

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra botaniky a fyziologie rostlin**



**Vliv zasolení na obsah prolinu u šruchy zelné**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Hana Šimová**

**Obor studia: Zahradnictví**

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

© 2019 ČZU v Praze

## **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci “Vliv zasolení na obsah prolinu u šruchy zelné“ jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne \_\_\_\_\_

## **Poděkování**

Ráda bych touto cestou poděkovala paní Ing. Heleně Hniličkové, Ph.D. za trpělivý přístup, doporučení odborné literatury, ochotu, cenné rady a vřelé konzultační hodiny. Také děkuji za veškeré konzultace, které mi byly poskytnuty během psaní mé práce. Dále mé poděkování patří především rodině a blízkým přátelům. Děkuji jim za trpělivost a oporu během celého studia a při psaní bakalářské práce.

# Vliv zasolení na obsah prolinu u šruchy zelné

## Souhrn

Zasolování půd patří mezi největší problémy současné doby. Nesprávnou agrotechnikou a špatným přístupem k používání minerálních hnojiv dochází k znehodnocování půd. V Evropě je hlavně zasaženo Středomoří. Zasolené půdy tvoří asi 10 % celkové výměry potenciálně využitelné orné půdy. Slanost řadíme mezi významný abiotický stres, který omezuje základní procesy rostlin. Dochází k osmotickému namáhání buněk, iontové toxicitě a snížení růstu. Zasolení vzniká akumulací solí v půdě. Nejvíce se projevuje v aridním prostředí. Problém se solí v půdě není způsoben jen lidskou činností, ale také vzniká tzv. primárním zasolením, ke kterému docházelo během pedologického procesu. Sekundární zasolení vzniká činností člověka.

Během vývoje jednotlivých rostlinných skupin došlo k tomu, že se některé skupiny adaptovaly na obsah solí v půdě. Touto adaptací můžeme rozlišit dvě skupiny rostlin glykofytní a halofytní druhy. Glykofyty obtížně snášejí koncentrace solí v půdě, nedokáží většinou dokončit vývoj. Tyto rostliny neumí hlídat vnitřní koncentraci solí, a proto dojde ke zranění, především k iontové toxicitě poranění organel. Mezi glykofyty patří většina zemědělských plodin. Dlouhodobé působení solného stresu vede až k úhynu rostliny. Naopak halofytní druhy snášejí sůl dobře a díky různým mechanismům se dokáží přizpůsobit (zředění solí, vyloučení solí, solné žlázy). Aby rostliny zvládaly lépe stresové situace, využívají tzv. osmolyty. Tyto látky umožňují udržovat správné buněčné napětí. Prolin je základním indikátorem stresu u většiny rostlin.

Při testování byla použita halofytní rostlina *Portulaca oleracea*, která by měla snést vyšší koncentrace solí v půdě. Solný stres byl navozen zálivkovou vodou v koncentraci 0 (kontrolní varianta), 100 mmol/l NaCl, 300 mmol/l NaCl. Výzkum byl proveden v klimaboxu na Katedře botaniky a fyziologie rostlin. Obsah prolinu se hodnotil dle Batese (1973). Výsledný obsah osmolytu byl vyjádřen  $\mu\text{m/g FW}$ . Bylo zjištěno, že se obsah prolinu zvyšuje podle koncentrace NaCl a doby působení. Kontrolní varianta téměř kopírovala variantu S100. Takto nízká koncentrace soli neměla vliv na halofytní rostlinu. Nejvyššího nárůstu bylo dosaženo u varianty S300, kde se prolin postupně akumuloval. Při porovnání nejnižší a nejvyšší hodnoty obsah prolinu vzrostl o 2917,9 %. Bylo potvrzeno, že šrucha zelná akumuluje prolin až při vyšší koncentraci NaCl. To nás může vést k myšlence využívat jí jako potenciální listovou zeleninu využitelnou na zasolených lokalitách.

**Klíčová slova:** prolin, zasolení, šrucha zelná

# Effect of salinity on proline content in purslane

## Summary

Soil salinity is one of the biggest problems of the present time. Incorrect agricultural technology and wrong use of mineral fertilizers lead to soil degradation. In Europe, the most badly affected area is the Mediterranean. Salted soils account for about 10 % of the total area of potentially utilized arable land. Salinity is an important abiotic stress that limits the basic processes of plants. It causes osmotic stress on the cells, ionic toxicity and reduction of growth. Salinization is caused by the accumulation of salts in the soil. It appears mostly in the arid environment. The problem with salt in soil is not only caused by human activity, but also by the so-called primary salinization that occurred during the pedological process. Secondary salinization is caused by human activity.

During the evolution of the individual plant groups, some groups of plants have adapted to the salt content of the soil. According to this adaptation, we can distinguish two groups of plants: the glycophytic and halophytic species. Glycophytes are difficult to tolerate salt concentrations in soil, they even fail to complete their development. These plants cannot control the intrinsic salt concentration and therefore injuries occur, especially the ionic toxicity of the organelles injury. Most agricultural crops are glycophytes. Long-term exposure to salt stress leads to plant death. On contrary, halophytic species tolerate salt well and thanks to various mechanisms they can adapt (dilution of salts, excretion of salts, glands). To cope with stress situations, plants use so-called osmolites. These substances enable maintaining proper cell tension. Proline is a basic stress indicator for most plants. The testing used a halophyte plant, *Portulaca oleracea*, which should withstand higher salt concentrations. Salt stress was induced by watering at a concentration of 0 (control variant), 100 mmol/l NaCl, 300 mmol/l NaCl. The research was carried out in a climabox at the Department of Botany and Plant Physiology. Proline content was evaluated by Bates (1973). The result of the proline content was expressed as  $\mu\text{m} / \text{g FW}$ . It has been found that the proline content increases according to the concentration of salt stress and duration. The control option was almost identical to the S100 option. The low salt concentration did not affect the halophytic plant. The highest increase was achieved for the S300 option, where proline accumulated gradually. By comparing the lowest and the highest value, the proline content increased by 2917.9 %. It has been confirmed that purslane accumulates proline only at a higher concentration. This can lead us to the idea of using it as a potential leafy vegetable usable in salinated locations.

**Keywords:** proline, salinity, purslane

# Obsah

<b>1 Úvod</b> .....	<b>1</b>
<b>2 Cíl práce</b> .....	<b>2</b>
<b>3 Literární rešerše</b> .....	<b>3</b>
<b>3.1 Zasolení</b> .....	<b>3</b>
3.1.1 Charakteristika.....	3
3.1.2 Vznik zasolení .....	4
3.1.3 Rozšíření zasolení .....	5
<b>3.2 Halofytní a glykofytní druhy</b> .....	<b>6</b>
3.2.1 Halofyty .....	6
3.2.2 Glykofyty.....	7
<b>3.3 Způsob tolerance k soli</b> .....	<b>8</b>
3.3.1 Vylučování soli pomocí specializovaných solných žláz.....	9
3.3.2 Změny iontové homeostázy a osmotického tlaku.....	9
3.3.3 Detoxifikace ROS a změny v složení membrány.....	10
<b>3.4 Vliv zasolení na fotosyntézu</b> .....	<b>11</b>
3.4.1 Fotosyntéza .....	12
<b>3.5 Osmoticky aktivní látky a jejich funkce při působení solného stresu</b> .....	<b>13</b>
3.5.1 Aminokyseliny.....	13
3.5.1.1 Prolin .....	13
3.5.1.3 GABA .....	15
3.5.2 Polysacharidy.....	15
3.5.2.1 Manitol.....	15
3.5.2.1 Fruktanty.....	15
3.5.2.2 Trehalóza.....	15
<b>4 Metodika</b> .....	<b>17</b>
<b>4.1 Charakteristika šruchy zelné</b> .....	<b>17</b>
<b>4.2 Založení pokusu</b> .....	<b>18</b>
4.2.2 Varianty .....	18
<b>1.3 Stanovení obsahu prolinu</b> .....	<b>19</b>
<b>1.4 Výsledky</b> .....	<b>22</b>
<b>5 Diskuze</b> .....	<b>25</b>
<b>6 Závěr</b> .....	<b>28</b>

<b>7 Literatura.....</b>	<b>29</b>
<b>Seznam použitých zkratk a symbolů.....</b>	<b>34</b>

# 1 Úvod

Salinita se řadí mezi největší problémy současného zemědělství, je významným abiotickým stresorem. Rostliny mohou být na svém stanovišti omezeny primárním nebo sekundárním zasolením. Primární zasolení vzniká během pedologického utváření půd. Sekundární zasolení významně ovlivňuje činnost člověka a hydrometeorologické podmínky stanoviště. Nejvíce jsou zatěžovány oblasti, kde převládá výpar z půdy nad srážkovým úhrnem, dochází tak k vynášení solí z půdy na povrch. V Evropě jsou nejvíce zasaženy půdy ve Středomoří a půdy zatížené intenzivním zemědělstvím. Rostliny mají zajímavé vlastnosti, jak se dokáží bránit solnému stresu. Stres solí může vést k hromadění toxických prvků a k omezování fotosyntézy. *Portulaca oleracea* neboli šrucha zelná je halofytní druh z čeledi *Portulacaceae*. V našich podmínkách se vyskytuje jako plevelný druh. V některých zemích je využívána jako listová zelenina pro přípravu salátu. Jako halofytní druh snese vyšší koncentraci NaCl v půdě.



## **2 Cíl práce**

Problematika salinity je v současné době velmi řešené téma. Zvýšená koncentrace osmotických látek v půdě, resp. v závlivkové vodě zhoršuje dostupnost vody pro rostliny a tím ovlivňuje základní fyziologické procesy rostlin. Deficit vody a toxicita iontů ovlivňuje obsah prolinu v listech. Cílem bakalářské práce je vyhodnotit vliv zasolení navozeného NaCl na akumulaci prolinu v listech u šruchy zelné.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Zasolení

#### 3.1.1 Charakteristika

Salinizace půdy je jednou z hlavních hrozeb znehodnocování půdy, k nimž dochází v Evropě. Účinky salinizace lze pozorovat v řadě životně důležitých ekologických a neekologických půdních funkcí (Daliakopoulos et al. 2016).

Intenzita zasolení půd závisí vedle obsahu rozpustných solí i na kapilárním vztlínání vody, které je ovlivněno zrnitostním složením půdy a evaporací (ariditou klimatu) (Šarpatka et al. 2002). Zasolenost půdy je jedním z hlavních omezení zemědělství v teplých a suchých oblastech. Sodování půdy také poškozuje strukturu a snižuje propustnost půdy (Khāk 2017). Salinita patří k nejzávažnějším problémům moderního zemědělství, kde odhadované roční ztráty přesahují 12 miliard USD (Pitman & Läuchli 2002).

Zasolování půd je vážným problémem ve světovém zemědělství. Díky snaze a zvýšené úrovni technologií se v dnešní době dramaticky rozšiřují naše znalosti o mechanismech tolerance rostlinné slanosti. Jednotlivé rostlinné druhy však vykazují rozdílnou citlivost na sůl kvůli morfologickým rozdílům a rozdílným schopnostem využívat ochranné složky, které rostlina vyvinula během evoluce (Tomoaki et al. 2012). Slabou náchylnost k zasolení mají zejména půdy písčité a skelnaté s promyvným typem vodního režimu v chladných oblastech, zatímco silná náchylnost k sekundárnímu zasolení je na těžkých a zamokřených půdách s mineralizovanou podzemní vodou a výparným typem vodního režimu (Šarpatka et al. 2002).

Slanost je významným abiotickým stresem, který omezuje růst a produktivitu rostlin v mnoha oblastech světa. Díky rostoucímu využívání nekvalitní vody pro zavlažování dochází k zasolování půdy (Gupta & Huang 2014). Zvýšená koncentrace solí v půdním roztoku obvykle vede k osmotickému namáhání, specifické iontové toxicitě, iontové nerovnováze a následně dochází k snížení růstu rostlin (Ghorbani et al. 2018).

Zasolené půdy představují pro rostliny problém především s dostatečným příjmem vody a živin. Při dlouhodobě zvýšené salinitě nastává u rostlin nerovnováha v příjmu esenciálních látek (Mořková et al. 2013).

Většina rostlin je citlivá na stres způsobený nadbytkem solí a zasolenost může inhibovat růst rostlin vyvoláním iontové toxicity, osmotického a oxidativního stresu (Meng et al. 2018).

Škodlivost solí se projevuje v závislosti na typu soli, druhu rostliny, objemové hmotnosti a obsahu organické hmoty v půdě. Intenzivně reagují např. sazenice salátu. *Lactuca sativa* se pokládá za indikátor zasolení půdy (Šarpatka et al. 2002).

Sůl se hromadí na vnější straně kořenů a uvnitř rostlinných buněk. Mechanismy slané tolerance u rostlin byly rozsáhle studovány a v posledních letech se tyto studie zaměřují na funkci enzymů a morfologických rysů rostlin (Tomoaki et al. 2012).

### 3.1.2 Vznik zasolení

Zasolení vzniká akumulací rozpustných solí. Přírozně se tento jev vyskytuje v aridním prostředí. Je spojen s vyšším obsahem solí v půdním roztoku, podzemních vodách, závlahové vodě či průmyslových hnojivech. Původ zasolení vychází nejčastěji z primárních minerálů. Zdrojem solí jsou nejčastěji tyto anionty ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ) a kationty ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Na}^+$ , v kyselých půdách  $\text{Al}^{3+}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ), (Ministerstvo zemědělství 2018).

Zasolené půdy vznikly v přírodě přirozeným pedogenetickým procesem, podmíněným vysokým obsahem ve vodě rozpuštěných solí (Šarpatka et al. 2002). Během počátečních fází solného stresu se kapacita absorpce vody v kořenových systémech snižuje. Ztráta vody z listů se zrychluje vlivem osmotického stresu vysokou akumulací solí v půdě a rostlinách. Solný stres je proto považován za hyperosmotický stres – solný stres (Gupta & Huang 2014).

Sůl může přirozeně vzrůst z podloží nebo být zanesena do braktických vod. Také mohou být kontaminované vody používané k zavlažování. Zasolení je stále rozsáhlejší v důsledku přetěžování půdy, používání neudržitelných zavlažovacích postupů a tlaků pěstitelů využívat okrajové pozemky pro produkci (Munns & Gilliam 2015).

Primárně zasolené půdy vznikly přírodním půdotvorným procesem, člověk však svou činností může způsobovat zasolení půdy sekundární. Důsledky sekundárního zasolení jsou obdobné jako u primárního zasolení, kdy se vytvářejí salisoly a natrisoly. Odlišné jsou však příčiny vzniku: zvýšení hladiny mineralizované podzemní vody závlahou anebo výstavbou vodních děl, aplikace nekvalitní závlahové vody, solení vozovek, nadměrné hnojení průmyslovými hnojivými (Šarpatka et al. 2002).

Je známo, že sucho a sůl v půdě snižuje schopnost rostlin přijímat vodu, což způsobuje osmotický stres (deficit vody), (Meng et al. 2018). Sekundární zasolení půdy může nastat též aplikací nekvalitní závlahové vody. Kvalitní závlahová voda má mít obsah solí  $<0,5 \text{ g.l}^{-1}$  (Šarpatka et al. 2002). Když mluvíme o sekundární salinizaci, většina lidí má na mysli zavlažování a odvodnění pozemků. Existují však i jiné antropogenní faktory, které způsobují

tyto nepříznivé jevy. Je pravda, že většina sekundárních půd zasažených solí se vyvíjí v důsledku nesprávných metod zavlažování, ale existují i jiné lidské zásahy, které tento proces stále častěji spouští na mnoha místech v suchých i vlhkých oblastech.

Antropogenní procesy ovlivňující vznik sekundární salinizace: nadměrné spásání pozemků, odlesňování v polohumidních a semiaridních oblastech, salinizace způsobená kontaminací chemikáliemi, akumulace vodních nebo vzdušných solí (Pessarakli & Szabolcs 1999)

### **3.1.3 Rozšíření zasolení**

Zasolené půdy tvoří kolem 10 % celkové výměry potenciálně využitě orné půdy a vyskytují se ve více než 100 zemích. V zemích Evropské unie ovlivňuje zasolení asi 1 milion hektarů, zejména ve Středomoří (Šarpatka et al. 2002).

Těžké zasolení půd či podmáčení mohou způsobit zavlažovací systémy. Odhad nově zasolených půd na Zemi činí 1–1,5 mil. ha nejlepších ploch každým rokem (Nováček a Huba 1994). Problém zasolování půd je často spojován s nadměrným užíváním minerálních hnojiv, agrotechniky nebo nadměrnou pastvou. Se salinizací tak souvisí i procesy eroze a následně i dezertifikace půdy. K degradaci půdy vlivem zasolení vede kromě jiných faktorů také nadměrné spásání trav a vypalování křovin, kdy je povrch země pravidelně zbavován vegetace a dochází k intenzivnějšímu výparu vody. Ohroženy jsou i semiaridní oblasti, které bývají nadměrně spásány například kozami (Nováček a Huba 1994).

Zasolenost a sodičnost půdy (alkalita) představují vážné problémy, které poškozují půdy na celém světě, předpokládá se, že se tyto problémy budou v budoucnu zvyšovat (Farghaly et al. 2016).

V bývalém Československu nebyly zaznamenány případy sekundárního zasolení půd zvýšením hladiny mineralizované podzemní vody a ani nadbytečnou závlahou. Převažuje zde doplňková závlaha postřikem (do 200 mm ročně), u které nedochází k průsaku většího množství závlahové vody do podzemí. Navíc se využívá k závlaze většinou kvalitní, nanejvýš slabě mineralizovaná voda (Šarpatka et al. 2002).

## 3.2 Halofytní a glykofytní druhy

Zasolení půdy ovlivňuje půdní edafon i růst rostlin. V průběhu rostlinné evoluce se mnohé druhy přizpůsobily prostředí (Obr. 1), a tak jsou známé mnohé slanomilné rostliny (halofyty). Většina kulturních rostlin a lesních dřevin vyšší obsah rozpustných solí v půdě nesnáší a jejich složení a koncentrace nepříznivě ovlivňuje růst zejména:

- osmotickým efektem, kdy je limitována schopnost rostlin získávat vodu a živiny z půdního roztoku.

- specifickými iontovými účinky

- změnami ve fyzikálních a chemických vlastnostech půd, které mohou dlouhodobě negativně ovlivňovat vývoj rostlin (Šarpatka et al. 2002). Většina rostlin je citlivá na stres ze soli a slanost může inhibovat růst rostlin vyvoláním iontové toxicity, osmotického a oxidativního stresu. Reaktivní druhy kyslíku (ROS) mohou být také produkovány v reakci na vystavení rostliny solnému stresu, což může vést k poškození a ovlivnění DNA, bílkovin a lipidů. Kromě toho může stres solí negativně ovlivnit strukturu chloroplastu, což následně vede ke snížení obsahu chlorofylu a útlumu fotosyntézy (Meng et al. 2018).

Osmotický stres vyvolaný salinitou snižuje příjem vody z kořenů rostlin. Rostliny regulují hospodaření s vodou během působení solného stresu, protože dostatečné množství vody je nezbytné pro udržení růstu buněk a životně důležitých buněčných funkcí jako je fotosyntéza a metabolismus. V dálkové přepravě vody, tj. z kořenů do výhonků rostliny je odpařování jednou z hlavních hybných sil pro pohyb vody, zejména v apoplastické cestě (Yeo et al. 1985).

### 3.2.1 Halofyty

Halofyty jsou pozoruhodné rostliny snášející koncentrace solí, které zabíjejí 99 % ostatních druhů (Flowers 2008).

Stres zasolením vede k výraznému snížení vodního potenciálu a nadbytku toxických iontů zvyšující osmotický tlak (Hnilička et al. 2016). V závislosti na schopnosti rostlin sůl akumulovat nebo vyloučit jsou rozlišovány následující typy: “sůl akumulující“-euhalofyty, “sůl uvolňující“- crinofyty, “sůl nepropustné“-glykolhalofyty, pseudohalofyty a miohalofyty. Z ekologického hlediska rozdělujeme halofyty na povinné (obligátní), fakultativní a pseudohalofyty. Charakter jejich růstu je velmi odlišný (Rozentsvet 2017).

Halofyty jsou rostliny, které vykazují vysokou toleranci soli, což jim umožňuje přežít a prospívat i v extrémně fyziologických podmínkách. Slanomilné rostliny jsou odolné vůči soli nebo sůl tolerují a mohou dokončit své životní cykly v půdě i obsahující více než 200 mmol/l

NaCl, zatímco glykofyty nemůžou prosperovat a většinou jsou vážně poškozené (Meng et al. 2018). Halofyty obvykle udržují vysoký potenciál turgoru akumulací iontů (Ashraf 2004). Mnoho, ale ne všechny, dvouděložné halofytní rostliny ukazují optimální růst v koncentraci 50-250 mmol/l NaCl, zatímco jednoděložné halofytní rostliny obecně rostou optimálně v nepřítomnosti soli, růst je stimulován již při nízké koncentraci NaCl (50 mmol/l nebo méně). Malá skupina halofytů vyvinula specifické struktury pro vylučování solí, nazývané solné žlázy, které mohou vyloučit přebytečnou sůl z rostlinných tkání, aby se zvýšila tolerance slanosti (Meng et al. 2018). Všechny halofyty musí splňovat podmínku osmotické úpravy, aby dokázaly přijmout vodu s nízkým vnějším potenciálem (Flowers 2008). Nejvíce halofytních druhů najdeme v čeledi *Chenopodiaceae* (přibližně 550) dále pak v čeledích *Poaceae*, *Fabaceae* a *Asteraceae* (Aslam et al. 2011)

### 3.2.2 Glykofyty

Solný stres výrazně snižuje růst a produktivitu glykofytů, které tvoří většinu zemědělských produktů (Horie et al. 2012).

Několik uznávaných online slovníků uvádí glykofyty jako „jakékoliv rostliny, které jsou schopné zdravě růst pouze v půdách s nízkým obsahem sodných solí“. Vysoký ani nízký obsah solí není jednoznačně definován. Oxfordský anglický slovník definuje glykofyty jako "rostliny, jejichž růst je inhibován zasolenou půdou". V tomto případě jsou všechny, nebo přinejmenším téměř všechny halofyty glykofyty. Ve fyziologické literatuře existuje i zajímavý oxymoron glykofytů s tolerancí soli (Glenn et al. 1999).

Glykofyty jsou rostliny citlivé na sůl (například mnoho luštěnin, ovocných stromů a vinné révy) mají nedostatečnou kontrolu nad absorpcí iontů, když jsou vystaveny působení fyziologickému roztoku.

Nekontrolovaná absorpce soli vede k vysoké koncentraci uvnitř rostliny, následně dochází k zranění, protože mechanismy pro oddělení solí nejsou dobře vyvinuty u glykofytních rostlin. Takový druh zranění není způsoben jen osmotickým stresem, ale především iontovou toxicitou. Vysoké koncentrace solí v cytoplasmě mohou také poškodit enzymy a orgány (Läuchi & Epstein 1984).

Zvýšené sekundární zatížení salinizací, způsobené vlivem antropogenních aktivit, vede k většímu tlaku na glykofytní rostliny. Glykofyty vykazují silně tlumený růst, a dokonce i smrt v

přítomnosti 100-200 mmol/l soli (Himabindu 2016). Glykofyty jsou náchylnější k iontovému stresu více než halofyty (Assaha et al. 2017). Většina druhů rostlin včetně hlavních plodin jsou glykofyty, tj. nevykazují toleranci k soli. V těchto rostlinách vyvolává solný stres po sobě následující poruchy, odchylky a zablokování některých důležitých životně důležitých funkcí, které vedou k nevratným změnám a úmrtí (Zakharin 2009).

Obr.1 Rozdělení plodin

*Tabulka 29: Klasifikace snášenlivosti zemědělských plodin k salinitě podle koncentrace (Maas, 1990)*

Snášenlivost	Konc. solí (mS.cm <sup>-1</sup> )	Plodina
citlivé	< 1,5 mS.cm <sup>-1</sup>	fazol, jetel, mrkev, salát
středně citlivé	1,5–3,0 mS.cm <sup>-1</sup>	kukuřice,vojtěška, brambory
středně snášenlivé	3,0–6,0 mS.cm <sup>-1</sup>	sója, pšenice
snášenlivé	6,0–10,0 mS.cm <sup>-1</sup>	ječmen, cukrovka

(Šarpatka et al. 2002)

### 3.3 Způsob tolerance k soli

Rostliny si zachovaly specifické mechanismy pro snižování solného stresu, jako je hormonální stimulace, iontová výměna, antioxidační enzymy a aktivace signalizačních kaskád na svých metabolických a genetických hranicích, které uklidňují stresový stav (Numan 2018). Také vyvinuly komplexní obranyschopnost odolávající stresu solí, která se opírá o různé mechanismy, jako je biosyntéza osmolytů, změny iontové homeostázy, intracelulární kompartmentalizace toxických iontů a systémy zachytávání ROS (reaktivních forem kyslíku). Halofyty obvykle dodržují tři mechanismy tolerance soli: snížení přílivu Na<sup>+</sup>, kompartmentalizace a vylučování sodných iontů. Pseudohalofyty zachycují ionty v kořenech a minimalizují transport do částí rostliny za účelem ochrany hlavních metabolických tkání. Euhalofyty mohou zředit sůl ve svých šťavnatých listech nebo stoncích a jsou proto vysoce tolerantní vůči solím. Recretahalofyty mohou aktivně vylučovat vstřebanou sůl na vnější stranu prostřednictvím typické struktury, která dokáže vylučovat soli v pokožce (Meng et al. 2018).

Vakuoly u halofytních druhů mohou mít modifikovanou lipidovou membránu, která zabraňuje úniku  $\text{Na}^+$  zpět do cytoplazmy. Díky své rozmanitosti jsou halofytní druhy považovány za bohatý zdroj, pro vznik nových potenciálních plodin (Glenn et al. 1999).

Protože monovalentní ionty jsou považovány za toxické v koncentracích, které jsou požadovány pro osmotickou úpravu, obecně se předpokládá, že  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$  jsou shromažďovány, převážně ve vakuolách, takže koncentrace v cytoplazmě jsou udržovány v přijatelných mezích (Jones & Gorham 2002).

K toleranci soli na buněčné úrovni je potřeba akumulace metabolicky aktivních (organických) osmolytů v cytoplazmě, aby došlo k vyrovnání osmotického potenciálu  $\text{Na}^+$  a  $\text{Cl}^-$  akumulovaného ve vakuole (Jones & Gorham 2002). Řada molekul jako jsou cukry (např. sacharóza), cukerné alkoholy (např. sorbitol), aminokyseliny (např. prolin), sloučeniny s obsahem methylového prolinu (např. methyl-prolin), betainy (např. glycin betain) a methylové sulfonové sloučeniny (např. dimethylsulfoniopropionát, DMSP) byly navrženy pro splnění této funkce v halofytech. Fungují jako osmoprotetaktivní činidla (Hasegawa et al. 2000).

### **3.3.1 Vylučování soli pomocí specializovaných solných žláz**

Malá skupina halofytů vyvinula specifické struktury vylučování soli, nazývané solné žlázy, které mohou vyloučit přebytečnou sůl z rostlinných tkání, aby se zvýšila tolerance na solný stres. Vylučovací buňky mají četné plasmodesmové spojení s okolními mezofylovými buňkami. Zdá se tedy, že sůl je aktivně transportována do sběrných buněk a do sekrečních buněk. Vnější povrch sekrečních buněk je pokryt pokožkou i žlázami (Meng et al. 2018).

### **3.3.2 Změny iontové homeostázy a osmotického tlaku**

Intracelulární kompartmentalizace toxických iontů za použití speciálních transportérů představuje další klíčový vzorec používaný halofyty k udržení středního cytosolového poměru  $\text{K}^+$  a  $\text{Na}^+$  v cytosolu. Takže membránové ATPázy a iontové transportéry hrají v některých halofytech zásadní roli pro odolnost k solnému stresu (Meng et al.).

Při stresových podmínkách způsobených solí je osmotický tlak také vážně ohrožen kvůli přílivu vysokých koncentrací iontů solí. Halofyty vyvinuly obranný mechanismus zahrnující



akumulaci osmoprotektantů, jako je prolin, glycinbetain, polyfenoly a rozpustné cukry v cytosolu, aby se snížil a vyvažoval osmotický tlak (Meng et al. 2018).

Prolin produkují a akumulují rostliny jako reakci na abiotický stres. Příkladem abiotických stresů je vodní deficit, zasolení, prudké změny teplot a v neposlední řadě se ukazuje, že i stres vyvolaný těžkými kovy zvyšuje produkci prolinu (Mořková et al. 2013).

Vyskytuje se v cytosolu buněk a významně přispívá k vyrovnávání osmotického tlaku, má funkci udržet stabilitu membrán a zmírňuje účinky NaCl na buněčné membrány.

Účinným osmoprotektantem je také glycinbetain nalezený např. u halofytních rostlin čeledi *Poaceae* a *Chenopodiaceae*. Glycinbetain je kvartérní amoniová sloučenina, která pomáhá chránit rostliny proti dehydrataci (Mořková et al. 2013).

### 3.3.3 Detoxifikace ROS a změny v složení membrány

Vznikající reaktivní formy kyslíku (ROS) způsobují zejména oxidativní poškození membránových lipidů, proteinů a nukleových kyselin. Na druhou stranu ROS fungují jako klíčový prvek signální kaskády vedoucí k uzavření průduchů (Mořková et al. 2013).

ROS detoxikační dráhy hrají ochrannou úlohu při reakci na stres solí tím, že odstraňují toxické radikály generované z řetězců elektronového transportu mitochondrií a chloroplastů. Antioxidativní obranné systémy zahrnují enzymatické složky (Meng et al. 2018). Membránová struktura a fluidita regulovaná změnou složení a stupněm saturace mastných kyselin membránových lipidů ovlivňuje membránovou permeabilitu a přispívá k odolnosti rostlin vůči stresorům v prostředí. Další studie ukázaly, že zvýšené hladiny nenasycených mastných kyselin v membránových lipidech mohou chránit fotosystém II (PSII) a fotosystém I (PSI) a zvýšit tak toleranci fotosystému vůči stresu solí (Meng et al. 2018).

### 3.4 Vliv zasolení na fotosyntézu

Salinita ovlivňuje fyziologickou aktivitu listu, zejména fotosyntézu, která je hlavní příčinou snížené produktivity rostlin. V počátečních stádiích stresu je pokles fotosyntetické rychlosti způsoben stomatálním uzavřením. Nedostatečná absorpce vody v důsledku solného stresu je označována jako „chemické sucho“ (Munns et al. 2010).

Při mírných koncentracích solí může fotosyntetická účinnost dosáhnout stejných hodnot jako kontrolní varianta u testovaných rostlin, ale při vysoké koncentraci solných iontů je fotosyntéza významně potlačena (Asrar et al. 2017).

Reakce rostlin na stres solí je silně závislá na genotypu. Stres solí má krátkodobé i dlouhodobé účinky na fotosyntetické procesy. Prvotní účinky mohou být pozorovány po několika hodinách nebo dnech expozice rostlin a může dojít k úplnému zastavení příjmu uhlíku po dobu několika hodin. Dlouhodobý účinek se projevuje po několika dnech působení solí. Potlačení fotosyntézy je způsobeno akumulací solí v listech (Munns & Termaat 1986).

Při vysokých koncentracích solí byly fotosyntetické pigmenty, fotochemické procesy a rychlost přenosu elektronů významně sníženy, zatímco při mírném namáhání solí nebyl pokles pozorován. Mnoho studií však ukázalo významnou úlohu stresu solí při omezování osmotické vodivosti a snížení reaktivních druhů kyslíku (ROS) a hlavních enzymů detoxikace ROS (Munns & Tester 2008).

Podle Munns & Tester (2008), souvisí snížení fotosyntézy s poklesem vodního potenciálu v listech. V procesu fotosyntézy se objevují dvě klíčové složité události: světelná reakce, při které se světelná energie převádí na ATP a NADPH za vzniku kyslíku. Temnostní fáze nezávislá na světle, ve kterých je CO<sub>2</sub> přeměněn na uhlohydráty za použití obou produktů ze světelné fáze fotosyntézy (Allakhverdiev et al. 2002). Pigmentová analýza ukázala, že stres způsobený solí vedl k významnému poklesu obsahu chlorofylu A, zatímco obsah chlorofylu B zůstal neovlivněn. Zdálo se, že chlorofyl B toleruje vyšší koncentrace soli než chlorofyl A.

Vysoké koncentrace solí můžou poškodit aktivní reaktivní centra PSII, ničí komplex, který vyvíjí kyslík (OEC) a poškozuje schopnost přenášet elektrony na dárcovskou stranu PSII (Misra et al. 2001).

Redukce fotosyntézy je spojena se sníženým vodním potenciálem listů, který je zodpovědný za uzavření průduchů, což způsobuje snížení stomatální vodivosti. Rozptýlení CO<sub>2</sub> uvnitř stomat se pak stává omezené a jeho vazba na úrovni chloroplastu se následně snižuje; regenerace RuBP (ribulosa bisfosfát) se snižuje (Munns & Tester 2008).

### 3.4.1 Fotosyntéza

Fotosyntéza je proces, kterým rostliny převádějí světelnou energii ze slunce na chemickou energii ve formě sacharidů. Proces fotosyntézy začíná absorpcí fotonů rostlinnými pigmenty (Zheng 2013). Obecněji lze definovat fotosyntézu jako souhrn procesů spojených s přeměnou energie fotonů (kvant záření) do volné chemické energie, která je dále využita při biologických syntézách (Gloser 1998).

Fotosyntetické pigmenty jsou vždy připojeny k membránám v buňce. V řasách a vyšších rostlinách jsou fotosyntetické pigmenty umístěny v chloroplastu, kde probíhá fotosyntéza. Pigmentové molekuly nejsou rozptýleny náhodně uvnitř chloroplastu, ale jsou uspořádány na povrchu tylakoidních membrán (Brennan 2013).

Chloroplasty jsou orgány s dvojitou povrchovou membránou a s dalším vysoce specifickým vnitřním membránovým systémem, označovaným jako tylakoidy. Skupiny těsně na sebe přiléhajících tylakoidů nazýváme grana (Gloser 1998).

Ve fotosyntéze je využita pouze energie světla s rozsahem vlnových délek 700-400 nm. Chlorofyl absorbuje z viditelného spektra nejvíce část červenou s největší vlnovou délkou, která však má ve slunečním spektru největší rozsah (Dostál a Dykyjová 1962).

Některé rostliny přeměňují CO<sub>2</sub> na tři uhlíkové cukry a jsou tudíž nazývány uhlík- 3 rostliny. Pro typické uhlík -3 rostliny jsou vhodné mírné oblasti, kde počasí není příliš suché nebo horké a voda není obecně omezující faktor. Příklady tří uhlíkatých rostlin zahrnují takové plodiny jako je pšenice, ječmen a hrách (Zheng 2013).

Jiné rostliny převádějí CO<sub>2</sub> na čtyřmocný cukr a jsou tudíž nazývány uhlík- 4 rostliny. Uhlík - 4 rostliny jsou vybaveny čerpadlem CO<sub>2</sub>, které může koncentrovat CO<sub>2</sub> uvnitř svých listů. To umožňuje těmto rostlinám provádět fotosyntézu, i když se jejich stomata musí částečně nebo dočasně uzavřít, aby se zachovala voda v horkém a slunečním dni. Takto jsou C4 rostliny dobře přizpůsobeny vysokým denním teplotám a intenzivnímu slunečnímu světlu s periodickými nedostatky vody (Zheng 2013). K fotosystému II patří i komplex, ve kterém dochází k fotolýze vody. Bývá též označován jako OEC (Oxygen Evolving Center) (Procházka et al. 2002).

Fotosystém je tvořen komplexem integrálních bílkovin v tylakoidní membráně (Procházka et al. 1998). Kromě chlorofylu se podílejí na absorpci světla i ostatní pigmenty (Kincl a Faustus 1997).

### 3.5 Osmoticky aktivní látky a jejich funkce při působení solného stresu

Na fyziologické úrovni je osmotické přizpůsobení adaptivním mechanismem, který se podílí na toleranci sucha a solného stresu, umožňuje normální udržování tlaku turgoru za stresových podmínek (Singh 2015). Osmolyty jsou „kompatibilní“, mohou dosáhnout velmi vysokých buněčných koncentrací bez zásahu do normálního rostlinného metabolismu. Zdá se, že hrají důležitou roli osmotického přizpůsobení ve všech podmínkách prostředí, které vede k dehydrataci buněk, včetně solného stresu (Flowers & Colmer 2008).

Jeden z nejběžnějších osmolytů v rostlinách je prolin (Obr. 2), aminokyselina, která se hromadí v cytosolu mnoha vyšších rostlin v reakci na jiné abiotické stresy: vysoká koncentrace solí, sucho, chlad, vysoká teplota, nutriční nedostatky, těžké kovy, znečištění ovzduší nebo UV záření (Saradhi et al. 1995). Jedním z metabolických důsledků osmotického stresu je akumulace osmolytů - nízkomolekulárních organických sloučenin, také známých jako kompatibilní rozpustné látky, které jsou vysoce rozpustné a neinterferují s normálními metabolickými reakcemi, protože nejsou toxické ani při vysokých buněčných koncentracích (Flowers et al. 1977). Byla identifikována široká škála osmoprotektivních sloučenin, včetně mono, di, oligo a polysacharidů, jako je glukosa, fruktóza, sacharóza, trehalóza, rafinóza a fruktany; cukrové alkoholy (polyoly), jako je sorbitol, manitol (Rhodes et al. 2002).

Z termodynamického hlediska osmolyty snižují osmotický potenciál vody a tím i potenciál vody v buňkách, ve kterých jsou přítomny (Borowitzka 1981).

#### 3.5.1 Aminokyseliny

##### 3.5.1.1 Prolin

Prolin může podstatně přispět k osmotickému nastavení cytoplazmy, pokud se akumuluje v dostatečně vysoké koncentraci, v několika dalších případech plní funkce jako osmoprotektivní činidla (Verbruggen & Hermans 2008). Prolin, který je indikátorem stresu, je často považován za dobrý parametr pro testování rostlin, u kterých předpokládáme dobrou toleranci proti stresu suchem (Bekka 2018). Akumulace prolinu je běžnou fyziologickou reakcí v mnoha rostlinách, rostliny reagují na širokou škálu biotických a abiotických stresů (Verbruggen et al. 2008). V podmínkách bez fyziologického roztoku jsou hladiny prolinu nízké a zvyšují se tím, že se zvyšuje koncentrace solí (Stewart et al. 1974). Ačkoliv prolin obvykle tvoří v glykofytích rostlinách menší složku volných aminokyselin z celkového množství,

bylo pozorováno, že se hromadí v podmínkách, kdy je rostlina stresována nedostatkem vody (Barnett & Naylor 1966). Zvyšující se koncentrace solí způsobily zvýšení volného obsahu prolinu. Tyto výsledky naznačují, že tolerance solného stresu halofytních rostlin může být úzce spojena se zvýšenou kapacitou antioxidantního systému jak zachytávat reaktivní druhy kyslíku, a tím potlačit hladinu peroxidace lipidů spolu s akumulací osmoprotektivního prolinu v podmínkách solného stresu (Yazici et al. 2007).

### 3.5.1.2 Glycin betain

Glycin betain (dále GB) je amfoterní sloučenina, která je elektricky neutrální v širokém rozmezí fyziologických hodnot pH. Je extrémně rozpustný ve vodě, ale obsahuje nepolární uhlovodíkovou skupinu, která se skládá ze tří methylových skupin. Molekulární vlastnosti GB umožňují interakci s hydrofilními a hydrofobními doménami makromolekul, jako jsou enzymy a proteinové komplexy. Studie in vitro ukázaly, že glycin betain není pouze netoxický buněčný osmolyt, který zvyšuje intracelulární osmolaritu, když je buňka vystavena stresům vyvolaným hyperosmotickým stavem: bylo dobře zdokumentováno, že v in vitro podmínkách GB stabilizuje struktury a aktivity enzymů, bílkovinných komplexů a udržuje integritu membrán proti škodlivým účinkům nadměrné koncentrace solí, chladu, tepla (Gorham 1995).

Bylo prokázáno, že studie rostlinné fyziologie a genetiky dokládají, že úroveň nahromaděného GB koreluje se stupněm tolerance solí (Rhodes et al. 1989). Navíc exogenní zásoba GB také zvyšuje solnou toleranci některých rostlin, které nejsou jinak schopné akumulovat glycin betain (Harinasut et al. 1996).

Glycin betain je kvartérní sloučenina, která se hromadí v reakci na stres solí a nedostatkem vody v mnoha různých organismech (Hanson & Scott 1980). Kromě osmotických efektů a přímých ochranných rolí jako osmoprotektant GB také nepřímo přispívá k toleranci vůči stresu solí a zlepšuje stomatální vodivost (Chen & Murata 2008).

Glycin betain a prolin jsou dva hlavní organické osmolyty, které se hromadí v různých druzích rostlin v reakci na stres svého životního prostředí jako je sucho, vysoký obsah solí, extrémní teploty, UV záření a těžké kovy. Přestože jejich skutečné role v osmotoleranci rostlin zůstávají nedokonale objasněné, předpokládá se, že obě sloučeniny mají pozitivní vliv na integritu enzymů a membrán spolu s adaptivními úlohami při zprostředkování osmotického nastavení u rostlin pěstovaných za stresových podmínek (Ashraf & Foolad 2005).

### 3.5.1.3 GABA

Po desetiletí byla GABA u rostlin známá pouze jako metabolit, většinou v kontextu s reakcí na stres (Bouché & Fromm 2004). Gaba je neproteinová aminokyselina, která je široce rozšířena v celém biologickém světě. Stresy prostředí zvyšují akumulaci GABA prostřednictvím dvou různých mechanismů (Kinnersley & Turano 2000).

Stresy vyvolávající metabolické a nebo mechanické poškození, které vedou k okyselení cytosolů, indukují vnik kyselého pH, které je závislé na aktivaci glutamát dekarboxylázy a syntézy GABA. Extrémně výrazné poklesy cytosolického pH se vyskytují při depresi kyslíku, což je primární stresový faktor v zaplavených půdách a tento stres vyvolává největší akumulaci GABA (Kinnersley & Turano 2000).

## 3.5.2 Polysacharidy

### 3.5.2.1 Manitol

Manitol je alkohol s šesti uhlíky v cukru, kterému se dosud věnovala malá pozornost vědců rostlin, a to navzdory širokému rozšíření v přírodě (Stoop et al. 1996).

Manitol může zachytit hydroxylové radikály k ochraně citlivých thiol-regulovaných enzymů, jako je fosforibulokináza, thioredoxin, ferredoxin a glutathion (Shen et al. 1997).

### 3.5.2.1 Fruktanty

Fruktanty jsou polymery fruktózy a slouží jako hlavní zásobní sacharidy v mnoha rostlinných druhů. V rostlinách se hromadí fruktanty ve vakuole a předpokládá se, že se podílejí na abiotické stresové toleranci (Vijn & Smeekens 1999).

### 3.5.2.2 Trehalóza

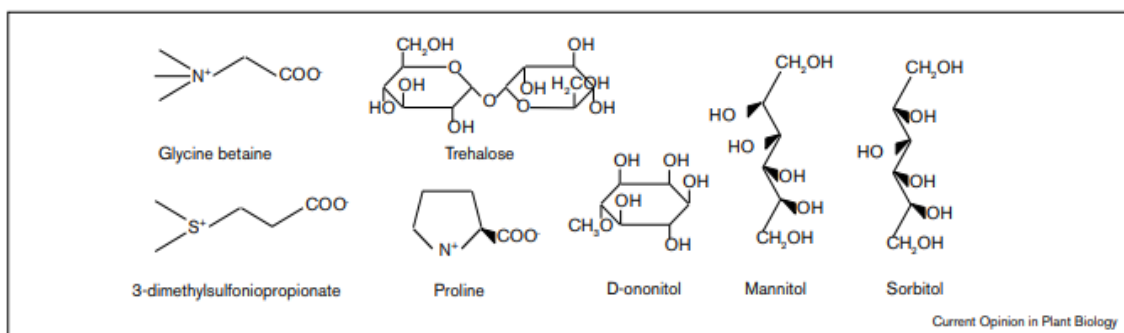
Trehalóza je neredukující disacharid glukózy, který funguje jako kompatibilní rozpouštěná látka, která dokáže stabilizovat biologické struktury pod abiotickým stresem v bakteriích, houbách a bezobratlých živočichů. Je to velmi vzácná sloučenina pro rostlinné království (Pilon-Smits et al. 1995).

Cukry nejenom podporují růst tkání, ale také ovlivňují systémy citlivé na cukr, které regulují buď pozitivní nebo negativní expresi různých genů zapojených do fotosyntézy, dýchání, syntézy a degradace škrobu, sacharózy (Hare et al. 1998).

Trehalóza je vysoce rozpustná, ale chemicky nereaktivní, takže je kompatibilní s buněčným metabolismem i při vysokých koncentracích (Lunn et al. 2014).

U rostlin byla akumulace trehalózy poprvé demonstrována na rostlinách glykofytních při vysoušení, ale podle našich znalostí zůstává prokázána i v halofytách (Inès Slama et al. 2015).

Obr.2(Inès Slama et al. 2015).



Structures of various osmoprotectants found in plants.

## 4 Metodika

### 4.1 Charakteristika šruchy zelné

*Portulaca oleracea* L. je běžná bylina používaná jako zelenina.

Je to osmý nejčastější plevel po celém světě rostoucí v mírných, subtropických a tropických oblastech v nadmořské výšce do 2600nm. Vyskytuje se od 45° severní až 40° jižní šířky (James, 1993). Rostlina je šťavnatá, bylinná, vzpřímená nebo poléhavá, rostoucí až do výšky 30 cm s válcovitým stonkem o průměru 2-3 mm. Rostlina se konzumuje jako zelenina a používá se pro léčebné účely. Tradičně, od starověku, byla tato rostlina používána k léčbě různých onemocnění, jako jsou kožní problémy, horečka (Sultana & Rahman 2013).

Šrucha je roční rostlina odolná proti suchu a soli, která obsahuje velké množství užitečných omega-3 mastných kyselin a antioxidantních vitamínů. Tato rostlina je přizpůsobivá jak podmínkám sucha, tak i podmínkám soli, což z ní činí hlavního kandidáta na vytvoření jedlé krajiny v suchých oblastech a na zasolených půdách, které se často vyskytují společně tam, kde je půda intenzivně zavlažována (Isin Yazici et al. 2007). V poslední době se tato rostlina objevila i jako oblíbená rostlina pro zdroj výživy a léčivých vlastností v Čechách a Evropě (Brill & Wildman 1994). Šrucha zelná roste na slunných a sušších stanovištích – návsi, okraje cest, vinice. Kvete od července do října. Květy jsou nenápadné, okvětní lístky jsou zbarvené do žluta (Obr. 3) Plodem je elipsoidní tobolka. Využívá se jako koření a zelenina v teplých oblastech světa. Rostlina je jednoletá a má dužnatý kořen válcovitého tvaru.

Obr.3 *Portulaca oleracea* v květu (zdroj Botany.cz)





## 4.2 Založení pokusu

Pokus byl založen v druhé polovině března roku 2018 v podmínkách klimaboxu. Rostliny byly pěstovány po dobu dvou měsíců. Průběžně byly využívány k stanovení obsahu prolinu. Výsev byl proveden 23.3.2018 v klimaboxu na Katedře botaniky a fyziologie rostlin. Bylo použito osivo od společnosti Semo v množství 0,4g. Šruha byla pěstována v květináčích o velikosti 13x13x13 cm a o objemu 1,5l. Pro výsev semen byl využit substrát od značky Hawita o velikosti frakcí 0-10 mm. Substrát obsahuje bílou a černou rašelinu, jíl a PGmix. Před vyklíčením rostlin byl pokus zaléván každý den. Po vyklíčení se pokus zaléval každý třetí den, tak aby nikdy nedošlo k úplnému vyschnutí substrátu.

Pokus se šruhou zelnou byl proveden na Katedře botaniky a fyziologie rostlin České zemědělské univerzity v Praze. Pokus byl založen v klimaboxu (Obr. 4), ve kterém byla teplota udržována na 22°C. Šruha byla vystavena umělému osvětlení a relativní vzdušné vlhkosti mezi 60-70 %.

### 4.2.2 Varianty

Po době, kdy rostliny dosáhly požadovaného vzrůstu byly rozděleny do tří variant. Jednotlivé skupiny byly označeny barevnou vlaječkou. Kontrolní varianta byla během průběhu pokusu zalévána destilovanou vodou, pokaždé vždy 100ml. V této skupině bylo 17 květináčů. Další variantu tvořily rostliny, které byly během pokusu zalévány sto mililitry solného roztoku o koncentraci NaCl 100mmol/l. Tato skupina rostlin byla sestavena ze 16 květináčů. Třetí variantu tvořily rostliny, které byly zalévány solným roztokem o koncentraci 300mmol/l. Všechny varianty byly zalévány každý třetí den, aby nedošlo k proschnutí substrátu. V každém květináči bylo umístěno pět až sedm rostlin, aby nedocházelo ke vzniku prostorové konkurence a následnému omezení růstu.

Obr.4 Rostliny v klimaboxu (autor)



### 1.3 Stanovení obsahu prolinu

Stanovení obsahu prolinu vychází z metodiky dle Batese 1973. Pokus byl založen ve třech různých variantách, které se lišily koncentrací solí NaCl. Varianty byly udržované v temperovaném klimaboxu na Katedře botaniky a fyziologie rostlin.

Jednotlivý rostlinný materiál se hodnotil odděleně a postupně. V klimaboxu se odebral vhodný výhonek rostlin k provedení pokusu. Vybralo se vždy 4-5 jednotlivých výhonů za každou variantu.

Obr.5 Váha (autor)



Z jednotlivých variant bylo naváženo 0,25 g listové plochy (Obr. 5). Listy bylo potřeba navážít co nejrychleji, aby nedocházelo k výparu, který by ovlivnil naváženou hmotnost vzorků. Pokus byl sestaven z pěti opakování pro každou variantu. Navážený materiál se v třecí misce rozmělnil v homogenní směs spolu s 5ml 3 % kyseliny sulfosalicylové.

Obr.6 Tření a filtrace (autor)



Kyselina se přilávala po malých částech, aby došlo k rozmělnění slizovitého listu rostliny. Takto připravený homogenní materiál se nechal stát, dokud nedošlo k reakci (změna barvy na žluto-hnědou) (Obr. 6).

Vzniklou směs bylo nutné přefiltrovat přes filtrační papír do kádinek nebo lze směs filtrovat přes vakuum v digestoři. Čistý filtrát se prepipetoval v digestoři do zkumavek(1ml), k filtrátu se přidal 1ml ninhydrinu a 1ml koncentrované kyseliny octové (98%) (Obr. 7). Připravené vzorky se nechaly promíchat na Vortexu.

Obr.7 Filtráty v digestoři (autor)



Vzorky se nechaly temperovat po dobu 30 minut při teplotě 90° C. Do vychladlých vzorků bylo odpipetováno 3ml toluenu a čekalo se na oddělení fází. Po oddělení fází byla z horní vrstvy změřena absorbance fotospektrometrem 520nm. Výsledný obsah prolinu byl vyjádřen v  $\mu\text{m/g}$  FW (čerstvé hmotnosti).

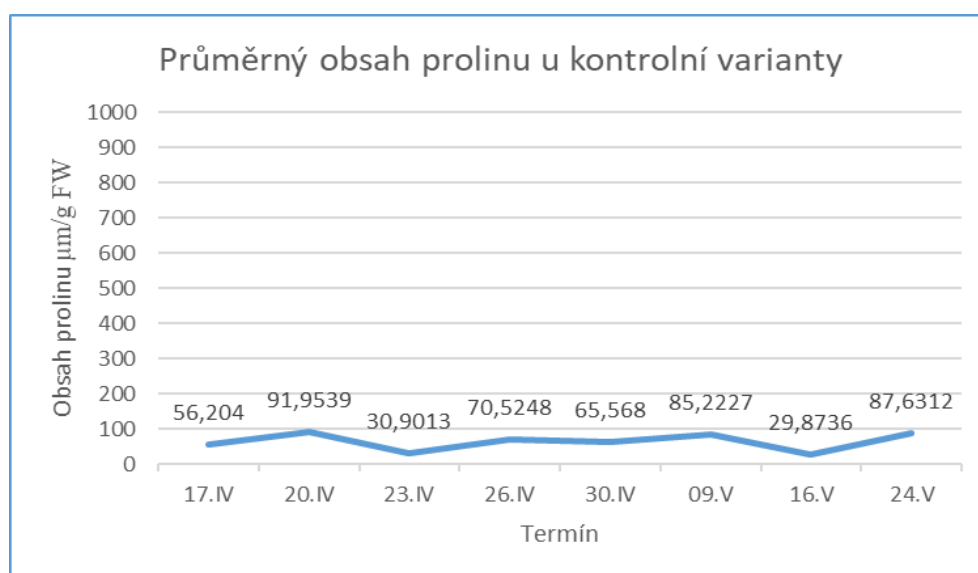
## 1.4 Výsledky

S vyšší koncentrací NaCl a dobou působení stresu roste také obsah prolinu, nejvyšších hodnot prolinu bylo dosaženo při posledním měření u varianty S300 (901,5  $\mu\text{m/g}$  FW). Nejnižší hodnoty byly naměřeny u kontrolní varianty (Obr. 8).

U kontrolní varianty, která nebyla vystavena stresovému faktoru, se nepředpokládají změny v obsahu prolinu. Graf ukazuje mírné rozdíly mezi měřeními, ale i přesto rostlina nebyla stresována. Hodnoty obsahu prolinu se pohybovaly v rozpětí od 29,9  $\mu\text{m/g}$  FW (7. měření) až do 92,0  $\mu\text{m/g}$  FW (2. měření). Během měření došlo u kontrolní varianty k nárůstu o 207,8 %.

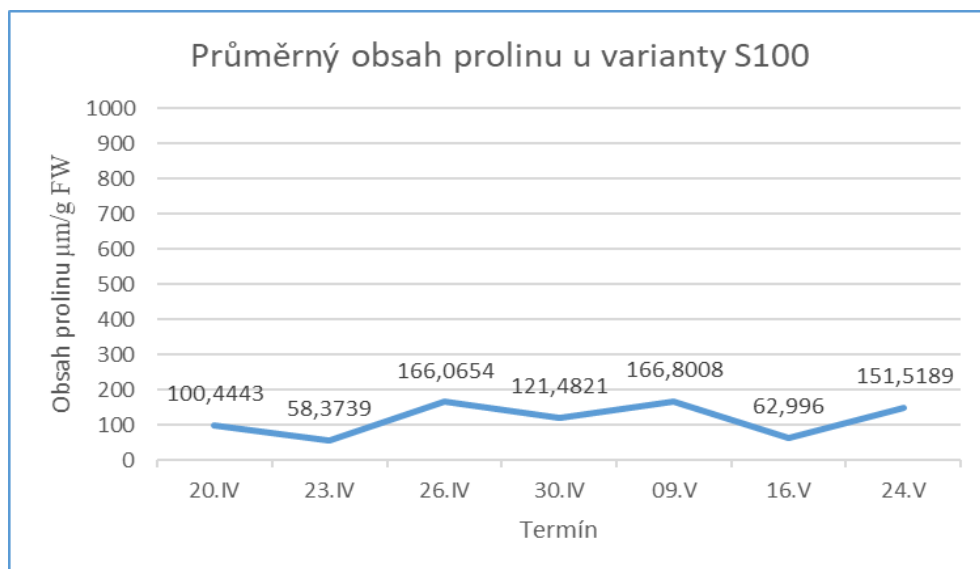
Ve srovnání s variantou S300, u které došlo k výraznému hromadění prolinu, nedocházelo k žádné prokazatelné akumulaci, obsah prolinu byl stabilní, můžeme pozorovat stejný vývoj jako u varianty S100, u které taky nedošlo k výrazné stresové reakci.

Obr.8 Průměrný obsah prolinu ( $\mu\text{m/g}$  FW) u kontrolní varianty



Naměřené hodnoty u varianty S100 (Obr. 9) se pohybovaly v intervalu od 63,0  $\mu\text{m/g}$  FW (6. měření) až do 166,8008  $\mu\text{m/g}$  FW (5. měření). U varianty S100 nedošlo k žádné stresové reakci. Výsledky jsou porovnatelné s variantou K-kontrola, u které také došlo jen k mírným rozdílům. Procentuálně došlo k nárůstu prolinu v průběhu měření o 185,8 %.

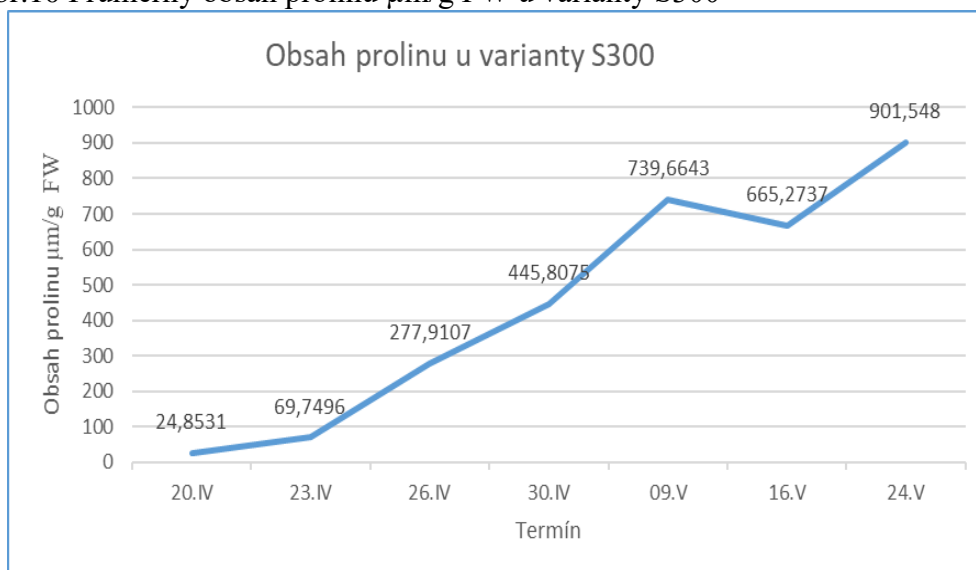
Obr.9 Průměrný obsah prolinu  $\mu\text{m/g}$  FW u varianty S100



U varianty S 300 (Obr. 10) vidíme postupný nárůst obsahu prolinu. Koncentrace NaCl byla nejvyšší ze všech variant. Naměřené hodnoty byly v rozmezí od 24,9  $\mu\text{m/g}$  FW (1. termín) až 901,5  $\mu\text{m/g}$  FW (7. termín). Měření bylo prováděno v sedmi termínech. Skokového narůstání hodnot si můžeme všimnout od třetího měření, kdy dochází k akumulaci prolinu vlivem stresové reakce. Došlo k nárůstu o 3527,5 % mezi nejnižší a nejvyšší hodnotou.

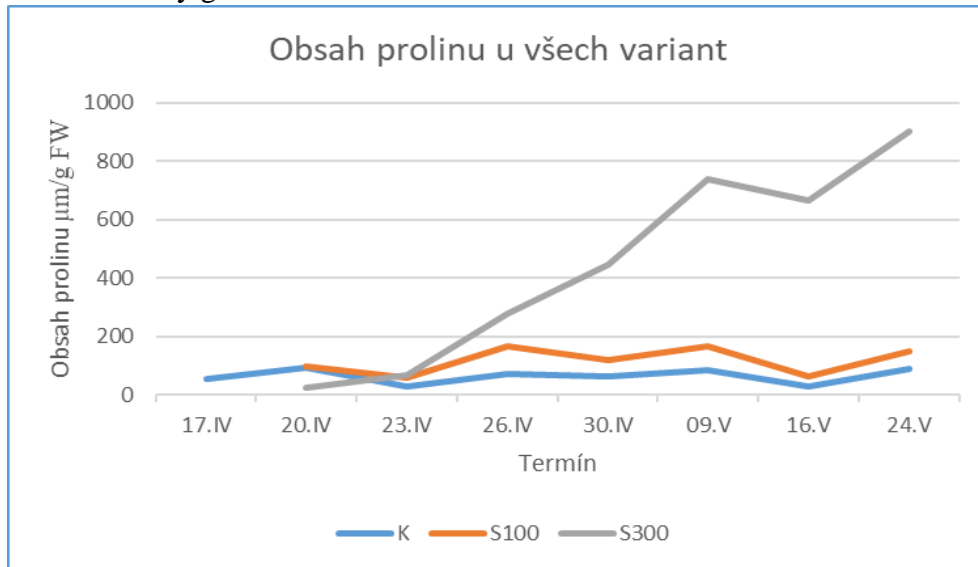
Ve srovnání s variantou K a S100 lze pozorovat rychlý nárůst obsahu prolinu, můžeme si všimnout mírného poklesu hodnot v šestém termínu odběru vzorku.

Obr.10 Průměrný obsah prolinu  $\mu\text{m/g}$  FW u varianty S300



U souhrnného grafu (Obr. 11) vidíme jednotlivé křivky, jak se měnil obsah osmolytu. Varianta S100 téměř kopíruje kontrolní variantu. Stresová reakce se projevila nejvíce u varianty S300, která měla vliv na halofytní rostlinu *Portulaca oleracea*.

Obr.11 Souhrnný graf



## 5 Diskuze

Obsah prolinu se u jednotlivých variant lišil v závislosti na termínu odběru a celkové délce působení NaCl. Zasolenost půdy může být způsobená přirozenými nebo člověkem indukovanými procesy, je velkým rizikem pro životní prostředí. Celkový rozsah půd zasažených primárním zasolením je asi 955 mil. ha, zatímco sekundární salinizace postihuje asi 77 mil. ha, z toho 58 % v zavlažovaných oblastech. Téměř 20 % veškeré zavlažované půdy je zasaženo solí a tento podíl má tendenci růst navzdory značnému úsilí o rekultivaci půdy. To vyžaduje pečlivé sledování stavu a typů zasolených půd, aby došlo k omezení degradace půdy a zajistilo se udržitelné využívání již takto poškozených půd a pozemků (Metternicht & Zinck 2003). Problémy zasolení půdy a sodicity se vyskytují v téměř každé zavlažované oblasti světa a vyskytují se také na nevrstvených porostech a pastvinách. Proto prakticky není žádná země imunní na vliv salinizace. Je důležité pro udržení života na Zemi, kontrolovat tyto problémy a hledat nové cesty, jak využívat tyto rozsáhlé solné a sodné půdy (Pessarakli 1999).

Pokud vezmeme v úvahu, že jsou všechny plodiny pěstovány na půdách, mají půdní vlastnosti podstatný vliv na život rostlin a plodin. V přírodě rostou na konkrétních půdách obvykle jednotlivé druhy rostlin. Existují tedy specifické vztahy mezi určitou půdou a vegetačním pokryvem této specifické půdy (Pessarakli 1999). Různé skupiny půd jsou zodpovědné za různé vlastnosti, které vlivem stresu brání rozvoji rostlin a plodin. V solných půdách je výsledkem vysoká koncentrace soli v pevné a kapalně fázi, což vede k vzniku vysokého osmotického tlaku, který brání normálnímu rozvoji rostlin (Zhu 2001).

Zasolenost je stresový faktor, který má nepříznivé následky na život rostliny. Kromě toho, některé sloučeniny např. chloridy, které obsahují půdy již zasažené salinizací, působí jako jeden ze stresujících faktorů. Vysoké pH brání životní funkci plodin a limituje jejich vývoj (Pessakli 1999).

Vysoká koncentrace solí způsobuje hyperosmotický stres a iontovou nerovnováhu, tyto efekty mohou vést až ke smrti rostliny (Zhu 2001). Chemický potenciál solného roztoku zpočátku vytváří nerovnováhu potenciálu vody mezi apoplastem a symplastem, který vede ke snížení turgoru. Při silném působení solného roztoku může dojít až k snížení růstu (Bohnert et al. 1995). K zastavení růstu dochází, když je turgor snížen pod prahovou hodnotu buňky (Taiz & Zeiger 1998).



Podle Motřkové a kol (2014) „Halofyty jsou rostliny schopné využít ke svému růstu vodu i s více než 0,5 % obsahem soli. Adaptační mechanismy rostlin k zasolení je dvojího druhu. V první řadě se jedná o dokonale řízený příjem solí pomocí vysoce selektivní plazmatické membrány, která brání pronikání nadbytečných iontů do buněk kořenů. Druhý adaptační mechanismus spočívá ve zvýšeném ukládání solí do vakuol, případně apoplastu, kdy bývá část solí transportována do nadzemní části a následně i vylučována na povrch listů“.

Solný stres výrazně snižuje růst a produktivitu glykofytů, které tvoří většinu zemědělských produktů (Horie et al. 2012). Zvýšené zatížení sekundární salinizací způsobené vlivem antropogenních aktivit vede k většímu tlaku na glykofytní rostliny. Glykofyty vykazují silně tlumený růst, a dokonce i smrt v přítomnosti 100–200 mmol/l soli (Himabindu 2016).

Šrucha zelná je jednoletá rostlina odolná vůči suchu a soli, která obsahuje velké množství prospěšných omega-3 mastných kyselin a antioxidačních látek. To, že je šrucha přizpůsobitelná jak suchým i zasoleným podmínkám, jí dělá hlavním kandidátem na vytvoření jedlé krajiny v oblastech se suchými podmínkami a půdami s vysokým obsahem solí, často jsou tyto faktory přítomny společně, kde je půda zavlažována (Yazici et al. 2017).

Užívá se jako antiseptikum, antispasmodikum, diuretikum, antipyretikum, uvolňuje svaly, antioxidant, posiluje obranyschopnost systému, napomáhá k filtraci krve pod lékařským dohledem (Schuman 2001). Šrucha zelná využívá fotosystém C<sub>4</sub>, ale zároveň má schopnost konvertovat i k fotosystému CAM. Tato vlastnost výrazně ovlivňuje schopnost *Portulaca oleracea* odolávat rozsáhlému environmentálnímu stresu (Koch & Kennedy 1981).

Tradičně, od starověku, byla tato rostlina používána k léčbě různých onemocnění, jako jsou kožní onemocnění, horečka (Sultana & Rahman 2013).

Šrucha je listová zeleninová plodina, která je poměrně odolnější vůči soli než jakákoli jiná zelenina s vysokým obsahem antioxidantů, minerálů a vitamínů. Rozvoj odrůd tolerantních k solnému stresu je důležitý z důvodu nedostatečně kultivovatelné půdy a zvyšující se zasolenosti půd (Alam et al. 2014).

V našich výsledcích bylo prokázáno, že se zvyšující se koncentrací NaCl dochází i k vyšší akumulaci prolinu u šruchy zelné. Nejvyšších hodnot bylo dosaženo při koncentraci soli 300 mmol/l. Celý tento proces ovlivňuje i délka působení solného stresu.

Kompatibilní osmolyty jsou účinnými osmoprotektanty, které hrají roli v boji proti účinkům osmotického stresu. Prolin je jedním z nejběžnějších kompatibilních osmolytů u rostlin, které jsou vystavené vlivům vodního stresu (Yoshida 1997).

Během našeho testování bylo prokázáno, že nízká koncentrace NaCl nemá vliv na vyšší hromadění prolinu u halofytního druhu. Naše tvrzení podporuje Heuer (1999).

Halofyty jsou rostliny schopné růstu a reprodukce ve vysoce slaném prostředí. Tyto rostliny obvykle absorbují velké množství NaCl, o kterém se předpokládá, že je sekvestrován v buněčných vakuolách, jinak by došlo k narušení enzymatické aktivity. O prolinu je známo, že se akumuluje v cytoplazmě pro vyvážení osmotického potenciálu (Heuer 1999).

K hodnocení obsahu prolinu byla využita metoda dle Batese 1973, stejné hodnocení obsahu prolinu využil i Rhadari et al. (2012), který ve svém pokusu sledoval obsah prolinu u klíčích rostlin *Portulaca oleracea* v koncentracích NaCl 50,100,150,200 mmol/l.

Podle Rhadari et al. (2012) měla hladina prolinu v listech šruchy zelné vzrůstající tendence. Podle toho, jak vzrůstala salinita, nejvyšší hodnota prolinu byla pozorována u 200 mmol/l koncentrace NaCl a nejnižší koncentrace prolinu byla pozorována ve slepém vzorku (kontrolní varianta). Při našem měření byla použita koncentrace 100 a 300 mmol/l NaCl. Varianta 100 mmol/l nevykazovala žádné stresové reakce na sůl a téměř kopírovala křivku kontrolní varianty. Naopak nejvíce vzrůstal obsah prolinu u varianty 300 mmol/l NaCl, proto se dá předpokládat, že by i u varianty 200 mmol/l NaCl došlo také k nárůstu prolinu jako při pokusu Rhadari et al. (2012).

Stejnému tématu se věnoval i Yazici et al. (2007), kteří sledovali nárůst prolinu v listech šruchy zelné, pokus hodnotili metodou dle Batese et al. (1973). V našem pokusu se vzorky nechaly temperovat 30 min. při 90 °C, ale tento autor temperoval vzorky při 100 °C po dobu jedné hodiny. Za kontrolních podmínek se obsah volného prolinu v listech rostlin šruchy nezměnil. Nicméně 73 % a 100 % zvýšení akumulace prolinu nastalo při působení 70 a 140 mmol/l NaCl. Volný obsah prolinu v listech šruchy zelné vystavených 140 mmol/l NaCl po dobu 30 dnů dosáhl nejvyšší úrovně a ukázal třikrát vyšší akumulaci prolinu než v listech kontrolních rostlin (Yazici et al. 2007).

Při porovnání výsledků ostatních autorů dojdeme k závěru, že halofytní druh reaguje výrazněji pouze na vyšší koncentraci solí v půdě či roztoku. Všichni hodnotili obsah prolinu podle Batese (1973), jen se lišila doba temperování a stupně Celsia. Většina autorů si uvědomuje problém, který mohou způsobit zasolené půdy. Je potřeba hledat nová řešení, nové produkční odrůdy odolávající tomuto stresu.

## 6 Závěr

Pokus na Katedře botaniky a fyziologie rostlin probíhal po dobu šesti týdnů. Bylo pracováno s koncentrací solí 100, 300 mmol/l NaCl a kontrolní varianta. Pro výzkum byla využita halofytní rostlina šruha zelná (*Portulaca oleracea*). Jedná se o častý plevelný druh na orné půdě a v meziřadí (vinice).

Sledováním se prokázalo, že s rostoucí koncentrací NaCl roste i obsah prolinu u halofytního druhu. Varianty S100 a kontrola měly téměř stejné výsledky. Halofytní druh nebyl ovlivněn, tak nízkou koncentrací NaCl (100 mmol/l). Výsledky byly stabilní, nedošlo k vyvolání reakce a k akumulaci prolinu, šruha snesla zasolení.

Halofytní rostlina byla ovlivněna koncentrací 300 mmol/l NaCl, kdy došlo k vyššímu hromadění prolinu. Během měření došlo mezi kontrolní variantou bez akumulace a variantou se stresovou reakcí na zasolení k nárůstu prolinu o 2917,9 %. Byla prokázána odolnost k zasolení, což nás může vést k myšlence využívat šruchu více jako potenciální listovou zeleninu. Také by se dala použít pro zemědělské využívání již v zasolených oblastech a podle některých výzkumů i pro fytoremediaci (odstraňování znečišťujících látek z prostředí).

## 7 Literatura

- Alam M, Juraimi AS, Rafii MY, Abdul Hamid A, Aslani F. 2014. Screening of purslane (*Portulaca oleracea* L.) accessions for high salt tolerance. *The Scientific World Journal* 2014.
- Alam MA, Juraimi AS, Rafii MY, Hamid AA, Aslani F, Hakim MA, 2016. Salinity-induced changes in the morphology and major mineral nutrient composition of purslane (*Portulaca oleracea* L.) accessions. *Biological Research* **49**: 1-19.
- Ashraf M, 2004. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora* **199**: 361-376.
- Ashraf MFMR, Foolad, M. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and experimental botany* **59(2)**: 206-216.
- Assaha DV, Ueda, A., Saneoka H, Al-Yahyai R, Yaish MW. 2017. The role of Na<sup>+</sup> and K<sup>+</sup> transporters in salt stress adaptation in glycophytes. *Frontiers in physiology* **8**: 509.
- Barnett, NM, Naylor, AW. 1966. Metabolismus aminokyseliny a bílkovin v bermudské trávě během vodního stresu. *Plant Physiol.* **4**: 1222-1230.
- Bekka S, Abrous-Belbachir O, Djebbar R. 2018. Effects of exogenous proline on the physiological characteristics of *Triticum aestivum* L. and *Lens culinaris* Medik. under drought stress. *Acta Agriculturae Slovenica* **111**: 477-491.
- Bohnert HJ, Nelson DE, Jensen RG. 1995. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell* **7**: 1099-1111.
- Borowitzka LJ. 1981. Solute accumulation and regulation of cell water activity. In: Paleg LG, Aspinall D. eds. *Physiology and biochemistry of drought resistance in plants*. Sydney, Academic Press **1**:97–130.
- Bouche N, Fromm H. 2004. GABA in plants: just a metabolite? *Trends in plant science* **9(3)**: 110-115.
- Brill S, Dean E. 1994. *Identifying and harvesting edible and medicinal plants in wild (and not so wild) places*. Hearst Books, New York.
- Djilianov D, Georgieva T, Moyankova D, Atanassov A, Shinozaki K, Smeeken SCM, Murata, N. 2005. Improved abiotic stress tolerance in plants by accumulation of osmoprotectants—gene transfer approach. *Biotechnology & Biotechnological Equipment* **19(3)**: 63-71.
- Dostál R, Dykyjová D. 1962. *Zemědělská botanika*. Československá akademie zemědělských věd, Praha.
- Farghaly FA, Radi AA, Abdel-Wahab DA, Hamada AM. 2016. Effect of salinity and sodicity stresses on physiological response and productivity in *Helianthus annuus*. *Acta Biologica Hungarica* **67**: 184-194.
- Flowers TJ. 1972. The effect of sodium chloride on enzyme activities from four halophyte species of *Chenopodiaceae*. *Phytochemistry* **11**: 1881–1886.
- Flowers TJ, Colmer TD. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytol* **179**: 945–963.
- Gapinska M, Glinska S. 2014. Salt-mediated changes in leaf mesophyll cells of *Lycopersicon esculentum* Mill. plants. *Journal of Central European Agriculture* **15**: 219-235.

- Ghorbani M, Movahedi Z, Kheiri A, Rostami M. 2018. Effect of salinity stress on some morpho-physiological traits and quantity and quality of essential oils in Peppermint (*Mentha piperita* L.). *Environmental Stresses in Crop Sciences* **11**: 413-420.
- Glenn EP, Brown JJ, Blumwald E. 1999. Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Critical Reviews in Plant Sciences* **18**: 227–255.
- GLOSER J. 1998. *Fyziologie rostlin*. Masarykova univerzita, Brno.
- Gorham J. 1995. Betaines in higher plants – biosynthesis and role in stress metabolism. In *Amino Acids and Their Derivatives in Higher Plants*. Cambridge University Press, Cambridge **1**: 171–203.
- Grzeszczuk M, Salachna P, Meller E. 2018. Changes in Photosynthetic Pigments, Total Phenolic Content, and Antioxidant Activity of *Salvia coccinea* Buc'hoz Ex Etl. Induced by Exogenous Salicylic Acid and Soil Salinity. *Molecules* **23**: 1296-1296.
- Gupta, B, Huang B. 2014. Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *International journal of genomics*, 2014.
- Hanson AD, Scott NA. 1980. Betaine synthesis from radioactive precursors in attached, water-stressed barley leaves. *Plant Physiology* **66(2)**: 342-348.
- Harinasut P, Tsutsui K, Takabe T, Nomura M, Takabe T, Kishitani S. 1996. Exogenous glycinebetaine accumulation and increased salt-tolerance in rice seedlings. *Bioscience, Bio-technology and Biochemistry* **60**: 366–368.
- Himabindu Y, Chakradhar T, Reddy MC, Kanygin A, Redding KE, Chandrasekhar T. 2016. Review: Salt-tolerant genes from halophytes are potential key players of salt tolerance in glycophytes. *Environmental and Experimental Botany* **124**: 39-63.
- Hnilička F, Sřreda T. 2016. *Rostliny v podmínkách stresu – abiotické stresory*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Hoang Cn, Lin Kh, Hsiung Tc. 2018. Biochemical and Physiological Characteristics of Photosynthesis in Plants of Two *Calathea* Species. *International Journal of Molecular Sciences* **19**: 704-704.
- Horie T, Karahara I, Katsuhara M. 2012. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants. *Rice* **5(1)**: 11.
- Chen TH, Murata N. 2008. Glycinebetaine: an effective protectant against abiotic stress in plants. *Trends in plant science* **13(9)**: 499-505.
- James FM, W.K. Donna and F.Z. Sandra (1993). The Biology and Taxonomy of *Portulaca oleracea* L. (*Potulacaceae*) Complex in North America. *Rhodora* **95 (882)**: 166-183.
- Kinnersley AM, Turano FJ. 2000. Gamma aminobutyric acid (GABA) and plant responses to stress. *Critical Reviews in Plant Sciences* **19(6)**: 479-509.
- Konstantinova T. (2003) PhD Thesis; Specialized Scientific Council on Genetics, Sofia, Bulgaria.
- Läuchi A, Epstein E. 1984. Mechanisms of salt tolerance in plants. *California Agriculture* **38(10)**: 18-20.
- Masoud N, Hosein V. 2017. Effect of Vetiver Grass on Reduction of Soil Salinity and Some Minerals. *Majallah-i āb va Khāk* **30**: 796-804.

- Matthews JF, Ketron DW, Zane SF. 1993. The biology and taxonomy of the *Portulaca oleracea* L. (*Portulacaceae*) complex in North America. *Rhodora* **95(882)**: 166-183.
- Meng X, Zhou J, Sui N. 2018. Mechanisms of salt tolerance in halophytes: current understanding and recent advances. *Open Life Sciences* **13**: 149-154.
- Metternicht GI, Zinck JA. 2003. Remote sensing of soil salinity: potentials and constraints. *Remote sensing of Environment* **85(1)**: 1-20.
- Motřková K, Podlipná R, Vaněk T, Kafka Z. 2014. Halofytní rostliny a jejich možné využití ve fytořemediacích. *Chem. Listy* **108**: 586-591.
- Munns R, Gilligham M. 2015. Salinity tolerance of crops – what is the cost? *New Phytologist* **208**: 668-673.
- Numan M, Bashir S, Khan Y, Mumtaz R, Shinwari Zk, Khan Al, Khan A, Al-Harrasi A. 2018. Plant growth promoting bacteria as an alternative strategy for salt tolerance in plants: A review. *Microbiological Research* **209**: 21-32.
- Pardo-Domènech Li. 2016. Proline and glycine betaine accumulation in two succulent halophytes under natural and experimental conditions. *Plant Biosystems* **150**: 904-915.
- Pessaraki M, Szabolcs I. 1999. Soil salinity and sodicity as particular plant/crop stress factors. *Handbook of plant and crop stress*, 2.
- Pilon-Smits EA, Ebskamp MJ, Paul MJ, Jeuken MJ, Weisbeek PJ, Smeekens SC. 1995. Improved performance of transgenic fructan-accumulating tobacco under drought stress. *Plant physiology* **107(1)**: 125-130.
- Procházka S. 2007. *Botanika: morfologie a fyziologie rostlin*. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, Brno.
- Rahdari P, Tavakoli S, Hosseini Sm. 2012. Studying of Salinity Stress Effect on Germination, Proline, Sugar, Protein, Lipid and Chlorophyll Content in Purslane (*Portulaca oleracea* L.) Leaves. *Journal of Stress Physiology* **8**: 182-193.
- Rhodes D, Hanson AD. 1993. Quaternary ammonium and tertiary sulfonium compounds in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* **44**: 357–384.
- Rhodes D, Pich PJ, Brunk DG, Ju GC, Rhodes JC, Pauly MH, Hansen LA. 1989. Development of two isogenic sweetcorn hybrids differing for glycinebetaine content. *Plant Physiology* **91**: 1112–1121.
- Rozentsvet O, Nesterov V, Bogdanova E. 2017. Structural, physiological, and biochemical aspects of salinity tolerance of halophytes. *Russian Journal of Plant Physiology* **64**: 464-477.
- Saradhi P, Alia P, Arora S, Prasad KV. 1995. Proline accumulates in plants exposed to UV radiation and protects them against UV induced peroxidation. *Biochem Biophys Res Commun* **209**: 1–5.
- Shen B, Jensen Rg, Bohnert Hj. 1997. Mannitol protects against oxidation by hydroxyl radicals. *Plant physiology* **115(2)**: 527-532.
- Singh M, Kumar J, Singh S, Singh VP, Prasad SM. 2015. Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology* **14(3)**: 407-426.

- Siripornadulsil S, Train S, Verma DPS, Sayre RT. 2002. Molecular mechanisms of proline mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae. *Plant Cell* **14**: 2837–2847.
- Slama I, Abdelly C, Bouchereau A, Flowers T, Savouré A. 2015. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Annals of Botany* **115**(3): 433–447.
- Stefanov M, Yotsova E, Markovska Y, Apostolova El. 2018. Effect of high light intensity on the photosynthetic apparatus of two hybrid lines of Paulownia grown on soils with different salinity. *Photosynthetica* **56**: 832-840.
- Stewart Gr, Lee Ja. 1974. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta* **3**: 279-289.
- Stoeva N, Kaymakanova M. 2009. Effect of salt stress on the growth and photosynthesis rate of bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Central European Agriculture* **9**: 385-391.
- Stoop JM, Williamson JD, Pharr DM. 1996. Mannitol metabolism in plants: a method for coping with stress. *Trends in Plant Science* **1**(5): 139-144.
- Sultana A, Rahman K. 2013. *Portulaca oleracea* Linn. A global Panacea with ethno-medicinal and pharmacological potential. *Int J Pharm Pharm Sci* **5**: 33-39.
- Šarapatka B, Bedrna Z. 2002. Kvalita a degradace půdy. Univerzita Palackého. Olomouc.
- Taiz L, Zeiger E. 1998. Mineral nutrition in plant physiology. *Plant physiology*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts **1**:103-114.
- Verbruggen N, Hermans C. 2008. Proline accumulation in plants: A review. *Amino Acids* **35**: 753–759.
- Vijn, I, Smeekens S. 1999. Fructan: more than a reserve carbohydrate? *Plant physiology* **120**(2): 351-360.
- Vliv abiotických a biotických stresorů na vlastnosti rostlin 2017: (Sborník recenzovaných vědeckých prací). 2017. Výzkumný ústav rostlinné výroby. Praha.
- Volkov, V. 2015. Salinity tolerance in plants. Quantitative approach to ion transport starting from halophytes and stepping to genetic and protein engineering for manipulating ion fluxes. *Frontiers in Plant Science* **6**: 873.
- Yazici, I, Türkan I, Sekmen AH, Demiral T. 2007. Salinity tolerance of purslane (*Portulaca oleracea* L.) is achieved by enhanced antioxidative system, lower level of lipid peroxidation and proline accumulation. *Environmental and Experimental Botany* **61**(1): 49-57.
- Zakharin AA, Panichkin LA. 2009. Glycophyte salt resistance. *Russian journal of plant physiology* **56**(1): 94-103.
- Zhu JK. 2001. Plant salt tolerance. *Trends in plant science* **6**(2): 66-71.

Internetové odkazy:

- Brennan TM. 2013. Photosynthetic light absorption. Salem Press Encyclopedia of Science. <http://eds.b.ebscohost.com/eds/detail/detail?vid=1&sid=bf4a52d3-8c6d-4da5-8dec-1c62adca84a3%40pdc-v-sessmgr02&bdata=Jmxhbmc9Y3Mmc2l0ZT1lZHMtbG12ZQ%3d%3d#AN=89551792&db=ers> (accessed November 2018).
- Ministerstvo zemědělství. 2009-2019. Zasolování půdy. <http://eagri.cz/public/web/mze/puda/ochrana-pudy-a-krajiny/degradace-pud/zasolovani-pudy/> (accessed October 2018).
- Rak L. 2007. *Portulaca oleracea*. <https://botany.cz/cs/portulaca-oleracea/> (accessed January 2019).
- Zheng M. 2017. Photosynthesis. Salem Press Encyclopedia of Science. <http://eds.a.ebscohost.com/eds/detail/detail?vid=5&sid=e2d9e792-bf38-4678-ad83-d716da6d9eeb%40sdc-v-sessmgr03&bdata=Jmxhbmc9Y3Mmc2l0ZT1lZHMtbG12ZQ%3d%3d#AN=89475805&db=ers> (accessed October 2018).



## Seznam použitých zkratek a symbolů

**ATP** – Adenosintrifosfát

**CO<sub>2</sub>** – oxid uhličitý

**DMSP** – dimethylsulfoniopropionát

**DNA** – deoxyribonukleová kyselina

**FW** – jednotka čerstvé hmotnosti

**GABA** – kyselina gama-aminomáselná

**GB** – glycin betain

**Mmol/l** – milimol na litr

**NaCl** – chlorid sodný

**NADPH** – nikotinamidadeninukleotidfosfát

**OEC** – Oxygen evolving center (centrum uvolňující kyslík)

**Pro** – prolin

**PS I** – fotosystém 1

**PS II** – fotosystém

**ROS** – reaktivní forma kyslíku

**RuBP** – ribulóza-1,5-bisfosfát

**UV**-ultrafialové záření

**μm** – mikrometr

