

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra botaniky a fyziologie rostlin



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Vliv salinity na fyziologické charakteristiky rostlin

Bakalářská práce

Jan Pavlíček

Fytotechnika: rostlinná produkce

Ing. Jiří Kudrna

Konzultant: doc. Ing. František Hnilička, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vliv salinity na fyziologické charakteristiky rostlin" jsem vypracoval(a) 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(ka) uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 3.5.2021

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Jiřímu Kudrnovi za vedení mé práce. Také bych chtěl poděkovat doc. Ing. Františku Hnilčkoví, Ph.D. za jeho pohotové a cenné rady a komentáře během konzultací.

Vliv salinity na fyziologické charakteristiky rostlin

Souhrn

Tato bakalářská práce se věnuje problematice vzniku a působení rostlinného stresu následkem salinity, především v oblasti fyziologie rostlin. Literární rešerše se zabývá obecnou charakteristikou rostlin z čeledi lipnicovitých (*Poaceae*), rostlinného stresu a příčinami a následky zasolení půd. Výsledkem této závěrečné práce je stručné shrnutí této problematiky.

Celosvětovým problémem se stává rychlý nárůst lidské populace a tím i zvyšující se potřeba produkovat dostatečné množství potravin. Rostliny z čeledi lipnicovitých, obecně trávy, jsou považovány za historicky nejvýznamnější rostliny. Do této čeledi patří jak obiloviny, které představují jeden z hlavních zdrojů výživy člověka, tak i pícniny, tedy plodiny sloužící jako krmivo pro hospodářská zvířata. Odhad podílu obilovin na výživě člověka představuje 60-70 %. Lidstvo by se tedy bez obilovin, jako je rýže, pšenice a kukuřice, potýkalo se závažným nedostatkem potravin.

Stres nepůsobí pouze na lidi a zvířata, ale také na rostliny. A stejně tak jako u lidí a zvířat, i v životě rostlin může vyvolat mnoho závažných problémů, které obvykle končí zhoršením zdravotního stavu, v horším případě i smrtí, což vede ke snížení rostlinné produkce. V důsledku rostoucích požadavků na výnosy zemědělských plodin je téma rostlinného stresu velmi aktuální.

Podstatná část půd po celém světě je ovlivněna obsahem solí. Salinita půd může být přirozená, ale také může být příčinou působení člověka. Antropogenní vliv na zasolení půd je nejčastěji způsoben umělým zavlažováním a odlesňováním za účelem následného obhospodařování. Významnou roli mají také klimatické podmínky. Salinita půdy bývá častým jevem v oblastech s nižším úhrnem srážek. Obsah soli v půdě vyvolává u rostlin stresové reakce, které snižují jejich produkci. Každá plodina je na zasolené půdy jinak citlivá. Většina významných zemědělských plodin, jako jsou například obiloviny, spadá však mezi glykofyty, tedy rostliny citlivé k zasolení. Je tedy zřejmé, že salinita je představuje hrozbu pro světovou produkci potravin.

Klíčová slova: salinita, stres, lipnicovité, stresová reakce

Influence of Salinity on Physiological Characteristics of Plants

Summary

The bachelor paper deals with the problematics of the origin and effects of plant stress as a result of salinity, especially in the field of plant physiology. The literary research focuses on the general characteristics of plants which belong to the family of *Poaceae*, plant stress and the causes and consequences of soil salinity. The outcome of this thesis is a brief summary of this problematics.

The fact that the rapid growth of the human population results in the increasing need for sufficient food production is becoming a global problem. Plants from the *Poaceae* family, generally speaking grasses, are considered to be historically the most important plants. This family includes both cereals, which are one of the main sources of the human nutrition, and **fodder**, i.e. crops that are used as feed for livestock. The estimated share of cereals in human nutrition is 60-70%. Thus, without cereals such as rice, wheat and corn, humanity would face severe food shortages.

Stress affects not only people and animals, but also plants. As with humans and animals, it can cause many serious problems in the life of a plant that usually end in deteriorating health, or worse, death, leading to the reduction in plant production, eventually. Currently, the topic of plant stress is very much discussed due to the increasing demands on crop yields.

A substantial part of the soil worldwide is affected by the volume of salts. Salinity of the soil can be natural, but it can also be caused by the human activity. Anthropogenic effect on soil salinization is most commonly caused by artificial irrigation and land clearing. Climatic conditions also play an important role. Soil salinity is a common phenomenon in areas with lower total precipitation. The volume of salt in the soil causes stress responses in plants. As a result, the plant production is reduced. Each crop is differently sensitive to saline soil. Most of the important agricultural crops, such as cereals, belong among glycophytes, i.e. plants that are sensitive to salinity. Therefore, it is clear that salinity is a threat to the world food production.

Keywords: salinity, stress, *Poaceae*, Stress response

Obsah

1 Úvod	7
2 Cíl práce	8
Literární rešerše	9
3 Lipnicovité (<i>Poaceae</i>) a jejich botanická charakteristika	9
3.1 Základní rozdělení trav dle využití	10
3.1.1 Obiloviny.....	10
3.1.2 Pícniny.....	10
3.1.3 Trávníky	12
4 Stres	13
4.1 Obecná charakteristika stresu	13
4.1.1 Mechanické poškození	14
4.1.2 Salinita.....	17
4.1.3 Hypoxie a anoxie.....	17
4.2 Fáze stresu rostlin	18
4.3 Interakce mezi různými druhy stresu	20
4.4 Míra rostlinného stresu	22
4.5 Stres a evoluce rostlin	22
5 Salinita	23
5.1 Klasifikace zasolených půd	23
5.2 Ekonomické dopady salinity	25
5.3 Fyziologické reakce na salinitu	25
5.3.1 Osmotický stres	25
5.3.2 Iontová nerovnováha	26
5.3.3 Oxidační stres	27
5.4 Dopady na vývoj a růst	29
5.4.1 Porucha fotosyntézy	30
5.5 Fyziologická a genetická rozmanitost reakcí rostlin na salinitu	31
5.5.1 Obecná klasifikace	31
5.6 Genetická variabilita mezi halofyty	33
6 Závěr	36
7 Literatura	37

1 Úvod

Zasolené půdy se nacházejí po celém světě. Salinita je na větší části těchto půd přirozená, avšak v mnoha případech byla způsobena antropogenní činností. Podle odhadů se každou minutu 3 hektary orné půdy stanou neúrodnými z důvodu zasolení vlivem působení člověka (Zhu et al. 2005), což každý rok představuje 10 až 20 milionů hektarů (Choukr-Allah 1996; Hamdy 1996). Nejčastěji je způsobena výskytem nadměrného množství NaCl v půdě. Nejvíce k zasolování přispívá používání zavlažovacích systémů. Umělé zavlažování zahrnuje riziko zasolování z důvodu používání brakické (poloslané) vody, a přemokření kvůli nadměrnému promývání a následnému zvyšování hladiny podzemní vody (Rhoades et al. 1992). Salinita může být také způsobena hospodařením v suchých oblastech (Halvorson 1990). Příčinou zasolení v suchých oblastech je odlesňování z důvodu následného obhospodařování a nahrazení původní trvalé hlubokokořenicí vegetace jednoletými plodinami. Salinita u rostlin vyvolává stres. Soli obsažené v půdním roztoku snižují schopnost rostliny přijímat vodu pomocí kořenů, což způsobuje snížené růstové schopnosti. Tento jev se nazývá osmotický efekt, případně vodní deficit způsobený zasolením. Jestliže do rostliny vstoupí nadměrné množství solí v transpiračním proudu, buňky v transpirujících listech budou poškozeny, což pravděpodobně způsobí další omezení růstových schopností. Tento jev se nazývá efekt přebytku iontů ze zasolení (Greenway & Munns 1980).

Salinita má nezanedbatelný negativní dopad na rostlinnou produkci. Bohužel na problematiku salinity zatím neexistuje žádné jednoduché řešení.

2 Cíl práce

Cílem této práce je popsat vliv salinity na fyziologické parametry rostlin se zaměřením na zástupce čeledi lipnicovité.

Literární rešerše

3 Lipnicovité (*Poaceae*) a jejich botanická charakteristika

Lipnicovité jsou jednou z nejvýznamnější a nejrozšířenější čeledí. Mají více než 600 rodů a asi 10 000 druhů. Tvoří důležitou složku potravy lidí i býložravců. Rovněž přispívají k tvorbě humusu, poskytují stavební materiál a zpevňují půdu. Rostliny z čeledi lipnicovitých patří mezi jednoděložné rostliny. Po embryonálním vývoji hlavní kořen poměrně brzy zakrní a nahradí ho tenké svazčité kořeny. Co se týká vzrůstu, najdeme mezi nimi rostliny nízké, zakrslé, ale i druhy, které mohou dorůstat do výšky několika metrů (Šašková 1993).

Listová žilnatina je souběžná, nevětvená. Listy trav se skládají z čepele a pochvy. Na rozhraní čepele a pochvy vyrůstá blanitý nebo trásnitý jazýček a u některých druhů úkrojkovitá ouška. U převážné většiny trav jazýček přiléhá těsně ke stéblu, a tak zabraňuje zatékání vody za pochvu. Tím chrání mladá pletiva článků (internodií) před zahánváním. Pochva, která zpravidla rovněž těsně přiléhá ke stéblu, chrání stéblo před mechanickým poškozením. U některých druhů staré odumřelé pochvy chrání mladé výhonky před vyschnutím. Stavba čepele listů, stejně jako jazýčku, je důležitým znakem pro určování trav před vymetáním. Čepel trav je čárkovitá, u většiny druhů stejně široká, ke špičce pomalu sbíhavá nebo náhle zakončená. U suchomilných trav bývá štětinovitě složená. Čepel může být hladká nebo různě ochlupená. V mládí je většinou žlábkovitě složená nebo svinutá (Šašková 1993).

Stébla trav jsou převážně dutá, oblá, řidčeji smáčklá. Jednotlivé články stébel jsou odděleny plnými kolénky. Vzdálenost mezi kolénky se směrem k bázi stébla zmenšuje a pod povrchem půdy jsou kolénka těsně u sebe. Z kolének skrytých v půdě, tzv. odnožovacích uzlin, trávy odnožují. Stonková kolénka jsou důležitá při vzpřimování polehlých stébel. Pletivo v koléncích totiž roste intenzivněji na spodní straně polehlého stébla, a tak zvedá celé stéblo i s květenstvím (Šašková 1993).

Květenství trav je vždy složené: buď klas nebo méně často hrozen z klásků, anebo lata z klásků, přičemž klasovitě stažená lata z klásků se označuje jako lichoklas. Jako klas se označují i květenství, ve kterých vyrůstají z jedné uzliny také 2 nebo 3 klásky, z nichž alespoň jeden je přisedlý a ostatní velmi krátce stopkaté (Kaplan et al. 2019).

Plodem trav je obilka. Většinou zůstává obalena pluchami, ale u některých druhů z nich vypadává (pšenice, žito). Obilky se šíří větrem; k tomu jim pomáhá dlouhá chlupatá osina pluchy nebo jiné části klásku, pevně s obilkou spojené. Mohou se rozšiřovat také v srsti zvířat; aby se v nich zachytily. Obilky některých trav mají na povrchu různé chloupky a zoubky. Obilky trav mají různý tvar od úzce vřetenovitého až po kulatý nebo hranatý. Obilka je na povrchu lysá, hladká nebo značně lesklá, ale může být i pýřitá či chlupatá (Šašková 1993).

Kořenový systém trav je mimořádně jemný a mohutný. jednotlivé výhonky vytvářejí mnoho vlastních jemných kořínků pronikajících půdou. Většina trav koření mělce. V povrchové půdní vrstvě, zhruba do hloubky 20 cm, se rozhládá 65-90 % všech kořenů trav. Nejvýše mohou trávy kořenit do hloubky 150 cm, jen některé druhy vnikají ojedinělými kořínky i více než 250 cm hluboko (ovsík vyvýšený; Šašková 1993).

3.1 Základní rozdělení trav dle využití

3.1.1 Obiloviny

Obiloviny, historicky nejdůležitější kulturní rostliny, patří mezi trávy. Dodnes představují jeden z hlavních zdrojů potravy pro lidstvo (Šašková 1993). Tyto rostliny jsou šlechtěny a využívány pro produkci semen (obilky). Jejich celosvětový podíl na výživě lidstva je zhruba 60-70 %. Ke konzumaci slouží buď celá zrna (obilky) nebo zrna semletá na mouky. Značná část také slouží jako krmivo hospodářských zvířat, čímž se na výživě člověka podílejí nepřímo. V ČR se dlouhodobě pěstují na více než 50 % orné půdy (Potravinářská komora České republiky 2015). Na obrázku 1 je znázorněno zastoupení celkové plochy a jednotlivých zástupců obilovin pěstovaných v ČR v letech 2010-2019 (Statistická ročenka České republiky 2020). Z něho vyplývá, že za posledních deset let zastoupení obilovin pěstovaných v ČR zaznamenalo pokles o 105 939 ha, tedy o 3,4 %. I přesto však v roce 2019 představovaly obiloviny v rámci ČR přibližně 55 % celkového zastoupení plodin pěstovaných na orné půdě.

v ha

Ukazatel	2010	2015	2016	2017	2018	2019
Osevní plocha	2 495 859	2 457 465	2 463 854	2 471 545	2 460 939	2 461 707
Obiloviny celkem	1 459 505	1 403 430	1 351 910	1 352 450	1 339 056	1 353 556
pšenice	833 577	829 820	839 710	832 062	819 690	839 446
žito	30 249	21 980	20 951	22 221	25 355	31 129
ječmen	388 925	365 946	325 725	327 707	324 724	319 583
oves	52 278	42 395	37 566	44 065	42 821	42 530
tritikale	45 871	42 891	39 595	36 263	37 851	39 668
kukuřice na zrno	99 945	93 575	79 303	83 762	82 127	75 853
ostatní obiloviny	8 661	6 824	9 059	6 369	6 489	5 346

Obrázek 1 Znázorňuje zastoupení obilovin pěstovaných v ČR (Statistická ročenka České republiky 2020).

Mezi nejvýznamnější zástupce obilovin patří pšenice, rýže, kukuřice, žito, oves, ječmen, čirok a proso. V různých zemích se úroveň pěstování obilnin značně liší a částečně je ovlivněna stupněm ekonomického rozvoje. Mezi další faktory patří kvalita půd, množství srážek a agrotechnika. Jsou to jednoleté plodiny buď ozimého nebo jarního charakteru. Ozimé obilniny obvykle dosahují vyšších výnosů, ale během vegetace se častěji setkávají s nepříznivými klimatickými podmínkami (Britannica 2021). Mezi výhody obilovin patří vysoká výživná hodnota, možnost pěstovat je na velkých plochách, snadná skladovatelnost a velké množství pokrmů, které z nich lze připravit (Šašková 1993).

3.1.2 Pícniny

Pícniny lze charakterizovat jako plodiny pěstované za účelem produkce krmiv pro hospodářská zvířata. Jak uvádí Šantrůček et al. (2003) trávy jsou druhou nejvýznamnější skupinou víceletých pícnin. Pěstují se nejen na orné půdě, ale jsou podstatnou složkou luk a pastvin. Díky svým přednostem se např. ve vlhčích oblastech na mělkých půdách staly hlavním zdrojem objemné píce. Jejich důležitou vlastností je intenzivní vegetativní rozmnožování, díky

níž jsou některé druhy velmi vytrvalé. Mají pozitivní účinky na půdní úrodnost, jejich hustý kořenový systém působí proti erozi půdy, vyplavování živin a dodává do půdy humus. Pro trávy je z morfologického hlediska charakteristická neobvyklá hustota nadzemní i podzemní biomasy. U trav je velmi důležitým znakem typ růstu, který úzce souvisí se způsobem, kterým vytvářejí odnože. Z tohoto hlediska je dělíme na trsnaté a výběžkaté (Hrouda 2010).

Výběžkaté trávy se rozšiřují nadzemními či podzemními výběžky. Tvoří tak souvisle porostlé plochy a v travních směsích mohou vyplňovat mezery mezi trsnatými druhy. Zpočátku mají pomalý vývin, avšak velmi vysokou vytrvalost (Svobodová 2013). Výběžkaté trávy se dále dělí na výběžkaté trávy s podzemními nebo nadzemními výběžky.

1. Výběžkaté trávy s podzemními výběžky tvoří výběžky o různé délce. Mohou dosahovat 50 mm až 1 m. Čím jsou výběžky kratší, tím hustší bývá porost. Jsou schopny přežívat delší působení sucha i chladu, z tohoto důvodu se označují jako vytrvalé. Nejznámějšími zástupci jsou lipnice luční a kostřava červená (Svobodová 2013).
2. Výběžkaté druhy s nadzemními výběžky vytvářejí hustou spleť výběžků na poruchu půdy. V pícninářství však nemají velký význam. Je pro ně typické, že nesnáší přísušky (Hrabě 2004). Z tohoto důvodu přirozeně rostou spíše na vlhkých stanovištích, kde lépe obrůstají. V porostech obvykle potlačují růst nadzemních výběžků sousední rostliny. Do této skupiny patří např. psineček psí, psineček výběžkatý a lipnice obecná (Svobodová 2013).

Podobně jako u výběžkatých trav se i trsnaté trávy dále dělí buď na hustě trsnaté nebo volně trsnaté trávy:

1. Hustě trsnaté trávy se vyznačují kompaktními vystoupavými trsy, díky kterým většinou nejsou schopny vytvořit zapojený porost, pokud ovšem nejsou ve směsi s druhy výběžkatými. Poměrně dobře snáší nepříznivé podmínky jako sucho, extrémní teploty, zastínění, nízké pH a nedostatek živin. Vývin ze semene je pomalý, ale po založení porostu bývají dlouholeté až vytrvalé (Svobodová 2013). V pícninářství však nemají velký význam kvůli nízké kvalitě píce, naopak bývají označovány za druhy plevelné. Mezi charakteristické zástupce patří např. metlice trsnatá a smilka tuhá (Hrabě 2004).
2. Volně trsnaté trávy jsou nejdůležitějšími druhy pícních trav. Mohou být také lukrativní z důvodu snadného semenářství (Šantrůček 2003). Tvoří volnější trsy, oproti hustě trsnatým druhům lépe zapojují porost. Vývoj ze semen mají rychlejší, avšak vytrvalost mají omezenou. Oproti hustě trsnatým také nejsou příliš odolné vůči stresům a mají vyšší nároky na vodu a živiny. V příznivých podmínkách dobře obrůstají. Pokud nejsou ve směsi s výběžkatými druhy, nedokážou vytvořit zapojený porost (Svobodová 2013). V pícninářství dosahují vysokých výnosů a dobré kvality. Maximální produkce bývá už v 1.-4. roce. Patří sem např. jílky, kostřava luční, bojínka luční, srna laločnatá a ovsík vyvýšený (Hrabě 2004).

3.1.3 Trávníky

Mimo hospodářské využití plní trávy také funkci dekorativní a estetickou. Tvoří důležité prvky v sadovnické tvorbě a parcích. Ve velkoměstech přispívají ke zlepšení životního prostředí díky svým hygienickým funkcím; např. pohlcují prach a mají vliv na vzdušnou vlhkost. Trávníky také neodmyslitelně patří ke sportovištím, letištím a svahům u dálnic. Dělíme je na extenzivní a intenzivní. Extenzivní se kosí pouze jednou až dvakrát a nevěnuje se jim žádná zvláštní péče, kdežto intenzivní se obvykle během vegetace kosí alespoň desetkrát a je potřeba je přihnojovat dusíkatými hnojivy a zavlažovat. Jejich zakládání je nákladný a pracný proces. Kromě správné agrotechniky je nutné volit druhy vhodné pro dané stanoviště a druh užití. Používáme směsi složené ze druhů, které vytvářejí hustý travní drn, po kosení rychle obrůstají, odolávají sešlapání, málo si navzájem konkurují, potlačují plevely, mají úzké listové čepele a odpovídající barvu. V našich podmínkách směs sejeme od poloviny dubna do poloviny května nebo od poloviny srpna do poloviny září, kdy bývají vyšší srážky (Šašková 1993).

4 Stres

4.1 Obecná charakteristika stresu

Veřejnost vnímá stres především jako lidskou záležitost, která u lidí narušuje psychologické nebo emocionální procesy s možnými dopady na fyzické zdraví. Je zřejmé, že takový koncept se na rostliny neaplikuje jednoduše a je potřeba ho blíže specifikovat (Selye 1973).

Termín stres byl do biologie převzat původně z fyziky a mechaniky, kde vyjadřoval množství síly působící na jednotku plochy (Wardlaw 1972; Levitt 1972). Podobnost pojmu stres pocházejícím z fyziky a stresu používaném v biologii se dá znázornit na situaci, kdy vytvoříme určitý tlak na pružný materiál a efekt bude vratný, kdežto pokud vyvineme stejný tlak na materiál plastický, způsobí nenávratné změny, které mohou mít za následek zničení materiálu. Jedná se třeba o vystavení rostlin nevhodnému prostředí. Například kratšímu působení příliš vysoké teploty může rostlina do určité úrovně odolávat a následně pokračovat v růstu bez větších následků. Tento příklad se podobá působení tlaku na pružný materiál. V případě, že je rostlina vystavena příliš vysoké teplotě delší dobu či čelí příliš vysokým hodnotám, pravděpodobně jí to trvale poškodí nebo zemře. Tento případ zase představuje působení tlaku na plastický nebo tvrdý materiál, který se následkem ohýbání ohne či zlomí (Kranner et al. 2010). Pokud je tato změna reverzibilní, označuje se jako elastická deformace neboli „elastic strain.“ Jestliže změnou dojde k nenávratnému poškození jedná se o tzv. plastickou deformaci (plastic strain; Schulze et al. 2005). V současném pojetí stresové fyziologie bývá však pojem strain nahrazován označením stresová reakce (Larcher 2001).

Podle Larchera (1987) lze stres charakterizovat jako stav, ve kterém nároky kladené na rostlinu způsobí destabilizaci funkcí, jejich následné uvedení do normálního stavu a zvýšení odolnosti. Pahlich (1993) uvádí, že stres je v tomto případě dočasný stav. Pokud se však překročí limity tolerance a rostlina ztratí schopnost adaptovat se, následuje permanentní poškození, v horším případě smrt. Míra poškození je závislá na síle a délce působení stresu.

1. Je nutné definovat rozdíl mezi stresem a stresorem. Stresové faktory – stresory, které působí na rostliny, je možné podle Cerkala (2011) rozdělit na biotické, které jsou představovány škůdci, chorobami a konkurencí; dále na abiotické. Mezi abiotické stresory řadíme teplotu vysokou a nízkou, vodu – její nadbytek i nedostatek, záření, chemickou i mechanickou zátěž. Poslední kategorií stresorů jsou tzv. ostatní stresory. Do této skupiny lze zařadit např. vliv elektrického a magnetického pole. Na toto členění navazuje práce Krannera et al. (2010), kteří konstatují, že abiotický stres je ten, který je způsoben neživými faktory (např. sucho, změny teplot a salinita) a biotický stres, který způsobují živé organismy (např. mikroorganismy, hmyz, herbivoři a jiné rostliny). Rostlinný stres je také možné rozdělit na „vnitřní stres“, který pochází přímo z rostliny a „vnější stres“, který se nachází mimo rostlinu. Vnitřní a vnější stres bývají označovány jako „stresové faktory“ a „stresy“ (Kranner et al. 2010).

Na základě účinku stresu lze stres klasifikovat na stesy s pozitivními účinky neboli „Eustress“ a stres s negativními účinky „Distress“ (Kranter et al. 2010).

2. Hlediska délky trvání stresu lze stres rozdělit na „krátkodobý stres“, který může rostlina překonat za pomoci adaptačních a aklimatizačních mechanismů a „dlouhodobý stres“, jehož výsledkem jsou nenávratné škody (Kranter et al. 2010).

Biotický stres je následek interakcí mezi rostlinou a jiným živým organismem, které vedou buď k částečnému poškození, které rostlina může překonat, nebo k závažnému poškození, které rostlina není schopna přežít. Téměř všechny druhy živých organismů mohou způsobovat biotický stres, včetně patogenních bakterií, hub, virů, hlístic a hmyzu (Kranter et al. 2010). Zvířata a rostliny rovněž způsobují biotický stres. Biotický stres způsobený mikroorganismy se však většinou projevuje ve formě bakteriálních, plísňových a virových chorob nebo parazitismem. Hmyz a zvířata způsobují fyzické škody vedoucí k zahubení rostlin, kdežto jiné rostliny způsobují stres konkurencí a fytoparazitismem. Dopad biotického stresu může zásadně ovlivnit funkce celé rostliny, včetně molekul, organel, buněk, pletiv, orgánů, celých rostlin, v některých případech i celých rostlinných populací (Peterson et al. 2001).

4.1.1 Mechanické poškození

Napadení savým hmyzem, ale taky ptáky a zvěří způsobují poškození pletiv rostlin. Malé rány narušují také obranný systém rostlin, jelikož umožňují sekundární infekci patogeny, které nejsou vybaveny penetračními orgány - jedná se např. o bakterie a houby (Sazzad 2007). Rostliny proto v mnoha případech reagují na rány podobným způsobem jako na napadení patogeny, aby se snížila pravděpodobnost sekundárních infekcí. Jako příklad lze uvést reakce rostlin na malé ranky na listech způsobené sacím ústrojím mšic nebo molic (Walling 2000). Aby rostlina zamezila vniku patogenů skrze vzniklá poškození a zabránila tak potencionálnímu vzniku sekundární infekce, dochází během několika minut po vzniku poškození k tzv. lokální reakci. Tato reakce zahrnuje mechanismy, které probíhají v místě poškození nebo jeho blízkosti. Jejím úkolem je regenerace poškozených pletiv, obrana proti býložravcům, zabránit úniku látek z rostliny a prevence drastických ztrát vody (Maleck & Dietricj 1999; Howe 2004; Bruce & Pickett 2007; Denness et al. 2011).

Sled událostí krátce po vzniku poškození začíná od iontové nerovnováhy a změn membránových potenciálů, signalizace Ca^{2+} , produkce reaktivních forem kyslíku (ROS), fytohormonů a kinázových aktivit (Maffei et al. 2007). Při lokální reakci jsou proteiny a oligosacharidy syntetizovány nebo uvolňovány z poškozené buněčné stěny. Oligogalakturonidy (OGA) v místě lokální reakce plní funkci signální molekuly pro jejich omezenou mobilitu. OGA modifikují expresi genů, zejména gen polygalakturanázy (Leon et al. 2001). Buněčné stěny jsou tak silnější kvůli depozici lignitu a kalózy (Denness et al. 2011). Rovněž byla pozorována zlepšená syntéza fenolických sloučenin (Somssich, Hahlbrock 1998). Mezi reakce na mechanické poškození patří také depolarizace membrány zvýšením

intralekulárních hladin fosforylace vápníku a proteinů (Chico et al. 2001; Leon et al. 2001; Zimmermann et al. 2009).

Patogeny jsou parazitické organismy, které způsobují choroby rostlin. Jde o široké spektrum mikroorganismů jako jsou bakterie, houby a viry, ale třeba také prvoky a hlístice. Patogenní choroby po celém světě každoročně způsobují nezanedbatelné ztráty na výnosech plodin (Baker et al. 1997; Agrios 2005; Sazzad 2007). Parazitické organismy obvykle využívají hostitelskou rostlinu jako zdroj potravy a úkryt, kde se vyvinou a následně rozmnožují, což často hostitelské rostlině způsobuje nevratné změny v metabolismu, habitu apod., které mohou vést i k smrti jedince. Poškození způsobené patogeny je způsobeno především získáváním živin z hostitelské rostliny, požíváním různých orgánů a fyzickým poškozením, jako jsou různé velké rány (Agrios 2005). Kromě toho patogeny způsobují značné poškození vylučováním toxických látek, které vedou k poškození pletiv hostitelské rostliny nebo k vyvolání stresové reakce. Tato interakce mezi patogenem a hostitelem je bitvou na biochemické a molekulární úrovni, která vede k funkčním metabolickým a fyziologickým změnám, které mají za následek poruchy růstu, tvaru, zhoršenou produkci nebo dokonce smrt hostitele (Baker et al. 1997; Sazzad 2007).

Na stres způsobený vnikem toxinů může však rostlina reagovat např. tvorbou fytoalexinů. Produkce fytoalexinů je jedním ze složitých mechanismů, kterým rostlina projevuje svou odolnost vůči chorobám (Gusman et al. 2018). Fytoalexiny jsou antimikrobiální a často oxidační látky syntetizované rostlinami. Tyto látky se rychle hromadí v oblastech patogenní infekce (Jeandet et al. 2013). Jako důležitá součást celkové aktivní obranné strategie rostlin vedly efektivní koncentrace těchto látek u rostlin k rychlé produkci, vhodné modifikaci nebo akumulaci látek toxických pro patogeny (Singh 2002).

Sousedící rostliny si navzájem konkurují v získávání nezbytných zdrojů. Stres vyvolaný konkurencí může probíhat v rámci jednoho druhu, jiných kultivovaných druhů nebo planě rostoucími rostlinami a plevely či rostlinami zaplevelujícími. Například výsledkem příliš vysokého výsevu bývá přehoustlý porost populace jednoho druhu, což způsobí, že rostliny mezi sebou bojují o vodu, prostor, světlo a živiny v půdě (Peterson a Higley 2000). Intenzita stresu vyvolaného konkurencí záleží na hustotě populace a dostupnosti zdrojů. Tento typ stresu vede ke snížení výnosu plodiny, kvalitě semen a může vést ke zhoršení růstu, případně i smrti, pokud se jedná o skutečně velmi hustý porost. Podobně jako u konkurence v rámci jednoho druhu mohou rostliny také čelit konkurenci a s ní spojenému stresu s jinými druhy, zejména s plevely.

Podle odhadů je konkurenceschopnost plevelů zodpovědná za 10-15 % ztrát na výnosech hospodářských plodin po celém světě (Froud-Williams 2003). Na rozdíl od konkurence v rámci jednoho druhu konkurence s plevelnými druhy nesouvisí tolik s hustotou setí, ale především se způsobem hospodaření, agrotechnikou a kontrolou zaplevelení. Nevhodná příprava nebo použití nevhodných či nevhodně dávkovaných herbicidů vystavuje plodiny riziku zaplevelení a snížení výnosu (Peterson and Higley 2000; Lehoczky and Reisinger 2003).

Poslední dobou je důležitým vnějším faktorem, na který rostliny nejsou evolučně přizpůsobeny, znečištění životního prostředí způsobené člověkem. Znečištění životního prostředí silně ovlivňuje růst a vývoj rostlin, jakož i stav celých přírodních a zemědělských

rostlinných společenstev v lokálním, regionálním i globálním měřítku. Kyselé deště, zvýšená koncentrace ozonu v ovzduší, vyčerpání ozonové vrstvy ve stratosféře, intenzifikace ultrafialového záření a globální oteplování jsou antropogenní procesy, které mohou nepředvídatelným způsobem ovlivnit rostliny i zvířata (Fuhrer et al 1989; Pickering & Owen 1997; Kerr & McElroy 1993; Hoffman & Persons 1997). Kromě přímého dopadu znečištění životního prostředí na rostliny bylo prokázáno, že znečišťující látky snižují odolnost rostlin proti přírodním faktorům jako je teplota, vlhkost atd. Účinky znečišťujících látek se mohou lišit v závislosti na podmínkách prostředí (Cumming et al. 1989; Dueck et al 1994; Sutinen 1994). Doposud byla soustředěna pozornost na účinky škodlivých látek nebo jiných stresových faktorů na lesy (Muller et al. 1999). V současnosti je však věnována větší pozornost účinkům znečištění životního prostředí na růst a produktivitu pěstovaných plodin (Fuhrer et al 1989; Adaros et al 1991, Duchovskis 1998). Přestože se v důsledku mezinárodního úsilí v posledních desetiletích snížily emise znečišťujících látek, jako jsou sloučeniny síry a dusíku, zůstává okyselování prostředí velmi závažným problémem. Kromě přímého dopadu na rostliny způsobuje okyselování půd zvýšenou toxicitu a absorpci rizikových látek. Rostliny pěstované na kyselých půdách (pH pod 4,5) akumulují několikrát více rizikových látek, než když rostliny pěstované na půdách neutrálních nebo zásaditých (Antanaitis et al 1996). Kromě abiotických faktorů by měla analýza integrovaného účinku různých stresorů na rostliny zahrnovat také analýzu biologických proměnných, jako je hustota porostů rostlin. Konkurenční stres se zvyšuje s rostoucí hustotou populace. Konkurencí se obecně rozumí negativní dopad výskytu určitých rostlin na růstové podmínky ostatních rostlin. Tento negativní dopad je způsoben tím, že určitá rostlina utlačuje ostatní rostliny tím, že jim znesnadňuje příjem životně důležitých přírodních zdrojů jako je např. voda, světlo nebo živiny. Například v lesích rostoucích ve znečištěném prostředí byl růst některých druhů stromů citlivějších na znečišťující látky zcela potlačen konkurencí (Juknys 1993). Předpokládá se, že antropogenní vlivy povedou k významné ztrátě diverzity rostlin a vytvoří rostlinná společenstva, kde budou dominovat plevelné druhy (Tilman & Lehman 2010).

Každá rostlina má své optimální podmínky pro růst, pomocí kterých je schopna dosáhnout produkční fáze a dokončit svůj životní cyklus reprodukci. Abiotický stres je výsledkem nebiologických faktorů, většinou environmentálních nebo výživových, které mají zásadní vliv na růst, reprodukci a život rostlin (Shao et al. 2009). Jedná se například o výkyvy v zásobě vody a živin, povětrnostní podmínky, teplotu a salinitu (Kranner et al. 2010). Abiotický stres je fyzické povahy a lze jej vyjadřovat pomocí fyzikálních termínů (Peterson et al. 2001). Jak již bylo zmíněno, abiotický stres může na rostlinu působit krátkodobě, nebo dlouhodobě, proto může mít na rostliny pozitivní účinky označované jako „Eustress“, nebo negativní účinky označované jako „Distress“ (Kranner et al. 2010). Abiotický stres je hlavní příčinou snižování výnosů důležitých zemědělských plodin o více, než 50 % (Wang a kol. 2013).

Vodní deficit je jedním z hlavních abiotických stresorů, který přímo ovlivňuje všechny aspekty růstu a vývoje rostlin, způsobuje dehydrataci a vede ke snížení výnosů plodin. Hlavním následkem nedostatku vody je metabolická a osmotická nerovnováha, která vede ke ztrátě turgoru a uzavření průduchů (Zhu 2001; Sazzad 2007). To omezuje absorpci oxidu uhličitého,

což má za následek potlačení buněčného růstu a snížení fotosyntézy (Shinozaki and Yamaguchi-Shinozaki 2000).

Teplota je dalším významným stresorem, který má na rostlinu vliv od klíčení semen až do reprodukce (Kranner et al. 2010). Změny okolní teploty mohou způsobovat stres vedoucí k trvalému poškození nebo smrti. Každý rostlinný druh má jiné nároky na teplotu prostředí. Díky tomu lze určit, kde na Zemi se jednotlivé druhy mohou vyskytovat. Rozsah denních teplot, se kterými se rostliny mohou setkat, se pohybuje mezi -70 až 60 °C (Sazzad 2007). Teplota může způsobovat stres rostlin dvěma způsoby – příliš nízkou teplotou (chlad, mráz) a příliš vysokou teplotou. Extrémní pokles teploty pod optimální hodnoty pro růst způsobuje silné mechanické a fyzické poškození rostlin. Pokud teplota klesne pod nulu, začnou se tvořit krystalky ledu nejdříve v mezibuněčných prostorech, později kvůli nižšímu bodu tuhnutí i v intracelulárních tekutinách. To vede k tlaku na buněčné stěny a membrány s následkem jejich narušení (Olien and Smith 1977; Sazzad 2007). Dalším následkem nízkých teplot je poškození mrazem, které způsobuje vysychání buněk, ke kterému dochází, když se zmrzlá tekutina nebo voda v buňkách pohybuje do mezibuněčných prostorů. K tomu dochází kvůli zvýšenému vodnímu potenciálu mimo buňku způsobeným tvorbou ledu (Thomashow 1999; Sazzad 2007). Na molekulární úrovni způsobuje chlad poškození membrány, lýzu buněk, molekulární srážení a produkci reaktivních forem kyslíku (Sazzad 2007; Thomashow 1998, 1999; Pearce 1999). Vystavení rostlin vysokým teplotám zpomaluje růst a snižuje rychlost příjmu živin, zatímco vystavení extrémním teplotám může vést k tepelnému šoku. Extrémně vysoké teploty zvyšují rychlost výparu z průduchů a způsobují vadnutí, po delší době trvalé poškození nebo smrt. Dále mají extrémně vysoké teploty vliv na vitalitu různých orgánů, zejména těch, které se podílí na reprodukci a opylování. Například snižuje životaschopnost pylu a blizen, což značně komplikuje schopnost opylení. Na molekulární úrovni způsobuje tepelný šok expresi jinak neprojevovaných proteinů, modifikuje frekvenci transpozice DNA a způsobuje denaturaci proteinů (Peterson a Higley 2000).

4.1.2 Salinita

Zasolení, neboli salinita je způsobeno přítomností nadměrného množství ve vodě rozpustných solí, jako je síran sodný (Na_2SO_4), dusičnan sodný (NaNO_3), chlorid sodný (NaCl), uhličitan sodný (NaHCO_3 a Na_2CO_3), síran draselný (K_2SO_4), síran vápenatý (CaSO_4), síran hořečnatý (MgSO_4) a chlorid hořečnatý (MgCl_2) (Flowers et al. 1977; Sazzad 2007).

4.1.3 Hypoxie a anoxie

Dostupnost vody pro rostliny je nezbytná. Naopak nadměrné množství vody v okolí kořenů může být škodlivé až smrtelné (Sazzad 2007). Stres z nadbytku vody dusí kořeny zamezením přenosu volného kyslíku mezi půdou a atmosférou (Drew 1997). Podmáčené půdy jsou vždy důsledkem povodní, silných dešťů nebo tání ledu a sněhu během zimy i po ní. V důsledku snížení výměny plyných látek bývá v těchto půdách omezené množství volného kyslíku (Jackson a Colmer 2005). Rostliny vystavené hypoxii používají alternativní spotřebu

sacharidů a anaerobní metabolismus, jakož i alternativní orgány pro výměnu kyslíku a plynů, např. listy nebo adventivní kořeny (Fukao a Bailey-Serres 2004). Hypoxie a anoxie jsou částečnou nebo úplnou absencí volného kyslíku z půdy. Jak hypoxie, tak anoxie do značné míry ovlivňují růst, vývoj a výnosy plodin (Vartapetian et al. 2003). Podobně jako stres ze sucha hypoxie způsobuje uzavření průduchů a vadnutí jako obranný mechanismus využívaný rostlinou ke snížení škodlivých účinků nedostatku kyslíku. Rovněž snižuje rychlost fotosyntézy, metabolismu a transpirace (Crawford a Braendle 1996). Jedním z hlavních důsledků hypoxie je tvorba reaktivních forem kyslíku (ROS) v rostlinných pletivech kvůli prvotnímu nedostatku kyslíku a jeho následné dostupnosti (Blokhina et al. 2003; Farnese et al. 2016).

Reaktivní formy kyslíku (ROS) jsou molekuly, které se tvoří v důsledku různých typů stresu. ROS mohou vznikat za podmínek salinity, sucha, teplotního šoku, hypoxie a oxidačního stresu. Peroxid vodíku (H_2O_2), superoxidový anion (O_2^-) a hydroxylový ion (OH^-) jsou jedny ze známých molekul ROS, které způsobují poškození membrán a makromolekul (Blokhina et al. 2003; Sazzad 2007; Farnese et al. 2016).

Za účelem snížení účinků toxických látek ROS rostliny využívají několik antioxidantních obranných kroků, aby se zvýšila jejich tolerance vůči různým stresovým faktorům. Rostlinné buňky primárně používají několik antioxidantů k indukci enzymů, jako je chloramfenikol acetyltransferáza (CAT), superoxiddismutáza (SOD), askrobát peroxidáza (APX), glutathionreduktáza a neenzymové molekuly, jako je askrobát, glutathion, karotenoidy a antokyany (Mittler 2002; Gould et al. 2002; Blokhina et al. 2003; Sazzad 2007). Kromě toho několik dalších molekul vykazuje antioxidantní účinky a funguje jako zachytávače ROS, jedná se např. o proteiny a amfifilní molekuly (Noctor and Foyer 1998; Gould et al. 2002; Blokhina et al. 2003; Sazzad 2007; Farnese et al. 2016).

Sluneční záření je základním faktorem pro produkci energie a metabolitů rostlin pomocí fotosyntézy. Rostliny se vyvíjejí způsobem, který jim umožňuje vyrovnat se s kolísáním světelné expozice. Období světelné expozice dynamicky kolísají v různých intervalech. Rostliny proto vyvíjejí mechanismy pro maximalizaci využití dostupného světla za podmínek nízkého slunečního svitu a další mechanismy, které jim umožňují vyhnout se škodlivým účinkům dlouhodobé expozice světla (Adamiec et al. 2008). Nízká úroveň světla může například způsobit nárůst listové plochy a růst rostliny do výšky, což rostlině umožní zachytávat více světla (Steinger et al. 2003). V případě vysoké intenzity světla se může rostlina ochlazovat otevřením průduchů, čímž zvýší rychlost transpirace. To může po delší době vést ke snížení vodního potenciálu a zapříčinit tak částečné uzavření průduchů (Singhal 2017). Je zřejmé, že omezená dostupnost světelné nebo sluneční energie snižuje u rostlin energii a produkci metabolitů zpomalením procesu fotosyntézy a vede ke zpomalení rychlosti růstu a snížení výnosu plodin. Dlouhodobé vystavení světelné nebo sluneční energii způsobuje potenciální riziko fotopoškození a zvýšené produkce ROS (Barta et al. 2004; Adamiec et al. 2008).

4.2 Fáze stresu rostlin

Když jeden nebo více druhů stresu naruší optimální podmínky rostliny, rostlina použije speciální mechanismus k detekci této změny zvaný „stresový vjem“. Existuje několik

mechanismů vnímání stresu, které rostliny používají v závislosti na druhu, orgánu a typu stresu (Kranner et al. 2010).

Například stres způsobený větrem a světlem ovlivňuje nadzemní části rostliny, zatímco zasolení a sucho ovlivňují podzemní části rostliny, což v každém případě spouští odlišné mechanismy vnímání stresu. Nejznámější modely vnímání stresu pro chemický a radiační stres jsou vazby receptor-substrát a receptor-foton (Verslues a Zhu 2005). Stresový vjem je první odezva rostliny po vystavení stresorům, která spouští odpovídající reakce na stres. Existují čtyři hlavní fáze rostlinného stresu a následujících reakcí. Vše nasvědčuje tomu, že jsou závislé na trvání a intenzitě stresoru (Lichtenthaler 1998; Kranner et al. 2010).

První fází je poplachová fáze, což je stresová reakce, která probíhá na základě rozpoznání změny v podmínkách optimálních pro růst. Pro tuto fázi bývá charakteristické odchýlení od standardních rostlinných funkcí, klesající vitalita a vyšší míra katabolismu (Lichtenthaler 1998).

Na rostlinu působí často několik stresorů zároveň, ty pak společně mohou vyvolat poplachovou fázi. Například v letních dnech bývají rostliny vystaveny vysoké teplotě, nedostatku vody a vysoké intenzitě světla, jejich společné působení pak vyvolává reakci na stres (Kranner et al. 2010). V takové situaci pak rostliny aktivují mechanismy, které jim pomohou do jisté úrovně stres zvládat. Akutní poškozením mohou utrpět pouze rostliny, které tento mechanismus buď nemají vůbec nebo není příliš účinný (Lichtenthaler 1998). Na poplachovou fázi navazuje druhá fáze, fáze restituční.

V restituční fázi, známé také jako rezistentní fáze, rostlina reaguje na stresory, které stále ovlivňují její růst a reprodukci prostřednictvím adaptačních, opravných a otužovacích mechanismů (Lichtenthaler 1998). Mechanismy tolerance vůči stresu aktivované ve fázi poplachové, stejně jako procesy adaptační, opravné a otužovací, vedou k vytvoření nového fyziologického standardu, který je optimální pro stresové podmínky. Každá rostlina je však rezistentní pouze do určité úrovně. Pokud stresor působí příliš dlouho nebo je úroveň stresu příliš vysoká, rostlina vstoupí do další fáze (Lichtenthaler 1998). Touto fází je fáze vyčerpání. Rostliny vstupují do fáze vyčerpání, známé jako konečná fáze, pokud jsou vystaveny dlouhému působení stresoru nebo příliš vysoké úrovni stresu, na něž mechanismy pro zvládání stresu už zkrátka nestačí (Lichtenthaler 1998). Výsledkem je postupná ztráta vitality. Pokud budou tyto vlivy působit i nadále, rostlina bude silně poškozena nebo zemře. Míra poškození závisí také na druhu rostliny, orgánu, délce působení a dávce stresu (Lichtenthaler 1998).

Fáze regenerace nastupuje tehdy, když jsou stresory působící na rostlinu odstraněny před dominancí procesu permanentního stárnutí, může rostlina regenerovat a obnovit fyziologické standardy (Lichtenthaler 1998; Kranner et al. 2010). Obnova fyziologických standardů umožní rostlině přežít. Trvalé poškození způsobené dlouhým nebo příliš silným působením stresu však nebude odstraněno. Rozsah trvalých následků závisí na stupni vyčerpání v době odstranění stresoru (Lichtenthaler 1998). Rostlina, která přežije bývá často zakrslá a mívá omezenou schopnost reprodukce. Mimo jiné reakce na stresory obvykle odstartují fyziologické, biochemické a molekulární procesy (Lichtenthaler 1998; Shao et al. 2009; Kranner et al. 2010).

Jako příklad lze uvést reakci na stres způsobený suchem, kdy fyziologické reakce rostlin představují signály z kořenů do nadzemní části, úprava turgoru, uzavření průduchů na listech, snížení koncentrace oxidu uhličitého, zpomalení fotosyntézy a celkové rychlosti růstu. Na

biochemické úrovni se jedná např. o snížení fotochemického využití energie, akumulaci metabolitů, zvýšení počtu antioxidantních enzymů a snížení akumulace reaktivních forem kyslíku (ROS). Na molekulární úrovni mohou reakce na salinitu představovat expresi genů reagujících na stres a zvýšení koncentrace kyseliny abscisové (ABA) a syntézu specifických proteinů. Souvisí s odolností vůči suchu a regulací množství genů vázaných na několik metabolických drah (Reddy et al. 2004; Shao et al. 2007, 2009).

4.3 Interakce mezi různými druhy stresu

Rostliny bývají vystaveny několika druhům stresu zároveň, což ztěžuje identifikaci a charakterizaci stresorů a omezuje schopnost porozumět jednotlivým stresorům a následně s nimi účinně pracovat (Peterson and Higley 2000). Nicméně několik výzkumných projektů se zaměřilo na tuto problematiku a ukázalo, že vztah mezi stresory lze důsledně studovat a popsat. Studie dále ukázaly, že vztahy mezi stresory jsou jedním z faktorů, které ovlivňují reakci rostlin na stres (Higley et al. 1993). Jak již bylo zmíněno, na rostlinu obvykle působí několik stresorů současně. Například letní období je charakteristické pro horké a suché dny s prodlouženou denní dobou. V tomto období mohou být rostliny vystaveny stresu z vysokých teplot, sucha a vysoké intenzitě světla najednou.

Interakce mezi stresy znamená, že jednotlivé druhy stresu jsou na sobě závislé nebo že účinek jednoho z nich závisí na druhém. Například účinek stresu způsobený hmyzem závisí na věku rostliny, poškozeném orgánu, podmínkách prostředí a existenci jiného organismu, který může poškození využít k vyvolání jiného typu stresu (Lichtenthaler 1998; Peterson and Higley 2000; Atkinson and Urwin 2012).

Všeobecně se rozlišují dvě hlavní formy interakcí stresorů rostlin. První případ nastane, když výskyt druhého stresoru změní reakci rostlin na první stresor. Druhou formou interakce stresorů je situace, kdy výskyt konkrétního stresoru mění výskyt jiného stresoru. Například když se skrz poškození způsobené hmyzem do rostliny dostane bakteriální infekce (Higley et al. 1993).

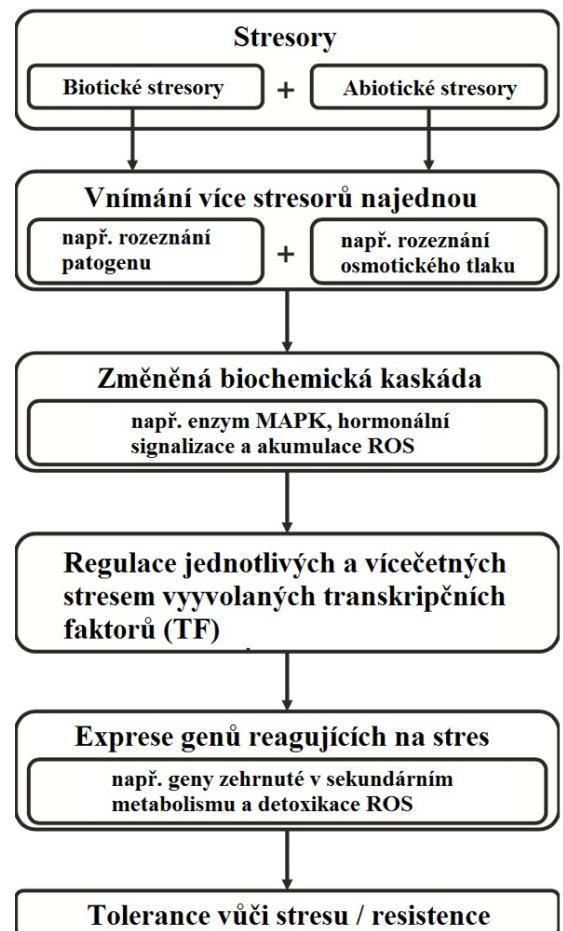
Higley et al. (1993) navrhli klasifikaci typů interakcí mezi stresory. Rozdělili je do tří hlavních typů a několika podtypů:

1. **Nezávislost:** reakce rostlin na každý stresor nejsou ovlivněny výskytem dalšího stresoru.
2. **Interakce nebo závislost:** reakce rostlin na další stresor jsou ovlivněny výskytem dalšího stresoru.
 - a) **Interakce reakcí na stres:** reakce rostlin na více druhů stresu se nerovnájí součtu reakcí na jednotlivé stresy. To značí, že fyziologické a molekulární procesy ovlivněné stresy jsou ve vzájemném vztahu s poškozením.
 - b) **Interakce výskytu stresu:** reakce rostlin na další stres v důsledku existence prvního stresu.
1. **Falešné vztahy:** neschopnost určit povahu vztahu mezi dvěma nebo více stresory.
 - a) **Falešná nezávislost:** špatná identifikace více stresorů jako na sobě navzájem závislých, které jsou ve skutečnosti na sobě nezávislé.

b) Falešná interakce: špatná identifikace více stresorů jako na sobě navzájem nezávislých, které jsou ve skutečnosti na sobě závislé.

Nedávné studie molekulární biologie potvrzují, že reakce rostlin na jeden stresor je odlišná od reakce na více stresorů (Atkinson and Urwin 2012). To dokazuje, že účinky nelze sčítat. Místo toho může mít existence jednoho stresoru zesilující nebo omezující účinek na náchylnost k jinému stresoru. Biotický a abiotický stres může vzájemně reagovat pomocí složitých hormonálních signálů, které vedou k synergickým nebo antagonistickým účinkům proti sobě navzájem (Rizhsky et al. 2004).

Obrázek 2 znázorňuje klíčové události spojené s reakcí na více stresorů na molekulární úrovni. Tok událostí, ke kterým dochází v reakci na více stresorů, např. kombinaci biotických a abiotických stresů.



Obrázek 2 - Události, ke kterým dochází v reakci na více stresorů, např. kombinaci biotických a abiotických stresů (Atkinson a Urwin 2012).

4.4 Míra rostlinného stresu

Zkoumání stresových reakcí a odezvy tolerance vyžaduje přesné měření změn vlastností a úrovní exprese pro srovnání mezi normálními podmínkami a stresem. Tento krok je klíčový pro pochopení účinků stresu a tolerančních mechanismů, rovněž pro odhad vrchní a spodní hranice tolerance vůči stresorům (Kruse et al. 2011; Minina et al. 2013). Rozlišujeme tři hlavní typy měření úrovně stresu rostlin:

1. První typ hodnotí průměrnou životaschopnost rostlin. Životaschopnost rostlin ve stresu je srovnávána s průměrnou životaschopností rostlin v běžných podmínkách.
2. Druhý typ se zaměřuje na hodnocení změn v konkrétním biologickém procesu, jako je fotosyntéza nebo buněčná signalizace na stresor (Brunce 2009).
3. Poslední typ hodnocení funguje na molekulární úrovni, zabývá se měřením změn exprese genů a proteinů (Fan et al. 2013; Singh and Jwa 2013; Wang et al. 2013a), změny fosforylace bílkovin (Vialaret et al. 2014) nebo metabolické změny (Saruyama et al. 2013).

4.5 Stres a evoluce rostlin

Stres, zejména abiotický, je hlavní hnací silou evoluce rostlin. Je tomu tak z důvodu působení extrémního selekčního tlaku, kdy rostlina vystavená stresovým podmínkám musí bojovat o přežití (Jackson et al. 2008). Teplota, složení vody a půdy jsou tři hlavní determinanty výskytu rostlin po celém světě. Tyto determinanty mají přímý vliv na život rostlin a jejich schopnost snášet stres. Každý z nich může na rostliny působit prostřednictvím dvou opačných typů extrémního stresu jako je sucho a záplavy, extrémní teplota a chlad nebo absence či nadbytek živin v půdě (Amtmann et al. 2005; Jackson et al. 2008). Pod takovým tlakem mohou přežít pouze druhy rostlin vybavené adekvátními mechanismy pro zvládání stresu, které během dlouhého evolučního procesu neustále vyvíjejí (Beerling 2007)

Za účelem zkoumání mechanismů tolerance vůči stresu vyvinutých rostlinami během evoluce hledali biologové modelový organismus vhodný pro výzkum extrémních podmínek (Amtmann et al. 2005). *Thellungiella halophila*, rostlinný druh, který se botanicky nejvíce podobá huseníčku rolnímu (*Arabidopsis thaliana*), byl navržen jako vhodný extremofilní modelový organismus, jelikož snáší extrémní chlad, sucho a salinitu (Bressan et al. 2001; Inan et al. 2004; Taji et al. 2004). *Thellungiella halophila* pomohl při objevování a lepšímu porozumění několika mechanismům tolerance a adaptace na stres, jakož i při zkoumání vztahu mezi stresem a evolucí (Song et al. 2013). Tyto mechanismy jsou blíže popsány v další kapitole. Byl také využit ke studiu tolerance rostlin vůči salinitě (Wang et al. 2013b), citlivosti k soli (Nah et al. 2009), tolerance k boru (Lamdan et al. 2012), tolerance vůči fosfátům (Pei et al. 2012), tolerance vůči stresu k nedostatku nebo nadbytku vody (Arbona et al. 2010) a při identifikaci genů tolerance vůči stresu (Wang et al. 2010).

5 Salinita

Značná část půd po celém světě je ovlivňována obsahem soli. Jedná se buď o salinitu nebo sodicitu. Většinou je salinita přirozená, avšak nemalé množství pozemků se potýká se salinitou způsobenou zavlažováním rostlin a odlesňováním pozemků za účelem následného obhospodařování (Szabolcs 1989). Zavlažovací systémy způsobily v mnoha zemích zasolení a degradaci půdy (Szabolcs 1989; Ghassemi et al. 1995). Ačkoli uměle zavlažované pozemky představují pouze 15 % celkové výměry zemědělské půdy, pochází z nich třetina celkové světové produkce potravin, jelikož dosahují dvojnásobných výnosů oproti pozemkům závislých na dešťové vodě (Munns 2005). Je tedy velmi nepravděpodobné, že se v blízké budoucnosti od umělého zavlažování upustí a bude označena jako „neudržitelná praktika“. Naopak, nedostatek zemědělské půdy a potřeba čelit předpokladu, že se v roce 2050 bude muset nějak uživit více než 9 miliard lidí pravděpodobně zvýší její použití. Problémy spojené se salinitou budou tedy i nadále velkou hrozbou pro produkci potravin 21. století (Shabala et al. 2012).

5.1 Klasifikace zasolených půd

Půda je označována jako zasolená, pokud elektrická vodivost nasyceného vodního extraktu (ECe) přesahuje hodnotu 4 dS m^{-1} (Richards 1954), což odpovídá 40 mM NaCl . Tato hodnota už u většiny plodin negativně ovlivňuje jejich výnos. Půdy jsou jen zřídka nasycené a koncentrace soli, se kterou přijdou do kontaktu kořeny rostlin mohou být několikanásobně vyšší, než u nasyceného extraktu (Rengasamy 2002), takže půda s hodnotou ECe 4 dS m^{-1} bude mít po většinu času koncentraci soli o hodnotách $80\text{--}100 \text{ mM NaCl}$, což už podstatně sníží výnosy většiny zemědělských plodin (Shabala et al. 2012).

Soli způsobující salinitu vznikají především zvětráváním hornin nebo vznikem malých kapének z vody oceánů, které se rozšiřují nad pevninu skrze vítr a déšť (Rengasamy 2002). Hlavním látkou zodpovědnou za salinitu je NaCl, ale někdy se mohou projevit také významné koncentrace Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} a CO_3^{2-} . Pronikání mořské vody do nízko položených přímořských oblastí může také představovat velký zdroj soli. Zasolení může nastat přirozeně (primární salinita) nebo jako výsledek lidské činnosti (sekundární salinita; Shabala et al. 2012). Přirozená salinita nastává tam, kde bývají nízké úhrny srážek a sůl zůstává v podloží. Sůl se může pohybovat dovnitř a ven z kořenové zóny se sezónními srážkami. Tento jev se označuje termínem „přechodná salinita“ (Rengasamy 2002). Tuto formu salinity nejsou schopny řešit běžné agronomické postupy. Na půdách, které se potýkají s tímto problémem lze zvýšit produktivitu pouze prostřednictvím šlechtění rostlin (Shabala et al. 2012).

K sodicitě dochází v půdách, ve kterých ionty Na^+ tvoří vysoké procento kationtů vázaných na jílové částice. Následně sodicita způsobuje ztrátu struktury půdy, tudíž se půda za mokra přemokří a za sucha ztvrdne. Sodické půdy ovlivňují růst rostlin, jelikož kořeny nemohou pronikat vrstvami, které jsou tvrdé nebo neobsahují kyslík (hypoxie), jak uvádí Qadir a Schubert (2002). Půda je sodická, pokud je procento výměnného sodíku vyšší než 15. Tato definice nahrazuje dřívější definici představenou Richardsem (1954), ve které byl termín

„sodický“ synonymem pro „alkalický.“ Většina sodických půd má hodnotu pH vyšší, než 7, přičemž pH závisí na tom, zda byla sodicita způsobena uhličitany, hydrogenuhličitany, chloridovými nebo síranovými formami solí (Szabolcs 1989). Některé sodické půdy jsou také salinické nebo trpí nedostatky chemického charakteru jako je např. velmi vysoké pH, toxicita způsobená borem, hliníkem a nedostatek mikroživin (Qadir a Schubert 2002; Rengasamy, 2002).

Podle odhadů se každou minutu 3 hektary orné půdy stanou neúrodnými z důvodu zasolení antropogenního vlivu (Zhu et al. 2005), což každý rok představuje 10 až 20 milionů hektarů (Choukr-Allah 1996; Hamdy 1996).

Existují dvě hlavní příčiny sekundární salinity. Jedním je umělé zavlažování a druhým odlesňování za účelem dalšího obhospodařování. Umělé zavlažování zahrnuje riziko zasolení z důvodu používání brakické (poloslané) vody, a přemokření kvůli nadměrnému promývání a následnému zvyšování hladiny podzemní vody (Rhoades et al. 1992). Množství soli odstraněné z půdy plodinami je zanedbatelné, takže se sůl hromadí v oblasti kořenů. Toto hromadění solí lze řídit promýváním a následným odvodněním. Rostliny s vyšší tolerancí vůči zasolení mají poloviční nároky na promývání oproti rostlinám citlivým (Rhoades et al. 1992), takže zvyšování tolerance rostlin vůči zasolení může značně snížit náklady na zavlažování (Halvorson 1990).

Salinita může být také způsobena hospodařením v suchých oblastech (Halvorson 1990). Příčina zasolení v suchých oblastech je způsobena odlesňováním z důvodu následného obhospodařování a nahrazení předchozí trvalé vegetace jednoletými plodinami. Nahrazení původní hluboce kořenicí vegetace mělce ořenicími jednoletými plodinami, případně pastvinami má za následek vlhčí podloží a odvodnění mimo dosah mělkých kořenů rostlin, což nakonec vede ke zvýšení hladiny podzemní vody. Toto odlesňování v oblastech s mírným úhrnem srážek (350-600 mm) způsobí stoupání hladiny podzemní vody a prosakování půdního roztoku s obsahem solí. Jednoleté plodiny díky ne tak hustému kořenovému systému nevyužijí veškeré srážky, díky čemuž se vsakuje více vody, než v případě původní vegetace. Salinitu suchých oblastí lze do jisté míry ovlivnit střídáním plodin. Zařazením hlubokokořenicích druhů, jako je např. vojtěška do osevního postupu může snížit hladinu podzemní vody (Dunin et al. 2001). Nicméně hlubokokořenicí i následné jednoleté plodiny by měli být tolerantní vůči zasolení, jelikož i po poklesu hladiny podzemní vody v půdě vždy zůstane určité množství soli (Shabala et al. 2012).

Jako další příčinu sekundární salinity lze uvést např. solení silnic. Tento nejnákladnější druh zimní údržby představuje v zemích se zimním obdobím významný zdroj salinity. Na solení silnic se používají především soli na bázi NaCl, které se aplikují na silnice za účelem prevence proti námraze nebo na již existující vrstvu sněhu či ledu, což způsobuje její tání. Sůl se během tání rozpouští ve vodě a vzniká solný roztok, který má nižší bod tuhnutí než voda. Tento roztok pak zabráňuje tvorbě dalšího ledu při poklesu teploty. Během oblevy se však solný roztok vsakuje do půdy v blízkosti silnic, kde způsobuje zasolení. Může také kontaminovat zdroje povrchových vod (Gould 2013).

5.2 Ekonomické dopady salinity

Salinita má značný dopad na produkci potravin v mnoha zemích světa. Lze jmenovat například USA, Austrálii, Čínu, Indii a Pákistán. Odhadované ztráty způsobené salinitou v zemědělství činí 27,3 miliard USD (Qadir et al. 2014).

Na problematiku zasolení zatím neexistují žádná snadná řešení. Tam, kde je zasolení půd způsobeno zavlažováním nebo odlesňováním (sekundární salinita) z důvodu následného obhospodařování, lze tento problém do jisté míry řešit přizpůsobením agrotechnických postupů, např. střídáním plodin nebo odvodněním (Shabala 2017).

V případě primární salinity, kdy je výskyt zasolených půd buďto přirozený, nebo zapříčiněn působením mořské vody (zvyšování hladiny v důsledku tání ledovců, vítr, srážky) lze produkci základních plodin zvyšovat pouze šlechtěním odrůd s vyšší tolerancí vůči solím. Vývoj halofytických plodin, jako je merlík čilský (obecně známý jako quinoa), je alternativním způsobem udržení celosvětové produkce potravin. Dalším alternativním způsobem je využití pícních trav odolných vůči zasolení pro založení pastvin na silně zasolených půdách. V případě dostatku vody je důležité z ekonomického hlediska pečlivě uvážit vývoj nových zavlažovacích systémů, který by měl zohledňovat enviromentální a sociální dopady jejich použití. I když je ve vodě použité pro umělé zavlažování nízký obsah solí, postupem času se ukáže, že zavlažovací systém způsobuje salinitu, a tak je jeho využití poměrně krátké (Szabolcs 1989).

5.3 Fyziologické reakce na salinitu

5.3.1 Osmotický stres

Koncentrace solí v půdě o hodnotě 4 dSm⁻¹ nebo 40 mM NaCl má osmotický tlak asi 0,2 MPa, což má vliv na schopnost rostlin přijímat vodu. Takový osmotický tlak způsobuje tzv. „flow on“ efekt, který prostřednictvím signálů uvnitř rostliny snižuje rychlost rozpínání buněk v rostlinných pletivech a otevírání průduchů na listech. Snížení stomatální vodivosti CO₂ zpomaluje rychlost fotosyntézy, což má za následek pomalejší růst listové plochy a tím i tok asimilátů do meristematických a růstových pletiv listů i kořenů. Nutno dodat, že listy tímto jevem bývají obvykle zasaženy více, než kořeny (Munns a Sharp 1993).

Snížená rychlost růstu listů po zvýšení salinity půdy je primárně způsobena účinkem osmotického tlaku v oblasti kořenů. Náhlé zvýšení salinity má za následek, že buňky v listech ztrácí vodu, ale tato ztráta objemu buněk a turgoru je přechodná (Passioura a Munns 2000). Během několika hodin buňky obvykle obnoví svůj původní objem a turgor díky úpravě osmotického tlaku, prodlužování buněk je ale přesto nadále omezené (Passioura a Munns 2000; Fricke a Peters 2002). V průběhu dní omezení prodlužování buněk a buněčné dělení zapříčinilo pomalejší růst listů. Jejich konečná velikost je také menší než je obvyklé.

U mírného stresu ze zasolení se v průběhu týdnů projeví inhibice větvení a v průběhu měsíců se projeví vliv na reprodukční schopnosti. Například rostliny začnou kvést příliš brzy nebo

nasadí méně květů. Během tohoto období může odumřít značná část starších listů. Produkce mladých listů však pokračuje (Shabala 2017).

Všechny tyto změny během vegetace jsou reakcemi rostlin na změnu osmotického tlaku způsobenou zasolením. Tyto reakce jsou podobné jako u rostlin, které čelí stresu způsobeným suchem. Snížení tvorby listové plochy je způsobeno výskytem solí v oblasti kořenů. Tvzení, že je tento jev do značné míry způsoben účinkem změny osmotického tlaku podporují experimenty, ve kterých se používají směsi solí, např. Hoaglandův roztok (Termaat a Munns 1986), samostatných solí jako je KCl, a neiontové rozpustné látky, např. amannitol nebo polyethylenglykol (PEG; Yeo et al. 1991). Všechna tato osmotika mají podobný kvalitativní účinek jako NaCl na tvorbu listů. Podobná situace nastává u kořenů, které jsou narozdíl od listů v přímém kontaktu se solemi. Kořeny však do jisté míry dokážou toxickým účinkům solí odolávat. Mají schopnost regulovat absorpci látek z půdy, díky čemuž jsou schopny vylučovat nadměrné množství solí (Shabala et al. 2012).

5.3.2 Iontová nerovnováha

Dalším negativním dopadem zasolení půd je toxicita kationtu Na^+ a iontová nerovnováha uvnitř buněčného cytosolu. Vzhledem k podobnosti fyzikálně – chemických vlastností mezi Na^+ a K^+ (iontový poloměr a energie iontové hydratace), dříve obsazených vazebných míst kationtem K^+ v důležitých metabolických procesech v cytoplazmě, jako jsou např. enzymatické reakce, syntéza proteinů a funkce ribozomů (Marschner 1995). S více než 50 cytoplazmatickými enzymy, které jsou aktivovány kationtem K^+ , je narušení metabolismu buňky velmi závažné u listových i kořenových pletiv. Salinita má také vliv na schopnost rostliny získávat a metabolizovat základní živiny, např. vápník, dusík, fosfor a hořčík. Tento proces ovlivňují následující faktory (Shabala and Cuin, 2008):

1. Vysoká koncentrace Na^+ v půdě značně snižují aktivitu spousty základních živin, díky čemuž se stávají pro rostliny méně dostupné. Přítomnost 100 mM NaCl v půdním roztoku způsobuje prakticky trojnásobný pokles aktivity Ca^{2+} (Shabala et al. 2012).

Na^+ si může konkurovat v místech absorpce s mnoha esenciálními kationty jako je K^+ , Mg^{2+} nebo NH_4^+ . To může mít vliv na nízkoafinitní (NSCC), a vysoceafinitní (HKT) transportéry (Shabala et al. 2012). Vysoceafinitní transportéry draslíku (HKT) patří do důležité skupiny integrálních membránových proteinů (IMP), které usnadňují transport kationtů přes plazmatické membrány rostlinných buněk. Ukázalo se, že někteří zástupci tohoto druhu proteinů jsou klíčoví pro tvorbu tolerance k zasolení důležitých plodin. HKT jsou schopny vylučovat ionty Na^+ z rostlin pomocí vzestupného transpiračního proudu xylému a k recirkulaci z listů do kořenů prostřednictvím floému, odkud je rostlina vyloučí (Waters et. al 2013). V době, kdy kationt Na^+ prochází plazmatickou membránou, dochází k významné membránové depolarizaci. Tato depolarizace termodynamicky zamezuje pasivní absorpci velkého množství esenciálních kationtů a

současně rapidně zvyšuje odtok některých z nich. Dochází k úniku K^+ iontů přes K^+ kanály, které jsou aktivované depolarizací směrem ven z buňky (Shabala et al. 2012).

2. Zvýšení de novo syntézy (DNSP) kompatibilních rozpuštěných látek využitých k osmoprotekci v podmínkách stresu způsobeného salinitou značně snižuje dostupné množství ATP, díky čemuž je absorpce kationtů s vysokou afinitou podstatně komplikovanější. To má za následek výrazné omezení schopnosti absorpce aniontů jako je např. NO_3^- nebo PO_4^{3-} , jelikož jejich transport je aktivován aktivitou H^+ - ATPázy (Shabala et al. 2012).

5.3.3 Oxidační stres

Oxidační stres je definován jako toxický účinek chemicky reaktivních forem kyslíku (ROS) na biologické struktury. Osmotický tlak ovlivňuje jak uzavírání průduchů rostlin tak i ukládání toxických iontů Na^+ v cytosolu. V podmínkách salinity tak zhoršuje proces fotosyntézy a snižuje schopnost rostliny plně využít světlo, které bylo absorbováno fotosyntetickými pigmenty. To vede k tvorbě ROS v chlorenchymu. Škodlivé účinky ROS jsou výsledkem jejich schopnosti způsobit peroxidaci lipidů v buněčných membránách, poškození DNA, denuraci bílkovin, oxidaci sacharidů, rozklad pigmentu a zhoršení enzymatické aktivity (Scandalios 1993; Noctor & Foyer 1998).

Hlavními zdroji vzniku ROS jsou peroxidace a aminoxidáza buněčné stěny, NADPH oxidáza v plazmatické membráně a intracelulární oxidáza a peroxidace v mitochondriích, chloroplastech a peroxisomech (Shabala et al. 2012).

Obecně se produkci ROS v podmínkách stresu ze salinity přisuzuje narušení dvou klíčových metabolických procesů. Těmi jsou fotosyntéza a respirace. Rostliny reagují na stres způsobený salinitou snížením vodivosti průduchů, aby se minimalizovala ztráta vody. Výsledkem je, že množství absorbovaného světla převyšuje požadavky fotosyntézy (Ozgur et al. 2013). To ovlivňuje rychlost přenosu elektronů fotosystémy rostlin a vede ke zvýšené produkci ROS (především $O_2^{\cdot-}$ a 1O_2), jak uvádí Allakhverdiev et al. (2002).

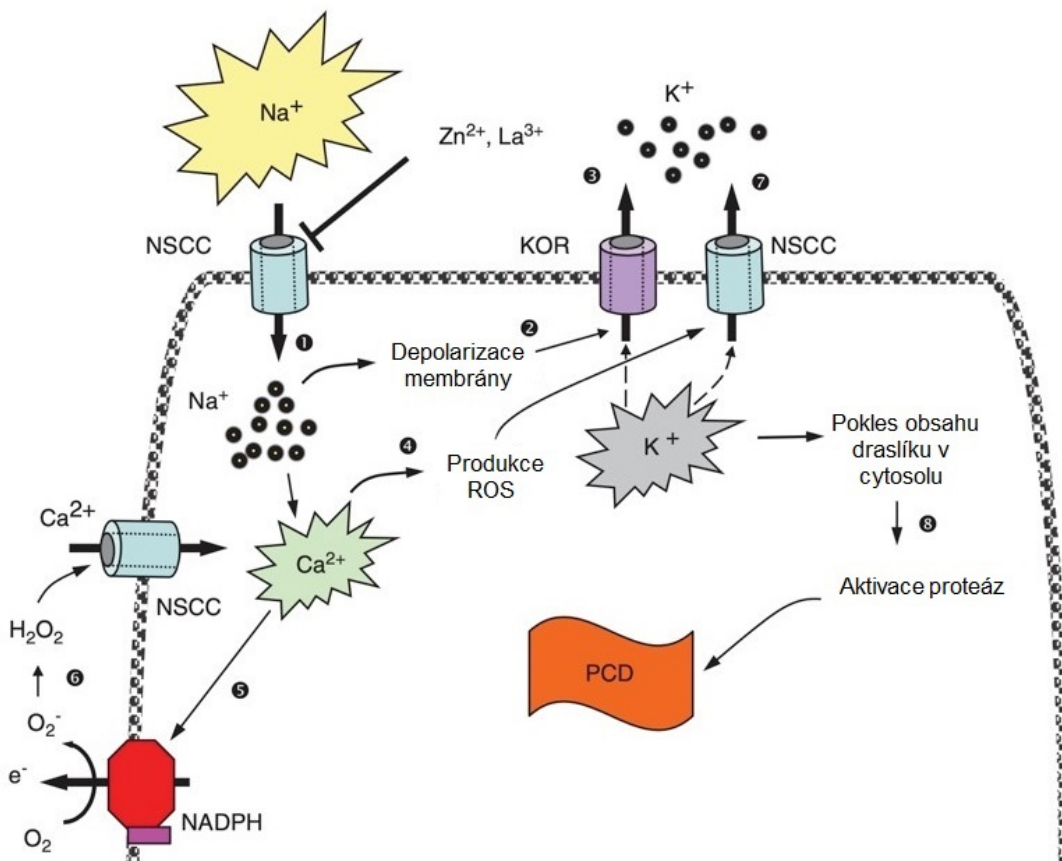
Mitochondriální dýchání je dalším hlavním zdrojem produkce ROS vyvolané zasolením. Nadměrná redukce ubichinonu během stresu způsobeného salinitou umožňuje únik elektronů z komplexů I a III mitochondriálního transportního řetězce elektronů na molekulární kyslík, což vede k produkci O_2 (Noctor et al. 2007; Miller et al. 2010).

Druhy halofytických rostlin, které jsou přirozeně tolerantní vůči solím zvyšují (Ottow et al. 2005) aktivitu alternativní oxidázy (AOX) k odstranění elektronů ze zásoby ubichinonů a jejich přenosu na kyslík za vzniku H_2O , za účelem detoxikace ROS (Millar et al. 2011). Například nadměrně exprimující alternativní oxidáza (*Ataox1a*) u huseníčku (*Arabidopsis* sp.) v podmínkách stresu způsobeného salinitou snížila tvorbu ROS a zlepšila růst o 30-40 % (Smith et al. 2009).

Důležité je, že produkce ROS v podmínkách salinity se vyskytuje nejen v pletivech listů, ale i kořenů (Luna et al. 2000; Mittler 2002; Miller et al. 2008). Výzkum ukázal, že u huseníčku

(*Arabidopsis* sp.) vedlo vystavení kořenů koncentraci 100 mM NaCl k 2,5 až 3 násobnému zvýšení tvorby hydroxylových radikálů, zatímco 250 mM NaCl spustilo 4-5 násobné zvýšení HO• (Demidchik et al. 2010). Akumulace ROS v kořenech probíhá velmi rychle (během několika minut) a má okamžitý a významný dopad na metabolismus buněk. Nejprve ROS přímo aktivují kanály plazmatické membrány propustné pro Ca²⁺ a spouští tak jeho absorpci (Demidchik et al. 2003). Výsledné zvýšení cytosolického Ca²⁺ aktivuje NADPH oxidázu a způsobuje další zvýšení Ca²⁺ v cytosolu prostřednictvím mechanismů pozitivní zpětné vazby (Lecourieux et al. 2002).

Je také známo, že ROS aktivují určitou třídu kanálů tzv neselektivních kationtových kanálu (NSCC), které jsou propustné pro K⁺ (Demidchik et al. 2003), což vede k výraznému úniku K⁺ (Shabala et al. 2006). Celkově vzato trvalé zvýšení cytosolického Ca²⁺ a vyčerpání zásoby K⁺ aktivují káspázám podobné proteázy a spouští programovanou buněčnou smrt (Shabala 2009). Tento proces je níže znázorněn na obrázku 3. Z něho je patrné, že vlivem ROS se zvýší koncentrace Ca²⁺ a následně se z cytosolu vyčerpají zásoby K⁺ skrz NSCC. To aktivuje proteázy, což má za následek buněčnou smrt. Důležité je, že programovaná smrt buněk (PCD) vyvolaná salinitou je pozorována do jedné hodiny po nástupu stresu. To je srovnatelné s dopadem osmotického stresu vyvolaným salinitou (Shabala et al. 2012).



Obrázek 3: Model ionově specifické signalizace během PCD v rostlině (Shabala 2009).

5.4 Dopady na vývoj a růst

Přítomnost solí v půdním roztoku inhibuje růst rostlin ze dvou důvodů:

1. Soli obsažené v půdním roztoku snižují schopnost rostliny přijímat vodu pomocí kořenů, což způsobuje snížené růstové schopnosti. Tento jev se nazývá osmotický efekt, případně vodní deficit způsobený zasolením (Shabala et al. 2017).
2. Jestliže rostlina přijme nadměrné množství solí v transpiračním proudu, buňky v transpirujících listech budou poškozeny, což pravděpodobně způsobí další omezení růstových schopností. Tento jev se nazývá efekt přebytku iontů ze zasolení (Greenway & Munns 1980). Definice tolerance rostlin vůči salinitě je obvykle uváděna jako procentuální produkce biomasy v zasolené půdě v porovnání s rostlinami v půdě nezasolené po delším období růstu. U pomalu rostoucích, dlouho žijících nebo planých druhů se mnohdy těžko posuzuje pokles produkce biomasy, z toho důvodu se obvykle používá procentuální přežití (Shabala et al. 2012).

Solí v půdním roztoku snižují tvorbu a růst listů, v menší míře i růst kořenů a snižují stomatální vodivost, což má negativní dopad i na fotosyntézu (Munns 1993). Buněčné a metabolické procesy, které se na tom podílejí jsou podobné jako v případě rostlin v podmínkách stresu způsobeným suchem (Munns 2002). Rychlost tvorby nových listů je závislá na vodním potenciálu půdního roztoku, stejně tomu je i v případě rostlin trpících stresem ze sucha (Shabala et al. 2012).

Solí se nehromadí v meristematických pletivech v koncentracích, které by způsobovaly inhibici růstu. Meristematická pletiva jsou zásobována z floému, který však soli nerozvádí a rychle se prodlužující buňky pojmu sůl, která přichází xylémem do vakuol. Soli, které rostlina absorbuje tedy nemohou přímo inhibovat růst nových listů.

Solí zvyšují rychlost stárnutí listů. Pokud jsou soli vedeny do transpirujících listů příliš dlouho, způsobí to vysoké koncentrace Na^+ a Cl^- , jejichž následkem dochází k odumírání listů. Úroveň odumírání listů je pak zásadní pro přežití rostliny. Jestliže rostlina nadále vytváří nové listy rychleji, než odumírají listy staré, má dostatek asimilujících listů pro následnou tvorbu květu a semen, ačkoli jejich tvorba může být omezena. Pokud je ale rychlost odumírání listů vyšší, než rychlost produkce nových, není jisté, zda rostlina přežije tak dlouho, aby byla schopna vytvořit semena. V případě jednoletých rostlin se jedná o urychlení přechodu do generativní fáze, dokud mají stále dostatečnou listovou plochu k zajištění potřebného množství asimilátů. U vytrvalých druhů existuje možnost vstoupit do dormance a přežít tak stres (Shabala et al. 2017).

Zmíněné dvě reakce způsobují dvoufázovou růstovou reakci rostlin na salinitu v průběhu času (Munns 1993; Munns et al. 1995). První fáze redukce růstu je vyvolána přítomností solí v kořenové zóně, přičemž její projev je poměrně rychlý.

Následuje druhá fáze redukce růstu, u které obvykle trvá déle, než se rozvine. Tato reakce způsobuje vnitřní poškození. Počáteční redukce růstu je způsobena osmotickým efektem solí v oblasti kořenů a tím, co odlišuje rostlinu citlivou k zasolení od zasolení snášenlivější rostliny – neschopností v průběhu času zamezit vzniku toxických hladin solí v transpirujících listech (Shabala et al. 2012). Rostliny absorbují Na^+ a Cl^- různých koncentracích. Glykofyty obvykle hynou při koncentracích, které halofyty snášejí. Například naměřená hodnota Na^+ koncentrace v listech u halofytní rostliny solničky přímořské (*Suaeda maritima*) představovala

500-600 mM. Rostlina vykazovala optimální růst. Vnější koncentrace NaCl byla 340 nM (Yeo & Flowers, 1980). Naopak např. rýže (*Oryza sativa*) nedokáže snášet delší působení koncentrace Na⁺ nad 100 mM (Ul haq et al 2013).

5.4.1 Porucha fotosyntézy

Nejdramatičtější a poměrně snadno měřitelnou reakcí rostlin na salinitu je pokles stomatální vodivosti. Stomatální reakce jsou bezpochyby vyvolané působením změny osmotického tlaku v kořenové zóně vlivem salinity. Ta má rychlý dopad na stomatální vodivost. Nejdříve přechodně naruší vodní režim rostlin a krátce nato dochází k lokální syntéze kyseliny abscisová (ABA; Fricke et al. 2004).

Krátkodobé zvýšení ABA bylo detekováno ve fotosyntetických pletivech ječmene do 10 minut od přidání 100 mM NaCl (Fricke et al. 2006). Rychlost nárůstu koncentrace ABA poukazuje spíše na syntézu in situ, než na transport ABA z kořenů. Nicméně snížená rychlost transpirace se však do několika hodin ustálí, zatímco zvýšená koncentrace ABA v pletivech se dostává na původní hodnotu (Fricke et al. 2004, 2006). Tato reakce uzavření průduchů je pravděpodobně zapříčiněna signály z kořenů a je známá i v případě rostlin vystavených suchu (Davies et al. 2005).

Rychlost fotosyntézy vyjádřena na jednotku listové plochy se u rostlin v podmínkách salinity často nemění, i když je stomatální vodivost snížena (James et al. 2002). Tento paradox je vysvětlen změnami v anatomii buněk, které vedou k menším a silnějším listům a mají za následek vyšší hustotu chloroplastů na jednotku listové plochy. Je-li rychlost fotosyntézy místo na jednotce listové plochy vyjádřena prostřednictvím množství chlorofylu, lze obvykle měřit její zpomalení způsobenou salinitou. V obou případech však zmenšení listové plochy v důsledku salinity znamená, že fotosyntéza rostlin je vždy snížena (Shabala et al. 2012).

Důležitou součástí resistance rostlin vůči salinitě, ale i suchu a ostatním abiotickým stresorům je schopnost rozptýlit přebytečné záření (Chaves et al. 2009). Účinky vodního stresu na fotosyntézu, ať už kvůli nízké půdní vlhkosti nebo vysoké salinitě půdy, jsou buď přímé (např. omezení difuzní vodivosti průduchů a mezofylu a změny fotosyntetického metabolismu), nebo sekundární, jako je oxidativní stres, který může být způsoben různými typy stresu (Chaves et al. 2009). Při vysoké salinitě se mohou soli hromadit i v listech. Soli se mohou hromadit v apoplastech a dehydrovat mezofylové buňky, mohou se hromadit v cytoplazmě a inhibovat enzymy, které se podílejí na metabolismu sacharidů nebo se hromadit v chloroplastech a ovlivňovat fotosyntetické procesy. (Munns and Tester, 2008). Toxický účinek Na⁺ může působit přímo na fotosystémy nebo na pH homeostázu (Shabala et al. 2012).

5.5 Fyziologická a genetická rozmanitost reakcí rostlin na salinitu

5.5.1 Obecná klasifikace

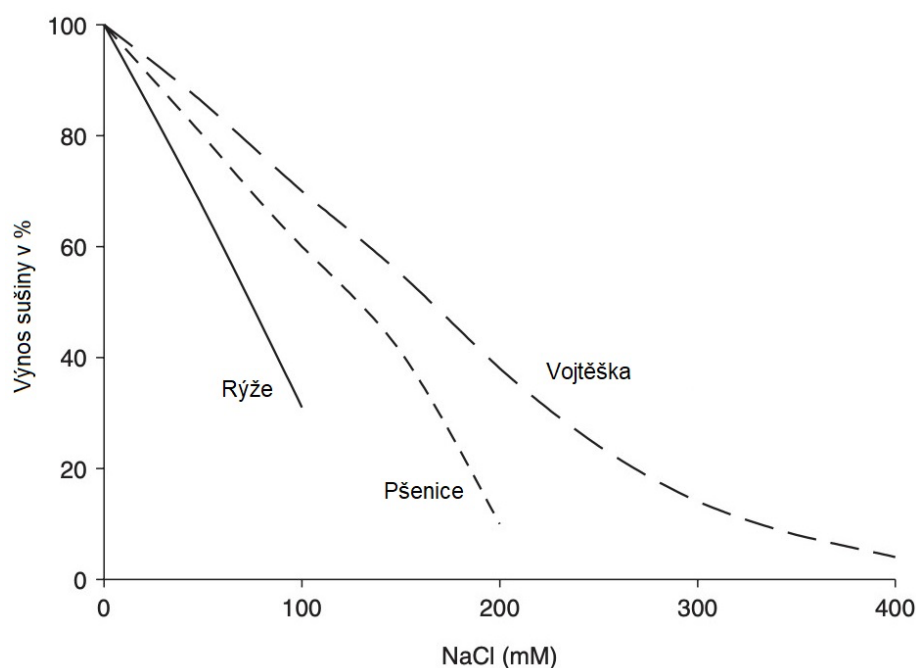
Jednotlivé druhy rostlin se výrazně liší svou snášenlivostí k zasolení. Z hlavních zemědělských plodin jsou k zasolení nejvíce tolerantní plodiny jako je ječmen, bavlník, cukrovka, řepka; méně tolerantní je pak pšenice; zatímco rýže a většina druhů luskovin jsou velmi citlivé.

Následkem zasolení u luskovin dochází k značnému snížení výnosu. Salinita má u luskovin negativní vliv na klíčení a růst rostlin, symbiózu s hlízkovými bakteriemi (*Rhizobium* sp.), vývoj hlízek na kořenech a schopnost fixovat vzdušný dusík (van Hoorn et al. 2001). Snížení výnosu je u luskovin také spojeno se sníženou schopností fixace uhlíku (Flexas et al. 2004), narušenou hormonální regulací, nutriční nerovnováhou, specifickými iontovými a osmotickými efekty (Yadav et al. 1989; El Sayed 2011), opožděným kvetením a sníženým počtem květů a nasazených lusků (Khan et al. 2016a). Negativní dopad salinity na klíčení luskovin je způsoben inhibicí absorpce vody nebo toxickým účinkem iontů na embryo (Okcu et al. 2005; Farooq et al. 2015). Například u vigny čínské (*Vigna unguiculata*) působení stresu ze salinity inhibovalo aktivity hydrologických enzymů α - a β - amylázy, což podstatně snížilo klíčivost semen (Filho et al. 1995). Osmotický stres vyvolaný přítomností soli v půdě může také vést k sekundární dormanci semen (Munns and James 2003). Vyšší intracelulární koncentrace Na^+ a Cl^- narušují buněčný metabolismus ve fázích růstu a dělení (Keshavarzi 2011), což inhibuje klíčení a vede ke ztrátě klíčivosti semen. Například zvýšení koncentrace z 0 na 180 mM NaCl snížilo klíčení semen u fazolu obecného (*Phaseolus vulgaris*) o 50 % (Bayuelo-Jimenes et al. 2002). Ještě vyšší náchylnost k zasolení než během klíčení vykazují luskoviny při vzcházení a pozdějších fázích růstu (Al-Mutata 2003). Například u fazolu obecného (*Phaseolus vulgaris*) způsobil stres ze zasolení snížený výskyt a aktivitu hlízkových bakterií, jejich předčasné odumírání (Matamoros et al. 1999), což inhibovalo biologickou fixaci N (Cordovilla et al. 1994; Delgado et al. 1994).

U semen luskovin dochází k mobilizaci škrobu především při vzcházení, kdy jsou rostliny velmi citlivé na stres ze salinity (Flowers 2004). Například i při relativně nízké koncentraci 25 mM NaCl se snížil růst cizrny beranní (*Cicer arietinum*) o 71 %. Tato růstová omezení jsou často přisuzována snížení vodního potenciálu v pletivech, což u buněk snižuje dostupnost vody (Sehrawat et al. 2013a, b; Garg and Bhandari 2016) a následné uzavření průduchů, snížení fotosyntézy a inhibici růstu (Garg & Manchanda 2009). Stres způsobený salinitou u luskovin také narušuje biologickou fixaci a absorpci dusíku (Frechilla et al. 2001; Rabie & Almadini 2005), což snižuje zásobu dusíku v rostlinách. Biologická fixace probíhá v hlízkách utvořených na kořenech rostlin. Tento mechanismus je však velmi citlivý k přítomnosti solí

Tři nejrozšířenější obiloviny světa jsou pšenice, rýže a kukuřice. Pšenice dokáže snášet zasolené půdy až do hodnoty 150 mM NaCl (15 dS/m). Ale to však pouze v případě, že ve vývojových fázích, kdy bývá nejcitlivější, jako je např. metání, má dostatek vody, ať už

srážkové nebo z umělých závlah. Rýže je mnohem citlivější k zasolení. Na obrázku 4 jsou znázorněny rozdíly vlivu NaCl na výnos sušiny u plodin citlivých (rýže), středně odolných (pšenice) a odolných (vojtěška; Shabala et al. 2017). K výraznému snížení výnosu u většiny odrůd rýže obvykle stačí hodnota zasolení 30 mM (3 dS/m^{-1} ; Eynard et al. 2005). U rýže se mění tolerance k salinitě během vývojových fází. Plodina je relativně tolerantní během klíčení (Khan et al. 1977). Mladé rostliny krátce po vzejití již však začínají být citlivé (Lutts et al 1996). Okamžitou reakcí vzešlých rostlin na vysokou koncentraci soli v kořenové zóně je osmotický efekt, který snižuje schopnost přijímat vodu z půdy. Osmotický stres také narušuje vodní režim rostliny a způsobuje ztrátu vody z buňky, což postupně snižuje růst a dělení buněk, transpiraci, růst listové plochy, fotosyntézu a růst (Hasanuzzman et al. 2013; Muns & Tesler 2008). Přítomnost vysoké koncentrace soli (NaCl) v kořenové zóně také snižuje růst vlivem toxického působení Na^+ a Cl^- , které jsou nadměrně absorbovány. Vysoké hodnoty Na^+ navíc způsobují chlorózu, nekrózu a předčasné stárnutí dospělých listů, čímž redukuje listovou plochu a tím omezují i fotosyntézu, která je pokračování růstu takto zasažených rostlin (Muns & Tesler 2008; Hasegawa et al 2000). V pozdějším stádiu způsobují přítomnost vysoké koncentrace Na^+ a Cl^- , osmotický stres snížená rychlost fotosyntézy kumulativně oxidační stres nadprodukcí ROS, která je také odpovědná za snížení růstových schopností rýže v podmínkách salinity (Hasanuzzman et al. 2013; Mishra et al. 2013). Co se týká kukuřice, úroveň její tolerance je zhruba uprostřed mezi pšenicí a rýží. Zdaleka nejvyšší tolerancí z nejvýznamnějších světových plodin má ale vojtěška (Shabala et al. 2017).



Obrázek 4: Reakce růstu na salinitu tří nejdůležitějších plodin na světě (upraveno Munns 2007).

Komplexní přehled tolerancí k zasolení pro jednotlivé zemědělské plodiny, pastevní směsi a zahradní rostliny poskytuje Maas a Hoffmann (1977). Podle těchto autorů mezi tolerantní rostliny lze zařadit např. ječmen setý (*Hordeum vulgare*) a cukrovku (*Beta vulgaris*).

subsp. vulgaris). Vlivem salinity v porovnání s nestresovaným prostředím snižuje ječmen výnos o 5 % a cukrovka o 5,9 %. Naopak na straně druhé mezi rostliny, které jsou vůči salinitě citlivé patří např. fazol obecný (*Phaseolus vulgaris*) a jahodník (*Fragaria* spp.) U fazolu obecného se výnos v porovnání s nestresovaným prostředím snižuje o 19 % a v případě jahodníku o 33 %.

5.6 Genetická variabilita mezi halofyty

Halofyty jsou původní flórou zasolených půd. Vyskytují se například v prostředí řek ústících do moří a zbytků solných jezer v pouštích. Cévnaté halofytycké rostliny lze najít v mnoha rostlinných čeledích kvetoucích rostlin, včetně trav, keřů a stromů (Flowers and Colmer, 2008). Známé halofyty jsou mangrovy a různé druhy lebed (*Atriplex nummularia*, *Atriplex amnicola*).

Termín „halofyt“ znamená „solimilná rostlina“, což vzniklo na základě pozorování skutečnosti, že existují rostliny, které pro dosažení optimálních růstových podmínek vyžadují určité množství soli. Některé potřebují 10-50 mM NaCl, aby dosáhly maximálního růstu. Jsou ale také halofyty jako je *Atriplex nummularia*, kterým se nejlépe daří v půdách s koncentrací 200 mM NaCl. Na obrázku 5 jsou graficky znázorněny rozdíly vlivu NaCl na výnos sušiny u tří zástupců halofytů ve srovnání s jedním zástupcem glykofytů. Halofyty, které se přirozeně vyskytují v blízkosti slané vody snášejí ještě vyšší koncentrace (Shabala et al. 2012).

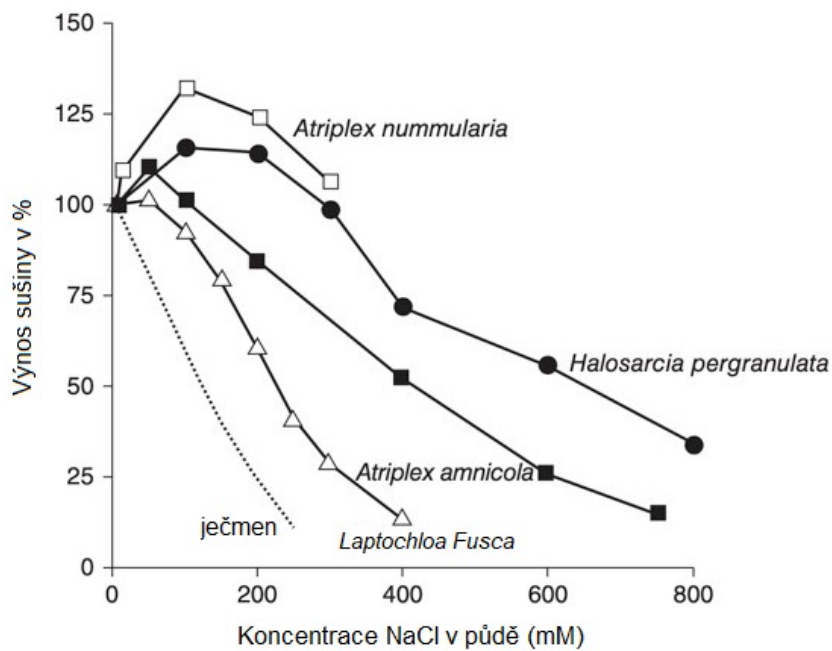
Vzhledem k tomu, že NaCl je nejrozpustnější a nejrozšířenější solí, tak se u všech rostlin vyvinuly mechanismy, které regulují její akumulaci a selekci ve prospěch jiných běžně dostupných živin jako jsou K^+ a NO_3^- . Ve většině rostlin jsou ionty Na^+ a Cl^- účinně vylučovány kořeny, během příjmu vody (Munns 2005).

Halofyty jsou schopny vylučovat soli při podstatně vyšší míře zasolení, než jejich protiklad glykofyty. Například ječmen přímořský (*Hordeum marinum*) je schopen vylučovat Na^+ i Cl^- i při koncentraci 450 mM NaCl. Protože salinita je běžným rysem sušších půd, není nijak překvapivé, že se u rostlin vyvinuly mechanismy, díky kterým odolávají nízkému vodnímu potenciálu půd, který je způsoben jak salinitou, tak suchem. Z tohoto důvodu je schopna odolávat osmotickému stresu většina glykofytů, např. ječmen marimum (*Hordeum marinum*) i halofytů, např. *Atriplex nummularia* (Shabala et al. 2012).

Je zajímavé, že v rámci halofytů převládají rostliny dvouděložné. Jednoděložné rostliny mají slabou nebo žádnou pozitivní růstovou reakci na salinitu. Většina halofytů přesto kumuluje ve svých pletivech vysoké koncentrace NaCl, což samo o sobě podstatně zvyšuje hmotnost sušiny rostlin (Shabala et al. 2017).

Například soli přispěly asi k 10 % nárůstu hmotnosti sušiny *Atriplex nummularia* pěstované v pro tento druh přibližně optimálních podmínkách s koncentrací NaCl 200 mM. Koncentrace soli v listových pletivech halofytů může být vyšší, než 500 mM, což je mnohem

vyšší hodnota, než maximální koncentrace zjištěná u glykofytů. Analýza listové šťávy některých z halofytů ukazuje, že koncentrace NaCl u nich může dosahovat až 1 M NaCl. (Shabala et al. 2012).



Obrázek 5 - Reakce růstu na salinitu čtyř halofytů ve srovnání s jedním z nejodolnějších glykofytů - ječmenem (*Hordeum vulgare*). Zástupci halofytů jsou větvenka hnědá (*Leptochloa fusca*), dva zástupci z rodu lebeda - *Atriplex amnicola*, *Atriplex nummularia* a *Halosarcia pergranulata*. (převzato z <http://plantsinaction.science.uq.edu.au/edition1/?q=content/17-3-halophytes-and-adaptation-salt>)

5.7 Genetická variabilita mezi glykofyty

Pšenice (*Triticum aestivum*) je nejpěstovanější obilovinou na světě. Je středně odolná vůči suchu a salinitě. Společně s ječmenem setým (*Hordeum vulgare*) patří mezi nejčastěji seté obiloviny v aridních a semiaridních oblastech. Velká část pšenice je pěstovaná pomocí umělého zavlažování. Plochy pšenice závislé na dešťových srážkách jsou však důležité a do budoucna se počítá s jejich zvyšováním z důvodu celosvětového úbytku vodních zdrojů na umělé zavlažování. Jelikož se často pšenice pěstuje na aridních nebo semiaridních oblastech po celém světě, je pravděpodobné, že její produkce bude časem ovlivněna salinitou, ať už způsobenou umělým zavlažováním nebo přírodními procesy (Munns 2007). Pšenice setá je, v porovnání s ostatními obilovinami, středně odolná vůči salinitě. Na pozemcích, kde úroveň salinity dosahuje 10 dS m⁻¹ (zhruba 100 mM NaCl), uhynie rýže (*Oryza sativa*) ještě před tím, než dosáhne plné zralosti. Na rozdíl od rýže pšenice setá dosáhne plné zralosti, ačkoli pravděpodobně se sníženým výnosem. I ječmen (*Hordeum vulgare*), který je nejodolnější obilovinou vůči zasolení, uhynie po dlouhodobém vystavení koncentraci soli vyšší než 250 mM NaCl (ekvivalent 50% koncentrace mořské vody). Některé odrůdy ječmenu byly schopny snášet i větší úroveň zasolení a dosáhnou až 50 % výnosu oproti kontrolnímu vzorku v podmínkách 320 mM NaCl (Chen et al. 2007). Pšenice naduřelá (*Triticum turgidum*) snáší salinitu mnohem hůře, než pšenice setá (Munns et al., 2006). Některé planě rostoucí druhy pšenice mají schopnost řídit transport Na⁺ do listů (Colmer et al 2006). Ke zvýšení tolerance k zasolení se používají dva

transportéry (Nax1 a Nax2), které pocházejí planě rostoucích pšenice (Muns 2007). Rýže je nejdůležitějším zdrojem potravy lidské populace. Rýže je obzvláště citlivá na zasolení. Její výnos se snižuje na polovinu už při ECe 6 dsm^{-1} (Maas a Hoffman 1977). Rýže se vyvinula ve sladkovodních močálech, díky čemuž je přizpůsobena podmínkám podmáčení, ale nikoli salinity. Tato skutečnost značně omezuje produkci rýže v přímořských deltách. K odrůdám rýže tolerantním vůči zasolení patří tradiční indické krajové odrůdy Pokkali a Nona Bokra, které pocházejí z ústí řek v Indii (Munns 2007). Geny těchto odrůd se používají ke šlechtění odrůd vůči tolerantním k salinitě (Zeng et al. 2004).

6 Závěr

- V přímořských oblastech je významným zdrojem salinity slaná voda.
- Největší podíl na sekundárním zasolení mají zavlažovací systémy a odlesňování za účelem následného obhospodařování.
- V důsledku růstu lidské populace se předpokládá nárůst plochy plodin pěstovaných na uměle zavlažovaných pozemcích.
- Hlavní negativní dopady salinity na rostliny jsou oxidační stres, osmotický stres a iontová nerovnováha.
- Každá rostlina je jinak tolerantní k zasolení. Důležité obiloviny patří mezi plodiny citlivé.
- V současné době se za nejefektivnější způsob řešení problému zasolených půd považuje šlechtění rostlin.

7 Literatura

- Adamiec M, Drath M, Jackowski G. 2008. Redox state of plastoquinone pool regulates expression of *Arabidopsis thaliana* genes in response to elevated irradiance. *Acta Biochim Pol* **55**:161–173.
- Adaros G, Weigel HJ, and Jager HL. 1991. Single and Interactive Effects of Low Levels of O₃, SO₂, and NO₂, on the Growth and Yield of Spring Rape. *Environ. Pollut.* **72**:269–286.
- Agrios G. 2005. *Plant Pathology*. Elsevier, London.
- Al-Mutata M. 2003. Effect of salinity on germination and seedling growth of chickpea (*Cicer arietinum*) genotypes. *Int. J. Agric. Biol.* **5**:226–229.
- Allakhverdiev SI, Nishiyama Y, Miyairi S, Yamamoto H, Inagaki N, Kanasaki Y, Murata N. 2002. Salt stress inhibits the repair of photodamaged Photosystem II by suppressing the transcription and translation of *psbA* genes in *Synechocystis*. *Plant Physiology* **130**: 1443–1453.
- Amtmann A, Bohnert HJ, Bressan RA. 2005. Abiotic stress and plant genome evolution. Search for new models. *Plant Physiol* **138**:127–130.
- Antanaitis A, Tamulis T, and Žemaitis A. Mikroelementai dirvožemyje ir augaluose. *Zemes kio Mokslai* **2**:53–59.
- Arbona V, Argamasilla R, Gómez-Cadenas A. 2010. Common and divergent physiological, hormonal and metabolic responses of *Arabidopsis thaliana* and *Thellungiella halophila* to water and salt stress. *J Plant Physiol* **167**:1342–1350
- Atkinson NJ, Urwin PE. 2012. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *J Exp Bot* **63**:3523–3543.
- Baker B, Zambryski P, Staskawicz B, Dinesh-Kumar SP. 1997. Signaling in plant-microbe interactions. *Science* **276**:726–733.
- Barta C, Kálai T, Hideg K, et al. 2004. Differences in the ROS-generating efficacy of various ultraviolet wavelengths in detached spinach leaves. *Funct Plant Biol* **31**:23.
- Bayuelo-Jimenes JS, Debouck DG, and Lynch JP. 2002. Salinity tolerance in *Phaseolus* species during early vegetative growth. *Crop Sci.* **42**:2184–2192.
- Beerling D. 2007. *The Emerald Planet: How Plants Changed Earth's History*. Oxford University Press, Oxford.
- Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt KV. 2003. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Ann Bot* **91**:179–194.
- Bressan RA, Zhang C, Zhang H, et al. 2001. Learning from the *Arabidopsis* experience. The next gene search paradigm. *Plant Physiol* **127**:1354–1360.
- Brown GE. 2011. US Department of Agriculture, Agricultural Research Service. Available from <http://www.ars.usda.gov/Services/docs.htm?docid=8908> (accessed April 2020).
- Bruce TJA, Pickett JA. 2007. Plant defence signalling induced by biotic attacks. *Curr. Opin. Plant. Biol.* **10**: 387–392.

- Cerkal R. 2011. Stresy a produkční výkonnost polních plodin. Mendelova univerzita, Brno. Available from https://web2.mendelu.cz/af_291_sklad/habilitacni_prednasky/habilitacni_prednaska_cerkal.pdf (accessed April 2021).
- Chaves MM, Flexas J, and Pinheiro C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* **103**: 551–560.
- Chico J, Chico M, Raices M, Tellez-Inon MT, Ulloa RM. 2001. A calcium-dependent protein kinase is systemically induced upon wounding in tomato plants. *Plant Physiol.* **128**:256–270.
- Choukr-Allah, R. 1996. The potential of halophytes in the development and rehabilitation of arid and semi-arid zones. Marcel Dekker, New York.
- Cordovilla MP, Ocana A, Ligeró F, and Lluch C. 1994. The effect of salinity on N fixation and assimilation in *Vicia faba*. *J. Exp. Bot.* **45**:1483–1488.
- Crawford RMM, Braendle R. 1996. Oxygen deprivation stress in a changing environment. *J Exp Bot* **47**:145–159.
- Cumming, JR, Fincher J, and Alscher RG. 1989. Ozone and the Winter Injury Hypothesis in Forest Decline, Air Pollution Effects on Vegetation, Including Forest Ecosystems. Noble, R.D. et al., Corvallis: US Government Printing Office 105–110.
- Davies WJ, Kudoyarova G, and Hartung W. 2005. Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *Journal of Plant Growth Regulators* **24**: 285–295.
- Delgado MJ, Ligeró F, and Lluch C. 1994. Effects of salt stress on growth and nitrogen fixation by pea, faba-bean, common bean, and soybean plants. *Soil Biol. Bio-chem.* **26**:371–376.
- Demidchik V, Shabala SN, Coutts KB, Tester MA, and Davies JM. 2003. Free oxygen radicals regulate plasma membrane Ca²⁺ and K⁺- permeable channels in plant root cells. *Journal of Cell Science* **116**: 81–88.
- Demidchik V, Cui T A, Svistunenko D, Smith S J, Miller A J, Shabala S, Sokolik A, and Yurin V. 2010. *Arabidopsis* root K⁺-efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death. *Journal of Cell Science* **123**: 1468–1479.
- Denness L, McKenna J., Segonzac C, Wormit A, Madhou P, Bennett M, Mansfield J, Zipfel C, Hamann T. 2011. Cell wall damage-induced lignin biosynthesis is regulated by a reactive oxygen species and jasmonic acid-dependent process in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* **156**: 1364–1374.
- Drew MC. 1997. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **48**:223–250.
- Duchovskis P. 1998. Problems of Resistance to Abiotic Factors of Horticulture Plants in Lithuania and Their Solution. *Sodininkyst ir Darzininkyst* **17**:3–11.
- Dueck TE, Bossen ME, and Elderson J. The Combined Influence of O₃ and NH₃ on Growth, Physiology and Drought Stress of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.), Air Pollution and Multiple Stress. Fredericton: Pimpsapefe, 95–112.

- Dunin F X, Smith C J, Zegelin S J, Leuning R, Denmead O T, and Poss R. 2001. Water balance changes in a crop sequence with lucerne. *Australian Journal of Agricultural Research* **52**: 247–261.
- El Sayed HESA. 2011. Influence of NaCl and Na₂SO₄ treatments on growth development of broad bean (*Vicia faba* L.) plant. *J. Life Sci.* **5**:513–523.
- Fan X-D, Wang J-Q, Yang N, et al. 2013. Gene expression profiling of soybean leaves and roots under salt, saline-alkali and drought stress by high-throughput Illumina sequencing. *Gene* **512**:392–402.
- Farnese F S, Menezes-Silva P E, Gusman G S, Oliveira J A. 2016. When bad guys become good ones: the key role of reactive oxygen species and nitric oxide in the plant responses to abiotic stress. *Front Plant Sci* **7**:471.
- Farooq M, Hussain M, Wakeel A, Siddique KHM. 2015. Salt stress in maize effects resistance mechanisms and management: a review. *Agronomy for Sustainable Development* **35**:461–481.
- Filho JE, Neto OBO, Prisco JT, Filho EG, and Nogueira CM. 1995. Effects of salinity in vivo and in vitro on cotyledonary galactosidases from *Vigna unguiculata* L. during seed germination and seedling establishment. *R. Bras. Fisiol. Veg.* **7**:135–142.
- Flexas J, Bota J, Loreto F, Cornic G, and Sharkey TD. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biol.* **6**:269–279.
- Flowers TJ. 2004. Improving crop salt tolerance. *J. Exp. Bot.* **55**:307–319.
- Flowers TJ, Troke PF, Yeo AR. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annu Rev Plant Physiol* **28**:89–121.
- Flowers TJ, and Colmer TD. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* **179**: 945–963.
- Frechilla S, Lasa B, Ibarretxe L, Lamsfus C, and Aparicio TP. 2001. Pea response to saline stress is affected by the source of nitrogen nutrition (ammonium or nitrate). *Plant Growth Regul.* **35**:171–179.
- Fricke W, Akhilarova G, Veselov D, and Kudoyarova G. 2004. Rapid and tissue-specific changes in ABA and in growth rate response to salinity in barley leaves. *Journal of Experimental Botany* **55**: 1115–1123.
- Fricke W, Akhilarova G, Wei W, Alexandersson E, Miller A, Kjellbom PO, Richardson A, Wojciechowski T, Schreiber L, Veselov D, Kudoyarova G, and Volkov V. 2006. The short-term growth response to salt of the developing barley leaf. *Journal of Experimental Botany* **57**: 1079–1095.
- Froud-Williams RJ. 2003. *Weed Competition*. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Fuhrer J, Egger A, Lehnher B, Grandjean A, and Tschannen W. 1989. Effects of Ozone on the Yield of Spring Wheat (*Triticum aestivum* L.) Grown in Open-Top Field Chambers, *Environ. Pollut.* **60**:273–289
- Fukao T, Bailey-Serres J. 2004. Plant responses to hypoxia — is survival a balancing act? *Trends Plant Sci* **9**:449–456.

- Garg N, and Manchanda N. 2009. Role of arbuscular mycorrhizae in the alleviation of ionic osmotic and oxidative stresses induced by salinity in *Cajanus cajan* (L.) Millsp (pigeonpea). *J. Agron. Crop Sci.* **195**:110–123.
- Garg N, and Bhandari P. 2016. Silicon nutrition and mycorrhizal inoculations improve growth nutrient status, K_p/Na_p ratio and yield of *Cicer arietinum* L. genotypes under salinity stress. *Plant Growth Regul.* **78**:371–387.
- Ghassemi F, Jakeman AJ, and Nix HA. 1995 *Salinisation of Land and Water Resources: Human Causes, Extent, Management and Case Studies*. UNSW Press: Sydney, Australia, and CAB International: Walling-ford, UK.
- Gould KS, McKelvie J, Markham KR. 2002. Do anthocyanins function as antioxidants in leaves? Imaging of H₂O₂ in red and green leaves after mechanical injury. *Plant Cell Environ* **25**:1261–1269.
- Greenway H, and Munns R. 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology* **31**: 149–190.
- Gusman M, Ahmadu T, Adamu JN, and Aisha MD. 2018. *Plant Disease Control: Understanding the Roles of Toxins and Phytoalexins in Host-Pathogen Interaction*. Universiti Putra Malaysia Press **4**(1):54-66.
- Halvorson AD. 1990. Management of dryland saline seeps. *ACSE Manuals and Reports on Engineering Practice* **71**:372–392.
- Hamdy A. 1996. *Saline irrigation: assessment and management techniques*. Marcel Dekker: New York.
- Hasanuzzaman M, Nahar K, Fujita M. 2013. Plant response to salt stress and role of exogenous protectants to mitigate salt-induced damages. In: Ahmad P, Azooz MM, Prasad MNV (eds) *Ecophysiology and responses of plants under salt stress*. Springer, New York.
- Hasegawa P, Bressan RA, Zhu JK, Bohnert HJ. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **51**:463–499.
- Higley LG, Browde JA, Higley PM. 1993. *International Crop Science I*. Saskatoon, Canada.
- Hoffman A, and Persons PA. 1997. *Extreme Environmental Change and Evolution*. Cambridge University Press, London.
- Howe GA. 2004. Jasmonates as signals in the wound response. *J. Plant Growth Regul* **23**:223–237.
- Hrabě F a kol. 2004. *Trávy a jetelovino-trávy v zemědělské praxi*. Vydavatelství ing. Petr Baštan, Olomouc.
- Hrouda L. 2010. *Trávy a jejich příbuzní napříč biotopy I. Systematika, fylogeneze, morfologie (úvod)*. *Živa* **1**:12-18.
- Inan G, Zhang Q, Li P, et al. 2004. Salt cress. A halophyte and cryophyte *Arabidopsis* relative model system and its applicability to molecular genetic analyses of growth and development of extremophiles. *Plant Physiol* **135**:1718–1737.
- Jackson MB, Colmer TD. 2005. Response and adaptation by plants to flooding stress. *Ann*

Bot **96**:501–505.

Jackson MB, Ishizawa K, Ito O. 2008. Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. *Ann Bot* **103**:137–142.

James RA, Rivelli AR, Munns R, and von Caemmerer S. 2002. Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Functional Plant Biology* **29**: 1393–1403.

Jeandet P, Clément C, Courot E, and Cordelier S. 2013. Modulation of phytoalexin biosynthesis in engineered plants for disease resistance. *International Journal of Molecular Sciences* **14**(7):14136-14170.

Juknys R. 1993. Dendrochronological Data Applications at Forest Monitoring System, Climate and Atmospheric Deposition Studies in Forests. Solon, Warsaw 245–253.

Kent-Jones, D. W. 2017. *Encyclopedia Britannica: Cereal farming*. October 24, 2017. Available from <https://www.britannica.com/topic/cereal-farming> (accessed April 2021).

Kerr JB, and McElroy ST. 1993. Evidence for Large upward Trends of Ultraviolet-B Radiation Linked to Ozone Depletion. *Science* **262**:1032–1034.

Keshavarzi MHB. 2011. Effect of salt stress on germination and early seedling growth of savory (*Satureja hortensis* L.). *Aust. J. Basic Appl. Sci.* **5**:3274–3279.

Khan HA, Siddique KHM, and Colmer TD. 2016a. Vegetative and reproductive growth of salt-stressed chickpea are carbon-limited: sucrose infusion at the reproductive stage improves salt tolerance. *Journal of Experimental Botany* **68**(8):2001-2011.

Kranner I, Minibayeva F V, Beckett RP, Seal CE. 2010. What is stress? Concepts, definitions and applications in seed science. *New Phytol* **188**:655–673.

Kruse J, Rennenberg H, Adams MA. 2011. Steps towards a mechanistic understanding of respiratory temperature responses. *New Phytol* **189**:659–677.

Lamdan NL, Attia Z, Moran N, Moshelion M. 2012. The Arabidopsis-related halophyte *Thellungiella halophila*: boron tolerance via boron complexation with metabolites? *Plant Cell Environ* **35**:735–746.

Larcher W. 1987. Stress bei Pflanzen. *Naturwissenschaften* **74**:158–167.

Lecourieux D, Mazars C, Pauly N, Ranjeva R, and Pugin A. 2002. Analysis and effects of cytosolic free calcium increases in response to elicitors in *Nicotiana plumbaginifolia* cells. *The Plant Cell* **14**: 2627–2641.

Lehoczky E, Reisinger P. 2003. Study on the weed-crop competition for nutrients in maize. *Commun Agric Appl Biol Sci* **68**:373–380.

Leon J, Rojo E, and Sanchez-Serrano JJ. 2001. Wound signalling in plants. *J. Exp. Bot.* **52**:1–9.

Lichtenthaler HK. 1998. The stress concept in plants: an introduction. *Ann N Y Acad Sci* **851**:187–198.

Łukaszuk E, and Ciereszko I. 2012. Plant responses to wounding stress. *Polish Botanical Society - Branch in Białystok* 73-85.

Luna C, Seffino LG, Arias C, and Taleisnik E. 2000. Oxidative stress indicators as selection tools for salt tolerance in *Chloris gayana*. *Plant Breeding* **119**: 341–345.

- Minina EA, Filonova LH, Daniel G, Bozhkov P V. 2013) Detection and measurement of necrosis in plants. *Methods Mol Biol* **1004**:229–248.
- Maas EV, and Hoffman GJ. 1977. Crop salt tolerance – current assessment. *Journal of the Irrigation and Drainage Division American Society of Civil Engineering* **103**: 115–134.
- Maffei ME, Mithöfer A, and Boland W. 2007. Before gene expression: early events in plant-insect interaction. *Trends Plant Sci* **12**:310–316.
- Maleck K, Dietricj RA. 1999. Defense on multiple fronts: how do plants cope with diverse enemies? *Trends Plant Sci.* **4**:215–219.
- Marschner H. 1995. *The Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London.
- Matamoros MA, Baird LM, Escuredo PR, Dalton DA, Minchin FR, Iturbe-Ormaetxe I, Rubio MC, Moran JF, Gordon AJ, and Becana M. 1999. Stress-induced legume root nodule senescence: physiological, biochemical and structural alterations. *Plant Physiol.* **121**:97–111.
- Millar AH, Whelan J, Soole K L, and Day DA. 2011. Organization and regulation of mitochondrial respiration in plants. *Annual Review of Plant Biology***62**: 79–104.
- Miller G, Shulaev V, and Mittler R. 2008. Reactive oxygen signaling and abiotic stress. *Physiologia Plantarum***133**: 481–489.
- Miller GAD, Suzuki N, Ciftci-Yilmaz S, and Mittler RON. 2010 Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell & Environment* **33**: 453–467.
- Mishra P, Bhoomika K, Dubey RS. 2013. Differential responses of antioxidative defense system to prolonged salinity stress in salt-tolerant and salt-sensitive Indica rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Protoplasma* **250**:3–19.
- Mittler R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci* **7**:405–410.
- Mosa KA, Ismail A, Helmy M. 2017. *Plant Stress Tolerance – An Integrated Omics Approach*. Springer, Switzerland.
- Muller C. et al. 1999. *Ten Years of Monitoring Forest Condition in Europe: Studies on Temporal Development, Spatial Distribution and Impact of Natural and Anthropogenic Stress Factors*. Brussels: UN/ECE and EC 205–275.
- Munns R. 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soil: some dogmas and hypotheses. *Plant Cell and Environment* **16**:15–24.
- Munns R, and Sharp RE. 1993. Involvement of abscisic acid in controlling plant growth in soils of low water potential. *Australian Journal of Plant Physiology* **20**:425–437.
- Munns R, Schachtman DP, and Condon AG. 1995. The significance of a two-phase growth response to salinity in wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology* **22**:561–569.
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell and Environment***25**:239–250.
- Munns R, and James RA. 2003. Screening methods for salt tolerance: a case study with tetraploid wheat. *Plant Soil* **253**:201–218.
- Munns R. 2005 Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* **167**:645–663.
- Munns R. 2007. Utilising genetic resources to enhance productivity of salt-prone land. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources***2**.

- Munns R, and Tester M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* **59**:651–681.
- Nah G, Pagliarulo CL, Mohr PG, et al. 2009. Comparative sequence analysis of the Salt Overly Sensitive1 orthologous region in *Thellungiella halophila* and *Arabidopsis thaliana*. *Genomics* **94**:196–203.
- Noctor G, Foyer CH. 1998. Ascorbate and Glutathione: Keeping Active Oxygen Under Control. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **49**:249–279.
- Okcu G, Kaya MD, and Atak M. 2005. Effects of salt and drought stresses on germination and seedling growth of pea (*Pisum sativum* L.). *Turk. J. Agric. For* **29**:237–242.
- Olien CR, Smith MN. 1977. Ice adhesions in relation to freeze stress. *Plant Physiol* **60**:499–503.
- Ottow EA, Brinker M, Teichmann T, Fritz E, Kaiser W, Brosché M, Kangasjärvi J, Jiang X, and Polle A. 2005. *Populus euphratica* displays apoplastic sodium accumulation, osmotic adjustment by decreases in calcium and soluble carbohydrates, and develops leaf succulence under salt stress. *Plant Physiology* **139**: 1762–1772.
- Ozgur R, Uzilday B, Sekmen AH, and Turkan I. 2013. Reactive oxygen species regulation and antioxidant defence in halophytes. *Functional Plant Biology* **40**: 832–847.
- Pahlich E. 1993. Larcher's definition of plant stress: a valuable principle for metabolic adaptability research. *Rev Bras Fisiol Veg* **5**:200–216.
- Passioura JB, and Munns R. 2000. Rapid environmental changes that affect leaf water status induce transient surges or pauses in leaf expansion rate. *Australian Journal of Plant Physiology* **27**:941–948.
- Pearce RS. 1999. Molecular analysis of acclimation to cold. *Plant Growth Regul* **29**:47–76.
- Pei L, Wang J, Li K, et al. 2012. Overexpression of *Thellungiella halophila* H⁺-pyrophosphatase gene improves low phosphate tolerance in maize. *PLoS One* **7**:e43501.
- Peterson JD, Umayam LA, Dickinson T, et al. 2001. The comprehensive microbial resource. *Nucleic Acids Res* **29**:123–125.
- Peterson RKD, Higley LG. 2000. *Biotic Stress and Yield Loss*. CRC Press, Boca Raton.
- Pickering KT, and Owen LE. 1997. *An Introduction to Global Environmental Issues*. Routledge, London.
- Potravinářská komora České republiky. 2015. *Obiloviny v lidské výživě*. Česká technologická platforma pro potraviny, Praha.
- Qadir M, and Schubert S. 2002. Degradation processes and nutrient constraints in sodic soils. *Land Degradation and Development* **13**:275–294.
- Qadir M, Quillerou E, Nangia V, Murtaza G, Singh M, Thomas RJ, Drechsel P, and Noble AD. 2014 Economics of salt-induced land degradation and restoration. *Natural Resources Forum* **38**:282–295.
- Rabie GH, and Almadini AM. 2005. Role of bioinoculants in development of salt-tolerance of *Vicia faba* plants under salinity stress. *Afr. J. Biotechnol.* **4**:210–222.
- Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M. 2004. Drought-induced responses of

photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J Plant Physiol* **161**:1189–1202.

Rengasamy P. 2002. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils: an overview. *Australian Journal of Experimental Agriculture* **42**:351–361.

Rhoades JD, Kandiah A, and Mashali AM. 1992 The use of saline waters for crop production. FAO Irrigation and Drainage Paper 48. Available from <http://www.fao.org/docrep/T0667E/T0667E00.htm> accessed April 2020.

Richards LA. 1954. Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. *Agriculture Handbook No 60*. United States Department of Agriculture, Agricultural Research Service. Available from <http://www.ars.usda.gov/Services/docs.htm?docid=10158> accessed April 2020.

Rizhsky L, Davletova S, Liang H, Mittler R. 2004. The zinc finger protein Zat12 is required for cytosolic ascorbate peroxidase 1 expression during oxidative stress in Arabidopsis. *J Biol Chem* **279**:11736–11743.

Saruyama N, Sakakura Y, Asano T, et al. 2013. Quantification of metabolic activity of cultured plant cells by vital staining with fluorescein diacetate. *Anal Biochem* **441**:58–62.

Sazzad K. 2007. Exploring plant tolerance to biotic and abiotic stresses. Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.

Scandalios JG. 1993. Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiology* **101**: 7–12.

Sehrawat N, Bhat KV, Sairam RK, and Jaiwal PK. 2013a. Screening of mungbean (*Vigna radiata* L. Wilczek) genotypes for salt tolerance. *Int. J. Plant An. Env. Sci.* **4**:36–43.

Shabala S. 2017. *Plant Stress Physiology*. School of Land and Food University of Tasmania Australia, Croydon, UK.

Sehrawat N, Bhat KV, Sairam RK, and Jaiwal PK. 2013c. Identification of salt resistant wild relatives of mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek). *Asian J. Plant Sci. Res.* **3**:41–49.

Shabala SN, and Lew RR. 2002. Turgor regulation in osmotically stressed Arabidopsis epidermal root cells. Direct support for the role of inorganic ion uptake as revealed by concurrent flux and cell turgor measurements. *Plant Physiology* **129**:290–299.

Shabala S. 2003. Regulation of potassium transport in leaves: from molecular to tissue level. *Annals of Botany* **92**:627–634.

Shabala S, Demidchik V, Shabala L, Cuin TA, Smith SJ, Miller AJ, Davies JM, and Newman IA. 2006. Extracellular Ca²⁺ ameliorates NaCl-induced K⁺ loss from Arabidopsis root and leaf cells by controlling plasma membrane K⁺-permeable channels. *Plant Physiology* **141**:1653–1665.

Shabala S. 2007. *Transport from root to shoot*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

Shabala S, and Cuin TA. 2008. Potassium transport and plant salt tolerance. *Physiologia Plantarum* **133**:651–669.

Shabala S. 2009. Salinity and programmed cell death: unravelling mechanisms for ion specific signalling. *Journal of Experimental Botany* **60**:709–711.

- Shabala S, Cuin TA, Pang JY, Percey W, Chen ZH, Conn S, Eing C, and Wegner LH. 2010. Xylem ionic relations and salinity tolerance in barley. *Plant Journal* **61**:839–853.
- Shabala S, and Mackay A. 2011. Ion transport in halophytes. *Advances in Botanical Research* **57**:151–199.
- Shabala S, and Shabala L. 2011. Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria. *BioMolecular Concepts* **2**:407–419.
- Shabala S. 2013. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops. *Annals of Botany* **112**:1209–1221.
- Shabala S, and Pottosin I. 2014. Regulation of potassium transport in plants under hostile conditions: implications for abiotic and biotic stress tolerance. *Physiologia Plantarum* **151**(3):257–279.
- Shabala S, Bose J, and Hedrich R. 2014. Salt bladders: do they matter? *Trends in Plant Science* **19**:687–691.
- Shabala S, Wu HH, and Bose J. 2015. Salt stress sensing and early signalling events in plant roots: current knowledge and hypothesis. *Plant Science* **241**:109–119.
- Shao H-B, Chu L-Y, Jaleel CA, et al. 2009) Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants — biotechnologically and sustainably improving agriculture and the ecoenvironment in arid regions of the globe. *Crit Rev Biotechnol* **29**:131–151.
- Shao H-B, Guo Q-J, Chu L-Y, et al. 2007. Understanding molecular mechanism of higher plant plasticity under abiotic stress. *Colloids Surf B Biointerfaces* **54**:37–45.
- Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. 2000. Molecular responses to dehydration and low temperature: differences and cross-talk between two stress signaling pathways. *Curr Opin Plant Biol* **3**:217–223.
- Singh RS. 2002. Introduction to principles of plant pathology. Oxford and IBH publication: New Delhi.
- Singh R, Jwa N-S. 2013. Understanding the responses of rice to environmental stress using proteomics. *J Proteome Res* **12**:4652–4669.
- Singhal R K. 2017. High Light Stress Response and Tolerance Mechanism in Plant. *Interdisciplinary journal of Contemporary Research* **4**:289-292.
- Smith CA, MelinoVJ, Sweetman C, and Soole KL. 2009. Manipulation of alternative oxidase can influence salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Physiologia Plantarum* **137**:459–472.
- Somssich IE, Hahlbrock K. 1998. Pathogen defence in plants – a paradigm of biological complexity. *Trends Plant Sci.* **3**:86–90.
- Song Y, Gao J, Yang F, et al. 2013. Molecular evolutionary analysis of the Alfin-like protein family in *Arabidopsis lyrata*, *Arabidopsis thaliana*, and *Thellungiella halophila*. *PLoS One* **8**:e66838.
- Steinger T, Roy BA, and Stanton ML. 2003. Evolution in stressful environments II: adaptive value and costs of plasticity in response to low light in *Sinapis arvensis*. *Journal of evolutionary biology* **16**(2):313-323.

Sutinen ML. 1994. Emissions from the Copper–Nickel Smelters Lower the Frost Hardiness of *Pinus sylvestris* L. Needles in Kola Peninsula, Air Pollution and Multiple Stress. Fredericton: Pimsapefe.

Svobodová M. Morfologie a životní cyklus trav. 2013, Sborník příspěvků z odborného semináře Management fotbalových trávníků. The Institut of Groundsmanship Česká republika, Dolní Lánov.

Szabolcs I. 1989. Salt-Affected Soils. CRC Press, Boca Raton, Florida.

Šantrůček J. a kol. 2003. Pěstování víceletých pícnin na orné půdě. Ústav zemědělských a potravinářských informací, Praha.

Šašková D, Štolfa V. 1993. Trávy a obilí. Artia a.s. a Granit s.r.o., Praha.

Taji T, Seki M, Satou M, et al. 2004. Comparative genomics in salt tolerance between *Arabidopsis* and a *Rabidopsis*-related halophyte salt cress using *Arabidopsis* microarray. *Plant Physiol* **135**:1697–1709.

Termaat A, and Munns R. 1986. Use of concentrated macronutrient solutions to separate osmotic from NaCl-specific effects on plant growth. *Australian Journal of Plant Physiology* **13**: 109–122.

Thomashow MF. 1998. Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance. *Plant Physiol* **118**:1–8.

Thomashow MF. 1999. Plant Cold Acclimation: Freezing Tolerance Genes and Regulatory Mechanisms. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* **50**:571–599.

Tilman D, and Lehman C. 1987. Department of Ecology, Evolution, and Behavior: Human-caused environmental change: Impacts on plant diversity and evolution. Available from: <https://www.pnas.org/content/pnas/98/10/5433.full.pdf> (accessed April 2021).

Ul Haq T, Akhtar J, Steele KA, Munns R, Gorham J. 2013. Reliability of ion accumulation and growth components for selecting salt tolerant lines in large populations of rice. *Functional Plant Biology* **41**:379–390.

van Hoorn JW, Katerji N, Hamdy A, and Mastrorilli M. 2001. Effect of salinity on yield and nitrogen uptake of four grain legumes and on biological nitrogen contribution from the soil. *Agri. Water Manage* **51**:87–98.

Vartapetian BB, Andreeva IN, Generozova IP, et al. 2003. Functional electron microscopy in studies of plant response and adaptation to anaerobic stress. *Ann Bot* **91**:155–172.

Verslues PE, Zhu J-K. 2005. Before and beyond ABA: upstream sensing and internal signals that determine ABA accumulation and response under abiotic stress. *Biochem Soc Trans* **33**:375–379.

Vialaret J, Di Pietro M, Hem S, et al. 2014. Phosphorylation dynamics of membrane proteins from *Arabidopsis* roots submitted to salt stress. *Proteomics* **14**:1058–1070.

Walling L. 2000. The myriad plant responses to herbivores. *J Plant Growth Regul* **19**:195–216.

Wang M, Wang Q, Zhang B. 2013a. Evaluation and selection of reliable reference genes for

- gene expression under abiotic stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Gene* **530**:44–50.
- Wang W, Wu Y, Li Y, et al. 2010. A large insert *Thellungiella halophila* BIBAC library for genomics and identification of stress tolerance genes. *Plant Mol Biol* **72**:91–99.
- Wang X, Chang L, Wang B, et al. 2013b. Comparative proteomics of *Thellungiella halophila* leaves from plants subjected to salinity reveals the importance of chloroplastic starch and soluble sugars in halophyte salt tolerance. *Mol Cell Proteomics* **12**:2174–2195.
- Wardlaw IF. 1972. Responses of plants to environmental stresses. J. Levitt. Academic Press, New York. *Science* **177**:786.
- Yadav HD, Yadav OP, Dhankar OP, and Oswal MC. 1989. Effect of chloride salinity and boron on germination, growth and mineral composition of chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Ann. Arid. Zone* **28**:63–67.
- Yeo AR, Flowers TJ. 1980. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dum.: evaluation of the effect of salinity upon growth. *Journal of Experimental Botany* **31**:1171–1183.
- Yeo AR, Lee KS, Izard P, Boursier PJ, and Flowers TJ. 1991. Short- and long-term effects of salinity on leaf growth in rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Experimental Botany* **42**: 881–889.
- Zhu J-K. 2001. Cell signaling under salt, water and cold stresses. *Curr Opin Plant Biol* **4**(5):401–406.
- Zhu JK, Bressan RA, Hasegawa PM, and Pardo J. 2005. Salt and crops: salinity tolerance. *Success Stories in Agriculture*. Council for Agricultural Science and Technology. Available from <https://www2.ag.purdue.edu/hla/zhulab/Documents/Publications/2005/bohnert.pdf> accessed April 2020.
- Zeng, LH, Kwon TR, Liu XA, Wilson C, Grieve CM and Gregorio GB. 2004. Genetic diversity analyzed by microsatellite markers among rice (*Oryza sativa* L.) genotypes with different adaptations to saline soils. *Plant Science* **166**: 1275–1285.
- Zimmermann M, Maischak H, Mithöfer A, Boland W, Felle HH. 2009. System potentials, a novel electrical long-distance apoplasmic signal in plants, induced by wounding. *Plant Physiol* **149**:1593–1600.

