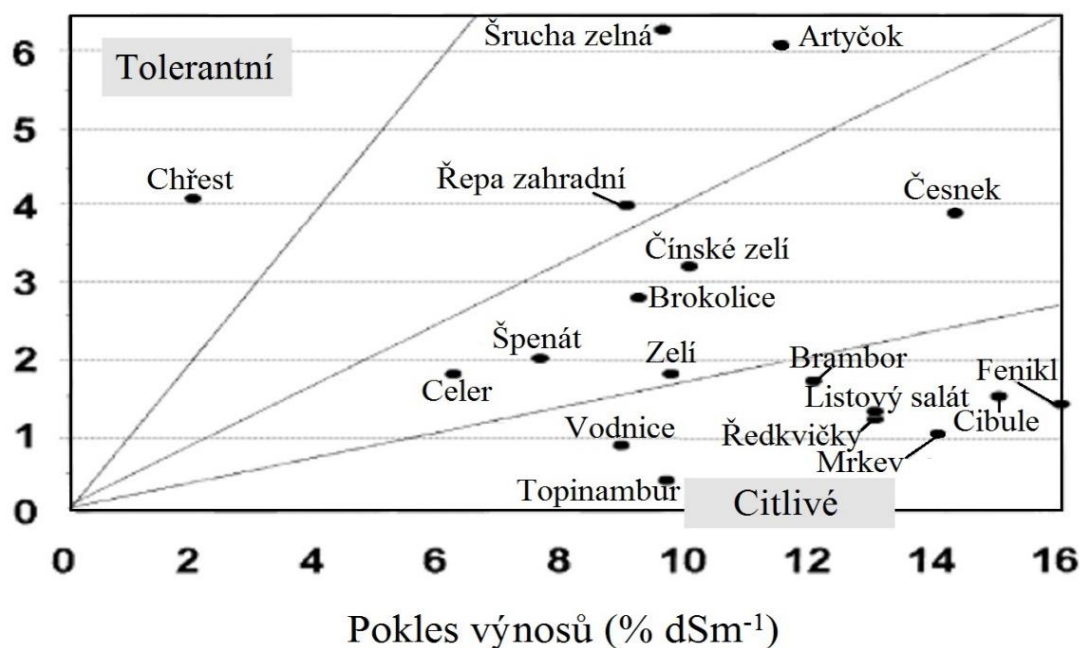
4.6 Vliv zasolení na rostliny

Problémy, kterým rostliny musí čelit při růstu na zasolených půdách, jsou komplexní povahy. Kromě vlastního toxického vlivu vysoké koncentrace některých iontů zejména (Na^+ , SO_4^{2-} , Cl^- , Mg^{2+}) to bývá velmi nízký vodní potenciál a zhoršené fyzikální vlastnosti půdy. Neadaptované rostliny hromadí ve svých buňkách uvedené ionty v takovém množství, které je neslučitelné s normální funkcí enzymů. Velmi brzy pak dochází k zastavení dělivého i dlouhivého růstu, a nakonec k odumření celé rostliny (Bláha et al. 2011).

Podle Shannona & Grievea (1998) se mohou genotypy, které vykazují podobnou toleranci soli v jednom prostředí, lišit v odezvě v jiném prostředí. Schopnost rostlin tolerovat přítomnost vyšších koncentrací solí, aniž by byly narušeny životní funkce, je druhově specifická a označujeme ji jako odolnost rostliny. Na základě odolnosti k zasolení (obr. 6) zařazují výše uvedení autoři rostliny zařadit do několika skupin:

- Odolnost slabá – ředkvička, fazol, celer, jabloň, třešeň, broskvoň, meruňka, citroník, okurka.
- Odolnost mírná – vojtěška, slunečnice, oves, kukuřice, žito, pšenice, brambor, mrkev, rajče, vinná réva, oliva fíkovník.
- Odolnost vysoká – jetel, trávy troskut, žito, pšenice, sezam, bavlník, proso, cukrovka, ječmen, červená řepa, datlovník.

Obr. 6. Vliv salinity na pokles výnosu zemědělských plodin.



Zdroj: Shannon & Grieve (1998)

Na základě studie Ahmeda et al (2015) lze vysvětlit rozdílné odpovědi rostlin k zasolení v různých klimatických podmínkách. Bylo zjištěno, že rostliny pěstované v teplejších oblastech, kde je výpar vody ze svrchních vrstev půdy výraznější, je koncentrace solí v půdě vyšší, než je tomu v půdách se srovnatelnou elektrickou vodivostí půdního roztoku v oblastech chladnějších.

Zdánlivou toleranci rostliny k zasolení půdy může zvýšit také znečištění ovzduší. Zvýšení výnosu bylo pozorováno u *Triticum aestivum* pěstovaného na mírně zasolené půdě v oblastech postižených vyšším obsahem ozonu v atmosféře, kde za normálních okolností dochází k redukci růstu rostlin (Gerosa et al. 2014).

Řada pěstovaných plodin včetně zeleniny má regionální význam, jiné jsou velmi široce zastoupené po celém světě. V rámci výzkumných aktivit byly u řady plodin (hrachu, rajčat, lilku, pepře, mrkve, brokolice, květáku a brambor) učiněny pokusy o zvýšení tolerance soli, strategie se pohybovaly od exogenní aplikace hnojiv, přes využití regulátorů růstu rostlin, až po použití pokročilých molekulárních technik pro genetické modifikace. Rozsáhlý výzkum a fyziologické analýzy objasnil, že mezi různými reakcemi salinity, jsou mechanismy nebo strategie, které hrají kritickou roli v adaptaci rostlin na stres zasolením. Genetické variace a diferenční odezvy na stres zasolením v rostlinách lišících se v toleranci stresu umožňují rostlinným biologům identifikovat fyziologické mechanismy, sady genů a genové produkty, které se podílejí na zvyšování tolerance stresu, a začlenit je do vhodných druhů pro získání odrůd tolerantních k soli (Shahbaz et al. 2012).

Bláha et al. (2011) uvádí, že fyziologické působení salinity na rostliny je zčásti fyzikální (osmotické) a zčásti chemické, podle druhu přítomných iontů. Aby si rostliny zachovaly turgor, koncentrace osmoticky aktivních látek v protoplastu musí přesahovat koncentraci aktivních látek v půdním roztoku v okolí kořenového systému. Většina nehalofytních rostlin omezuje růst, když osmotický tlak půdního roztoku dosáhne $-0,2$ MPa, pro soli-tolerantní rostliny je to až $-4,7$ MPa a halofyty pokračují v normálním růstu daleko za tuto hranici. Některé druhy (*Glaux maritima*, *Spartina* spp.) vylučují přebytečnou sůl speciálními žlázami (obr. 7.) a gutující rostliny vylučují sůl hydratodami a ukládají jí na povrchu listu ve formě krusty nebo šupinek. Halofyty mohou růst i v normálních podmínkách. Jejich osmotický tlak kolísá v závislosti na salinitě vodního zdroje, je to jejich specifická vlastnost, která je odlišuje od nehalofytních rostlin.

Obr. 7 Krystalky soli na listu *Avicennia germinans*

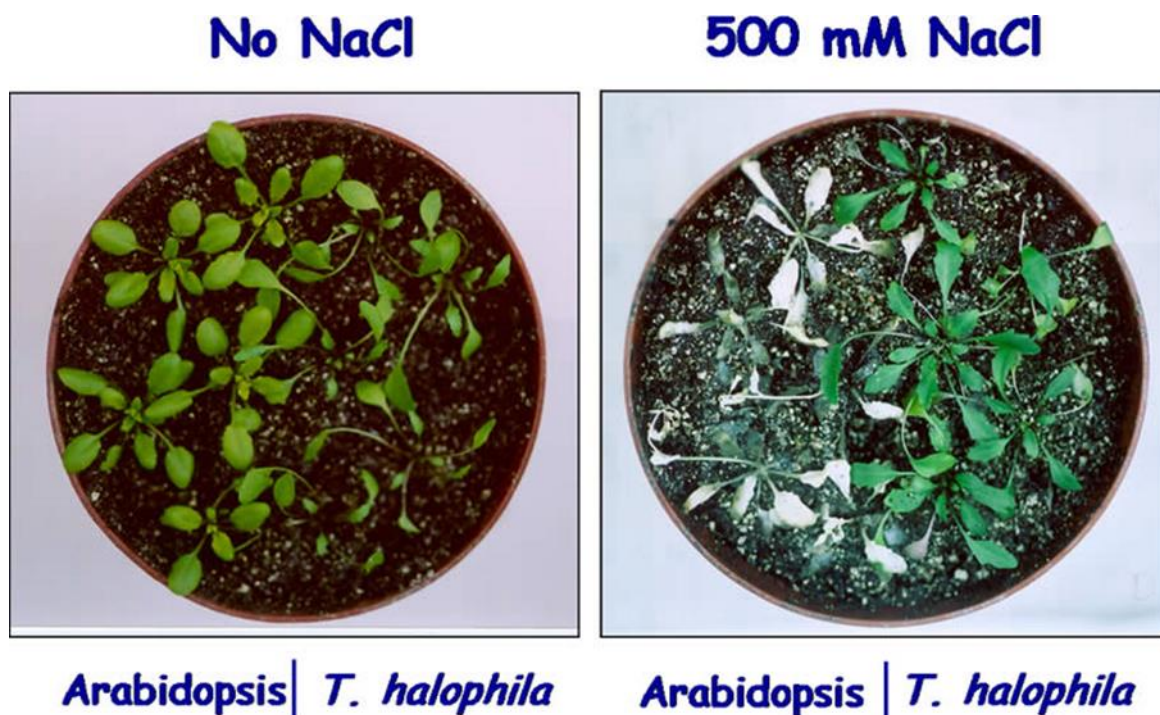


Zdroj: commons.wikimedia.org/wiki/File:Avicennia_germinans-salt_excretion.jpg

Yousfi et al. (2010) uvádí, že redukce obsahu vody v listech ve většině případů odráží schopnost některých rostlinných druhů efektivněji nakládat s přítomnými solemi včetně jejich zabudování do vakuol. Rozpuštěné soli, zejména chloridy, stimulují sukulentnost i u mnoha nehalofytních druhů, např. u chřestu (*Asparagus* sp.). Rostliny na slaných půdách rostou především během deštivého období, kdy je půdní roztok zředěný a koncentrovanější soli jsou v horizontu pod rhizosférou. To je také pravděpodobně jedním z důvodů, proč mají halofytní rostliny mělký kořenový systém. Slané půdy jsou často podmáčené, s poškozenou strukturou a dostupnost kyslíku se snižuje rychle s hloubkou půdy.

Většina rostlin včetně halofytů je v období klíčení a juvenilního vývoje citlivější na rozpustné soli než v období dospělosti, jak uvádí Kutílek (2012), viz obr. 8.

Obr. 8. Vliv zasolení na rostliny s různou mírou tolerance soli



Zdroj: cals.arizona.edu/research/schumaker/images/figures/figure-8.jpg

Podle Jamal et al. (2011) bylo snížení klíčivosti pozorováno např. u obilok *Oryza sativa* pěstovaných po dobu 18 dní při 100 mM NaCl s úpravou pH na 5,8. Úspěšné vyklíčení je omezeno na období, kdy je koncentrace solí nižší, této skutečnosti se využívá v zemědělství. Pro vyklíčení vojtěšky je třeba vydatnou zálivkou snížit koncentraci solí, a když klíční rostlinky zesílí, jsou již vůči zasolení tolerantnější.

U řady halofytů mořských pobřeží se podle Kutílka (2012) vyvinula jako adaptace na prostředí živorodost - semena klíčí na mateřské rostlině a teprve mladé rostlinky se uvolňují a zakoření. Příkladem mohou být mangrové dřeviny.

4.7 Šlechtění rostlin na zasolení, antistresová opatření

Globální prioritou je, jak uvádějí Machado & Serralheiro (2017), podstatný nárůst produkce a spotřeby rostlinných plodin, které zahrnují jedlé části bylinných druhů (kořeny, hlízy, výhonky, stonky, listy, ovoce a květy).

Tolerance odrůd k salinitě půdy a k dalším nepříznivým podmínkám prostředí je předmětem současného výzkumu. Cílem je využít genetický potenciál na soli tolerantnějších odrůd obilovin a pomocí šlechtitelských programů vytvořit takovou odrůdu, která by byla odolná vůči vyšším koncentracím solí v půdě a splňovala kritéria jakosti a současně přinášela vysoký výnos zrna (Khan et al. 2014).

Světová populace roste rychleji než produkce potravin, která je snižována působením faktorů negativně ovlivňujících životní podmínky rostlin. V popředí zájmu je proto minimalizace těchto ztrát tak, aby se lidstvo vyrovnalo s rostoucími požadavky na produkci potravin. Chlad, salinita a sucho patří mezi nejvýznamnější činitele nepříznivě ovlivňující růst a produktivitu rostlin, proto je důležité vyvíjet plodiny tolerantní vůči těmto stresorům (Mahajan 2005). Hlavní výzvou pro světové zemědělství je zvýšení produkce potravinářských plodin o 70 % do roku 2050 (Gupta & Huang 2014).

Řada pěstovaných plodin včetně zeleniny má regionální význam, jiné jsou velmi široce zastoupené po celém světě. V rámci výzkumných aktivit byly u řady plodin (hrachu, rajčat, lilku, pepřovníku, mrkve, brokolice, kvěťáku a brambor) učiněny pokusy o zvýšení tolerance solí, strategie se pohybovaly od exogenní aplikace hnojiv, přes využití regulátorů růstu rostlin, až po použití pokročilých molekulárních technik pro genetické modifikace (Shahbaz et al. 2012).

U běžných rostlin akumulace sodíkových iontů v listech vede k méně efektivní fotosyntéze a k nízké asimilaci uhlíku, což má samozřejmě vliv na obsah škrobu v zrnech a jejich celkový výnos. Proto pokud by se podařilo zvýšit schopnost listů vylučovat sodíkové ionty z buněk, vedlo by to k výraznému zvýšení jejich tolerance vůči soli a vyššímu výnosu. V rámci výzkumu byla testována tolerance rajčete, prosa (*Panicum miliaceum*), ječmenice (*Agropyrum elongatum*), listové zeleniny a ovocných stromů k pěstování na salinifikovaných půdách (Kosová et al. 2014).

Podle Machada & Serralheira (2017) se zavlažováním slanou vodou zvyšuje výskyt hniloby květu v rajčatech a lilku, nutriční porucha je spojena s nedostatkem Ca^{2+} . Nicméně salinita má některé příznivé účinky na kvalitu jedlé části rostlinných plodin. Obecně, stres zasolením, s výjimkou vizuálního vzhledu (velikost, tvar a absence defektů), zlepšuje kvalitu jedlých částí rostlinných plodin.

Rahdari et al. (2012) uvádějí, že u šruchy zelné (*Portulaca oleraceae* L.) dochází při vyšším obsahu solí ke zvýšení obsahu prolinu, cukru a chlorofylu v listech důležitých pro udržení a zlepšení kvality fotosyntézy. Pozitivní korelace mezi rozsahem akumulace prolinu

a koncentrací NaCl byla zjištěna také u papriky křovité (*Capsicum frutescens*) exponované po dobu 5 měsíců sedmi různými koncentracemi NaCl (Zhani et al. 2012).

Nejpěstovanější obilovinou na světě je rýže, často pěstovaná v přímořských oblastech, kde je značným problémem pronikání solí z mořské vody do zemědělské půdy. Z tohoto důvodu došlo u rýže k diferenciaci několika genotypů s extrémní tolerancí k zasolení ovšem s negativním dopadem na výnosový potenciál rostlin (Khan et al. 2014).

Ve studii Pražaka et al. (2014) byl studován vliv soli NaCl na klíčení semen a růst sazenic tří odrůd kukuřice (Dumka, Lokata, Smolik) a čiroku odrůdy Sucrosorgo 506. Výsledky výzkumu potvrdily hypotézu, že tolerance soli je u čiroku vyšší než u kukuřice a že genotypy téhož druhu vykazují různý stupeň odolnosti vůči fyziologické zátěži. Mezi kultivary kukuřice vykazoval genotyp Smolik nejvyšší toleranci soli, genotypy Dumka vykazoval střední toleranci a Lokata vykazoval nejnižší toleranci NaCl. Chlorid sodný měl silnější vliv na délku výhonku u semenáčků kukuřice než na délku kořene, v případě čiroku byl vliv NaCl větší na délku kořene než jeho účinek na délku výhonku.

Munns et al. (2012) uveřejnili studii o vyšlechtění nového kultivaru pšenice tvrdé, který vykazuje vyšší odolnost vůči zasolení. Pšenice prošla křížením a šlechtěním, které trvalo celá tisíciletí. Její genom je polyploidní (obsahuje několik chromozómových sad). Takto komplexní genom umožnil nahromadění řady výhodných znaků, ale zároveň způsobil ztrátu jiných, například i toleranci vůči soli. Pokud by se však podařilo zvýšit schopnost listů vylučovat sodíkové ionty z buněk, vedlo by to k výraznému zvýšení jejich tolerance vůči soli a vyššímu výnosu.

Podle těchto autorů je pšenice tvrdá (*Triticum durum*), používaná např. na výrobu kuskusu, výjimečně i chleba, tetraploidní, obsahující genomy A a B. Je mnohem citlivější na obsah soli v půdě než pšenice setá (*Triticum aestivum*), která se používá především k výrobě chleba, je hexaploidní, nese genomy A, B a D. Halotolerance je dána více místy v genomu pšenice. Pšenici tvrdé chybí genom D, který nese lokus *Kna 1*, zodpovědný za udržování nízké vnitrobuněčné koncentrace sodíkových iontů v listech. Proto je pšenice setá halotolerantnější než pšenice tvrdá. Za vylučování sodíkových iontů z buněk je dále zodpovědný lokus *Nax 2*, součást genomu A. Ten se nenachází ani u pšenice seté ani u pšenice tvrdé. Nachází se však u jejich společného předka, diploidní pšenice jednozrnky (*T. monococcum*), která rovněž nese genom A.

Genomy této pšenice a kulturních variant se ale vyvíjely odděleně. Vědcům se podařilo charakterizovat gen z lokusu *Nax 2* pšenice jednozrnky. Náleží do rodiny HKT genů (high affinity potassium transporter), které jsou známé svou úlohou v regulaci Na^+ a K^+

transportu u vyšších rostlin. Byl pojmenován *TmHKT1;5-A*. Kóduje specifický vysokoafinitní transporter pro sodík, který vede k redukci obsahu sodíku v buňkách listu až o 50 %.

Autoři studie testovali růst pšenice nesoucí gen *TmHKT1;5-A* na slaných australských polích. Pro studii byly vybrány půdy s rozdílným obsahem soli a byl zde srovnáván kultivar Tamaroi⁺ nesoucí gen *TmHKT1;5-A* s kultivarem Tamaroi⁻ bez tohoto genu. Kultivary byly porovnávány v období zrání zrn pomocí stanovení obsahu sodíku v tzv. praporcovitém listu. Obsah sodíku se ve vlajkovém listu se zvyšujícím se obsahem soli v půdě u obou kultivarů zvyšoval. U Tamaroi⁺ byl 4 až 12 krát nižší než u Tamaroi⁻. Dokonce i při vysokém obsahu soli v půdě si Tamaroi⁺ byl schopen uchovat 100 mM koncentraci sodíku ve praporcovitém listu oproti 326 mM obsahu v listu Tamaroi⁻. Vyšší než 250 mM koncentrace sodíkových iontů v listech je přitom pro fotosyntézu kritická. Za standardních podmínek odpovídajícím střední salinitě a semiaridní půdě bez zavlažování, poskytly oba kultivary výnos kolem 2,5 tuny/ha.

Studie vědeckého týmu Yousif et al. (2010) se zabývala vlivem salinity na růst, minerální složení, fotosyntézu a vodního režimu dvou plodin; špenátu novozélandského (*Tetragonia tetragonioides*) a povijnice vodní (*Ipomoea aquatica*). Bylo zjištěno, že růst povijnice vodní se postupně snižoval při zvyšující se koncentraci soli, zatímco novozélandský špenát rostl rychleji, což naznačuje, že je halofylní. S rostoucí koncentrací solí také klesal vodní potenciál listů a osmotický potenciál. Rychlejší pokles byl zaznamenán u novozélandského špenátu, který také nahromadil v listech více iontů Na⁺. Rovněž rychlost fotosyntézy a transpirace obou druhů se snižovala se zvyšujícím zasolením, u novozélandského špenátu však byla zachována vyšší hodnota těchto charakteristik než u povijnice.

Fyziologickou odezvou salinity u halofytické rostliny špenátu (*Spinacia oleracea*) a glykofytické rostliny *Suaeda altissima* se zabýval také Meychik et al. (2013). Podle autorů je typickým rysem halofytu vysoký Na⁺ v pletivech při nízké koncentraci NaCl v mediu. Dále konstatují, že vlivem salinity dochází k čtyřnásobně vyšší akumulaci Na⁺ v kořenech *Suaeda altissima* než v kořenech špenátu. Obsah Na⁺ v listech *Suaeda altissima* byl téměř 20 krát vyšší než v listech špenátu. Zároveň docházelo ke snížení obsahu K⁺ v listech, a to především u druhu *Suaeda altissima*.

Důležitou zemědělskou plodinou pěstovanou v oblastech ohrožených salinitou je bavlník, který je zařazen do skupiny rostlin mírně tolerantních vůči zasolení s prahovou úrovní salinity 7,7 dSm⁻¹. Reakce rostlin bavlníku (*Gossypium hirsutum* L.) a fazolu obecného (*Phaseolus vulgaris* L.) na zasolení sledovali Brugnoli & Lauteri (1991). Dle nich byl růst

fazole zcela inhibován salinitou, zatímco růst bavlníku byl snížen. Vývoj fazole byl salinitou ovlivňován výrazněji než růst bavlníku. Hmotnost sušiny byla snížena o 77 % u rostlin fazole pěstovaných v 50 mM NaCl a 91 % v 150 mM NaCl ve srovnání s kontrolními rostlinami. Ashraf (2002) uvádí, že růst bavlníku a vývoj semen se při vysokých úrovních zasolení výrazně snižuje a různé soli ovlivňují růst bavlny v různé míře. Genetické studie s bavlníkem ve vztahu k toleranci salinity ukázaly, že většina růstu, výtěžku a vlastností vláken je geneticky založena a je variabilní.

Cílem výzkumu (Cassaniti et al. 2009) bylo kvantifikovat růstovou odezvu a případné symptomy poškození okrasných keřů pěstovaných ve středomořských oblastech v souvislosti se zavlažováním vodou s určitým obsahem soli, prozkoumat případný vztah s koncentrací Na^+ a Cl^- v rostlinách. Výsledky výzkumu ukázaly, že rychlosti růstu byly významně sníženy u *Cotoneaster lacteus*, *Grevillea juniperina* a *Pyracantha 'Harlequin'*, které také vykazovaly nejvyšší procento nekrotických listů. I když jiné druhy (např. *Bougainvillea glabra*, *Ceanothus thyrsiflorus*, *Leptospermum scoparium*, *Leucophyllum frutescens* a *Ruttya fruticosa*) vykazovaly vysokou koncentraci iontů v listech, lze je považovat za relativně tolerantní k soli, protože u nich došlo k mírnému snížení růstu a malému počtu příznaků poškození listů. U druhů *Cestrum fasciculatum*, *Escallonia rubra* a *Viburnum lucidum* byla pozorovaná tolerance spojena s vyšší koncentrací iontů v kořenech ve srovnání s listy, což pravděpodobně svědčí o omezeném transportu do výhonků.

Většina hlavních druhů ovocných plodin patří do kategorie glykofyty, neboť nesnáší zasolení a pokud jsou vystaveny vyšším koncentracím solí či delší expozici, hynou. Mezi obecné znaky zasolení patří snížení celkové plochy listů (snížený růst listů je nejčasnější odpovědí glykofytů vystavených působení stresu), okrajové a špičaté vypalování listů, následované žloutnutím a bronzováním. Předčasný opad listů, odumírání větviček, či nekrózy jsou u ovocných rostlin hlavními příznaky stresu způsobeného zasolením (Sharma et al. 2011).

Nevyváženost příjmu základních živin jako je K^+ , Ca^{2+} vede k nedostatku živin. U některých ovocných rostlin je příčinou citlivosti na zasolení i morfologie, např. u stromů avokáda je kořenový systém poměrně povrchní, což snižuje schopnost absorpce vody a živin a vede k vyšší citlivosti na slanost půdy (Bernstien et al. 2005).

Produktivita plodin je silně ovlivněna stresem zasolením. K tomu dochází přímo v důsledku vlivu zasolení na fotosyntézu, dýchání, asimilaci živin, hormonální nerovnováhu atd. Nepříznivým účinkem salinity je zvýšená tvorba reaktivních forem kyslíku ve stresované rostlině, která následně způsobuje poškození makromolekul, jako jsou lipidy, proteiny

a nukleové kyseliny, a tak omezují produktivitu plodin. Jednou z možností, jak posílit odolnost ovocných rostlin vůči zasolení, je využití podnoží při roubování. Obecně se ovocné plodiny rozmnožují vegetativně, vlastnosti podnoží mohou ovlivnit reakci rostlin na zasolení, podnože tolerantní vůči soli snižují negativní účinky stresu a chrání rostliny.

Romero-Aranda et al. (1998) studovali anatomické poruchy způsobené chloridovými solemi (KCl, CaCl₂, NaCl) v citlivých citrusových odrůdách (*Carrizo citrange*) a tolerantních (*Cleopatra mandarin*). Popsali, že solný stres vede ke změnám v anatomických vlastnostech listů, jako je zesílení tloušťky listů a nižší poměr plochy k objemu mezofylových buněk. Tyto výsledky naznačují, že u salinizovaných citrusů může zesílení tloušťky listů v kombinaci s několika metabolickými faktory, jako je přetížení chloridem či ztráta chlorofylu, přispět k poklesu fotosyntézy. V posledních dvou desetiletích bylo dosaženo značného zlepšení tolerance zasolení důležitými druhy zemědělských plodin ječmene, rýže, kukuřice, čiroku, vojtěšky a mnoha druhů trav. (Ashraf & Wu 1994).

Škodlivé účinky salinizace mohou být zvládnuty změnou postupů hospodaření na farmách (Munns et al. 2002). Kvalitnějšími zavlažovacími postupy (např. kapková závlaha), lze optimalizovat využití vody. Střídání ročních plodin s hluboce zakořeněnými trvalými druhy může obnovit rovnováhu mezi srážkami a vsakováním vody. Vyluhování přebytečných solí a udržování příznivé rovnováhy solí v půdě zůstává nejlepší strategií proti škodlivému hromadění soli v půdním profilu. Toho je dosaženo dostatečným množstvím vody pro vyluhování soli pod kořenovou zónou. Kvalita zavlažovací vody může mít výrazný dopad na produkci plodin, neboť veškerá zavlažovací voda obsahuje rozpuštěné minerální soli, alehladiny a složení solí se liší v závislosti na zdroji vody (Grattan 2002).

I když se aplikují různá opatření, která činí půdu zasaženou zasolením vhodnou pro zemědělské využití, neposkytují trvalá řešení k překonání problému zasolení a jsou navíc extrémně drahá. Jednoduchou metodou boje se zasolením bylo sloupení povrchového silně zasoleného horizontu a deponování této zeminy na vzdálenější nezavlažované plochy. Tak vznikly mírně vyvýšené kopečky plné solí, které archeologové dlouho pokládali za pozůstatky lidských sídel. Jiným postupem bylo ponechání zasolených ploch úhorem a bez závlah. Protože tam byla po závlahách vysoká hladina podzemní vody s vysokým obsahem solí, uchytily se na úhorových plochách pouze na soli odolné plevely s hlubokým kořenovým systémem. Kořeny odčerpávaly spodní vodu a tím byly tyto plochy odvodňovány a zasolení se zeslabovalo. Umělou cestou je zastavení zemědělské produkce na zasolené půdě po dobu až 5 let a instalace drenážních trubek, kterými je do půdy přiváděna voda s nízkým obsahem

solí. Ta půdu zbaví nežádoucích látek. Kapková závlaha je jedinou technologií závlah v aridních oblastech, která nezpůsobuje zasolení (Kutílek 2012).

Samotné pěstování kulturních plodin na zasolených půdách závisí nejen na využívání vysoce odolných geneticky upravených kultivarů a hledání nových metod v oblasti mechanizace, ale také na zkvalitňování vlastností orné půdy. Jednou z možností k zajištění ochrany půdy je její obohacování o organickou hmotu, která pozitivně ovlivňuje její chemické, fyziologické a biologické vlastnosti. Půdní organická hmota nemá konkrétní chemické složení, ovšem jejími hlavními složkami jsou humíny, huminové a fulvonové kyseliny (Gulser et al. 2010). Chemické složení, struktura i zastoupení funkčních skupin se u huminových látek může značně lišit. Tato rozmanitost závisí především na původu huminových látek a podmínkách humifikačního procesu (Chen et al. 2007).

Oproti tomu biotický přístup k překonání zátěže zasolením získal v posledních několika desetiletích značné uznání s ohledem na rozsáhlé experimentální důkazy, pokud jde o vývoj ekotypů různých druhů rostlin vysoce tolerantních vůči zasolení, a s ohledem na úspěchy dosažených při zkvalitňování různých agronomických vlastností prostřednictvím umělého výběru (Ashraf & Wu 1994).

Zkvalitnit abiotické podmínky pěstování rostlin lze také pomocí fytořemediace. Halofytní rostliny se díky svým vlastnostem hodí zejména pro fytořemediaci a fytoakumulaci. Fytořemediací rozumíme imobilizaci vodních a půdních kontaminantů pomocí rostlin, které současně zabraňují erozi. Při fytoakumulaci dochází k absorpci kontaminantu kořeny a následné akumulaci v nadzemní části rostliny (Vaněk et al. 2017).

Rostoucí lidská populace potřebuje ke svému nasycení stále intenzivnější zemědělství. Vzhledem k tomu, že poměrně velká část pevninského povrchu je pouštního nebo polopouštního charakteru (přibližně 6 %) a voda využitelná k zavlažování je především slaná, rostliny aklimatizované na podmínky vysokého zasolení budou v budoucnu nezastupitelným zdrojem nejen potravy, ale i krmiv, biopaliv, textilních vláken atd (Mořková et al. 2014).

Obecně se jedná o plodiny s vysokou produktivitou na jednotku použité vody a ekonomickou hodnotou ve srovnání s polními plodinami. To může být velmi důležitá výhoda pro malé zemědělce, protože zelenina může růst v malých oblastech pod intenzivními postupy (Machado & Serralheiro 2017).

5 Závěr

Cílem mé bakalářské práce bylo formou literární rešerše popsat základní principy stresu a obranných reakcí u rostlin, především zelenin, ovocných a okrasných druhů, uvést vznik zasolení a obranné reakce, odolnost rostlin vůči tomuto stresoru a popsat opatření vedoucí k eliminaci negativního vlivu zasolení.

Z abiotických stresových faktorů má salinita značný podíl na degradaci zemědělské půdy, nejčastěji v důsledku nevhodných způsobů zavlažování. Na zvýšenou koncentraci solí v půdě reagují rostliny různě. Nezáleží pouze na druhu, ale také na vývojové fázi rostliny, velikosti apod. Rostliny se přizpůsobují zasolení jednak dokonale řízeným příjmem solí pomocí vysoce selektivní plazmatické membrány, která brání pronikání nadbytečných iontů do buněk kořenů, jednak zvýšeným ukládáním solí do vakuol, případně apoplastu, část solí bývá transportována do nadzemní části a následně i vylučována na povrch listů. Rostliny adaptované na podmínky zasolení se označují jako halofyty. Halofyty obligátní vyžadují zasolené půdy (*Salicornia herbacea*, *Suaeda maritima*, *Salsola kali*, *Pottia heimi*, mangrovníky), halofyty fakultativní mohou růst i na nezasolených půdách (*Chenopodium* sp., *Atriplex* sp.). Rostliny, které jsou citlivé i na nízké koncentrace solí se označují jako glykofyty. Jejich obranný mechanismus je omezený a při vyšších koncentracích soli hynou (*Zea mays*, *Allium cepa*).

Vysoká koncentrace solí v půdě omezuje příjem minerálních živin, dochází k nerovnováze ve výživě rostliny, která se projevuje poškozením buněk a pletiv, mladé rostlinky jsou vůči účinkům zasolení citlivější. Dochází k poškození kořenů i nadzemních částí rostlin, zpomaluje se růst, vlivem poškození listů se snižuje fotosyntéza. Konečným důsledkem zasolení může být uhynutí rostliny.

Rostliny aklimatizované na podmínky vysokého zasolení budou v budoucnu nezastupitelným zdrojem nejen potravy, ale i krmiv a textilních vláken.

6 Literatura

- Ahmad P, Prasad M N V 2012. Abiotic stress responses in plants. Library of Congress Control Number: 2011940823
- Ahmed I M, Nadira U A, Bibi N, Cao F B, He X Y, Zhang G P, Wu F B 2015. Secondary metabolism and antioxidants are involved in the tolerance to drought and salinity, separately and combined, in Tibetan wild barley. *Environ. Exp. Botany*. č. 111, s. 1-12.
- Ashraf M Y, Wu L 1994. Breeding for salinity tolerance in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 13 (1): 17-42.
- Ashraf M 2002. Salt Tolerance of Cotton: Some New Advances, *Critical Reviews in Plant Sciences*, 21:1, 1-30, DOI: 10.1080/0735-260291044160
- Bala R 2000. *Annals of Botany*, Volume 86, Issue 4, 1Pages 709–716,
<https://doi.org/10.1006/anbo1254>
- Bazrafshan A H, Ehsanzadeh P 2014. Growth, photosynthesis and ion balance of sesame (*Sesamum indicum* L.) genotypes in response to NaCl concentration in hydroponic solutions. *Photosynthetica*. č. 52, s. 134-147.
- Bernstein N, Meiri A, Zilberstaine M 2004. Root Growth of Avocado is More Sensitive to Salinity than Shoot Growth. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.*,
<https://doi.org/10.21273/JASHS.129.2.0188>
- Bláha Ladislav a kolektiv 2011. Aktuální kapitoly z fyziologie rostlin a zemědělského výzkumu, VÚRV, Praha, ISBN 978-80-7427-069-7
- 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.) C (3) Non-Halophytes. *Plant Physiol*. Feb;95(2):628-35.
- Cassaniti C, Leonardi Ch, Flowers T J 2009. The effects of sodium chloride on ornamental shrubs: *Scientia Horticulturae*, Volume 122, Issue 4, 3, Pages 586-593
- Close T J 1996. Dehydrins emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiol Plant* 97, 795–803.

- Gerosa G, Marzuoli R, Finco A, Monga R, Fujaro I, Foro F 2014. Contrasting effects of water salinity and ozone concentration on two cultivars of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) in Mediterranean conditions. *Environ. Pollution*. č. 193, s. 13-21.
- Grattan S, Zeng L, Shannon M, Robert S 2002. Rice is more sensitive to salinity than previously thought. *California Agriculture*, 56(6):
- Gulser C, Demir Z, İc S 2010. Changes in some soil properties at different incubation periods after tobacco waste application, *Journal of Environmental Biology*
- Gupta B, Huang B 2014. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *International journal of genomics*.
- Hasegawa P M, Bressan R A, Zhu J K, Bohner H J 2000. Plant Cellular and Molecular Responses to High Salinity, *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, Vol. 51, pp. 463-499. doi:10.1146/annurev.arplant.51.1.463
- Chen Z, Cuin T A, Zhou M, Twomey A, Naidu B P, Shabala S. 2007. Compatible solute accumulation and stress-mitigating effects in barley genotypes contrasting in their salt tolerance. *J. Exp. Bot.* č. 58, s. 4245-4255
- Jamal Y, Shafi M, Bakht J 2011. Effect of seed priming on growth and biochemical traits of wheat under saline conditions. *Afr. J. Biotech*, č. 10, s. 17127-17133.
- Jenks M A, Hasegawa P M 2005. *Plant abiotic stress*. Blackwell Publishing
- Khaled H, Fawy H A 2011. Effect of different levels of humic acids on the nutrient content, plant growth, and soil properties under conditions of salinity. *Soil Water Resources*. č. 6, s. 21-29.
- Khan M S K, Iqbal J, Saeed M 2014. Comparative study of agronomic traits of different rice varieties grown under saline and normal conditions. *J. Anim. Plant Sci.* č. 24, s. 634-642.
- Kosová K, Prášil T, Vítámvás P 2014. Protein contribution to plant salinity response and tolerance acquisition. *Internet. J. Mol. Sci*, č. 14, s. 6757-6789.
- Kutílek M 2012. *Půda planety Země, Dokořán, Praha, ISBN 9788073632120*
- Linhart J 2002. *Slovník cizích slov pro nové století: základní měnové jednotky, abecední seznam chemických prvků, jazykovědné pojmy: 30000 hesel. Litvínov: Dialog, 412 s. ISBN 80-85843-61-7*

- Machado R M A, Serralheiro R P 2017. Soil Salinity: Effect on Vegetable Crop Growth. Management Practices to Prevent and Mitigate Soil Salinization, *Horticulturae*, 3(2), 30; doi:10.3390/horticulturae3020030
- Mahajan S, Tuteja N C 2005. Salinity and drought stresses: Plant Molecular Biology, International Centre for Genetic Engineering and Biotechnology, Aruna Asaf Ali Marg, New Delhi 110067, India.
- Masood S, Saleh L, Witzel K, Plieth C, Muhling K H 2012. Determination of oxidative stress in wheat leaves as influenced by boron toxicity and NaCl stress. *Plant Physiol. Biochem.* č. 56, s. 56-61.
- 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, 427-435 <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2013.42A055>
- Mittler R, Blumwald E 2010. Genetic engineering for modern agriculture: challenges and perspectives. *Annual Review of Plant Biology* 61: 443–462.
- Mosa K A, Ismail A, Helmy M 2017. *Plant Stress Tolerance An Integrated Omics Approach*, Springer, Cham, ISBN 978-3-319-59377-7
- Motřková K, Podlipná R, Vaněk T, Kafka Z 2014. Halofytní rostliny a jejich možné využití ve fytořemediacích: *Chem. Listy* 108, 586–591
- Munns R 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*. 25: 239–250
- Munns R 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol.* č. 167, s. 645-663.
- Munns R, Tester M 2008 Mechanisms of Salinity Tolerance, *Annual Review of Plant Biology* Vol. 59:651-681 <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Munns R, James R A, Xu B, Athman A, Conn S J, Jordans C, Byrt C S, Hare R A, Tyerman S D, Tester M, Plett D, Gilliam M 2012. Wheat grain yield on saline soils is improved by an ancestral Na⁺ transporter gene. *Nature Biotech* 30: 360–364
- Patane C, Saita A, Sortino O 2012. Comparative effects of salt and water stress on seed germination and early embryo growth in two cultivars of sweet sorghum. *Journal Agronomy and Crop Science*; 1-8.

- Piterková J, Tománková K, Luhová L, Petřivalský M, Peč P 2005. Chem. Listy 99,455 – 466
- Podlešáková K, Tarkovská D, Pěničák A, Okleštková J, Turečková V, Floková K, Tarkowski P 2012. Nové trendy v analýze fytohormonů Chem. Listy 106, 373-379
- Pražák R, Romanowicz A, Kowalczyk A, Kościk J K 2014. Screening for salt tolerance in maize (*Zea mays* L.) and sorghum (*Sorghum bicolor* [L.] Moench) seedlings Ocena tolerancijności na stres solny siewek kukurydzy (*Zea mays* L.) i sorga (*Sorghum bicolor* [L.] Moench) University of Life Sciences in Lublin, Faculty of Bioeconomy, Szczepieszka 102, 22-400 Zamość, Poland
- Qadir M, Quilléro E, Nangia V, Murtaza V, Singh M, Thomas R J, Drechsel P, Noble A D 2014. Economics of salt-induced land degradation and restoration: Natural Resources Forum 38 (2014) 282–295 <https://doi.org/10.1111/1477-8947.12054>
- Rahdari P, Tavakoli S, Hosseini S M 2012. Studying of Salinity Stress Effect on Germination, Proline, Sugar, Protein, Lipid and Chlorophyll Content in Purslane (*Portulaca oleracea* L.) Leaves: Journal of Stress Physiology & Biochemistry, Vol. 8 No. 1 pp. 182-193 ISSN 1997-0838
- Rengasamy P 2010. Soil processes affecting crop production in salt-affected soils. Functional Plant Biology 37, 613-620.
- Romero-Aranda R, Moya J L, Tadeo F R, Legaz F, Primo-Millo E, Talon M 1998. Physiological and anatomical disturbances induced by chloride salts in sensitive and tolerant citrus: Beneficial and detrimental effects of cations. Plant Cell Environ, 21
- Sairam R K, Tyagi A 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants: Current Science, vol. 86, no. 3, 10 february
- Shannon M C, Grieve C M 1998. Tolerance of vegetable crops to salinity. Sci. Hortic. 78, 5–38. doi: 10.1016/S0304-4238(98)00189-7
- Suzuki N, Rivero R M, Shulaev V, Blumwald E, Mittler R 2014. Abiotic and biotic stress combinations: New Phytol. Jul;203(1): 32-43
- Shabala S 2013. Learning from halophytes physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops Annals of Botany, Volume 112, Issue 7, November, Pages 1209–1221, <https://doi.org/10.1093/aob/mct205>

- Shahbaz M, Ashraf M, Al-Quarainy F, Harris P J C 2012. Salt Tolerance in Selected Vegetable Crops: Journal Critical Reviews in Plant Sciences Volume 31, Issue 4 pages 303-320| Published online: 17 Jul <https://doi.org/10.1080/07352689.2012.656496>
- Sharma D K, Dubey A K, Srivastav M, Singh A K, Sairam R K, Pandey R N, Dahuja A, Kaur C 2011. Effect of Putrescine and Poclbutrazol on Growth, Physiochemical Parameters, and Nutrient acquisition of Salt-sensitive Citrus Rootstock Karna khattha (*Citrus karna* Raf.) under NaCl Stress. *J. Plant. Growth. Regul.* 30
- Taiz L, Zeiger E, Miller I M, Murphy A 2015. *Plant physiology and development*. 6th Ed., Sunderland. Mass.: Sinauer Associates
- Temel A, Gozukirmizi N 2015. Physiological and molecular changes in barley and wheat under salinity. *Appl. Biochem. Biotechnol.* č. 175, s. 2950-2960.
- Vaněk T, Soudek P, Podlipná R, Petrová Š, Landa P 2017. *Fytoremediace a možnosti její aplikace: Středisko společných činností AV ČR, Praha ISSN 2464-6245*
- Yousfi S, Rabhi M, Hessini K, Abdelly C, Gharsalli M 2010. Differences in efficient metabolite management and nutrient metabolic regulation between wild and cultivated barley grown at high salinity. *Plant Biol.* č. 12, s. 650-658
- Yousif B S, Nguyen N, Fukuda T, Hakata H, Okamoto H, Masaoka Y, Saneoka 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: 211–216
- Zhani K, Mariem B F, Fardaous M, Cherif H 2012. Impact of salt stress (NaCl) on growth, chlorophyll content and fluorescence of Tunisian cultivars of chili pepper (*Capsicum frutescens* L.). *J. Stress Physiol. Biochem.* č. 8, s. 236-252
- Zhu J K 2001. Plant Salt Tolerance. *Trends in Plant Science*, 6, 66-71
[http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01838-0](http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01838-0)

Internetové zdroje

<http://agriculture.vic.gov.au/agriculture/farm-management/soil-and-water/salinity/measuring-salinity-of-water>

<http://eagri.cz/public/web/mze/puda/ochrana-pudy-a-krajiny/degradace-pud/zasolovani-pudy>

7 Seznam použitých zkratek a symbolů

EC – hodnota elektrické vodivosti

dSm^{-1} – deci Siemens na metr

mM – jednotka koncentrace