



Minerālās barošanās adaptīvie mehānismi un minerālelementu nodrošinājuma īpatnības jūras piekrastes augiem

**Promocijas darbs
bioloģijas doktora zinātniskā grāda iegūšanai
augu fizioloģijas apakšnozarē**

Darba autors: Andis Karlsons

Darba vadītājs: *Dr. hab. biol.*, prof. Ģederts Ieviņš

Rīga 2011



Promocijas darbs izstrādāts ar Latvijas Zinātnes padomes, Latvijas Universitātes un Eiropas Savienības struktūrfondu atbalstu

KOPSAVILKUMS

Darba mērķis – izpētīt Latvijas jūras piekrastes zonas reto un apdraudēto augu sugu minerālās barošanās īpašības un augsnes apstākļus, kas nosaka to augšanas un vairošanās sekmes konkrētajā augtenē. Baltijas jūras un Rīgas jūras līča piekrastes kāpu biotopi ir raksturīgi ar krasām sezonāla rakstura un mikrovides apstākļu ietekmētām minerālelementu svārstībām un izteikti suboptimālām to koncentrācijām. Jūras ietekmētajos mitrājos augsnes minerālelementu savstarpējās izmaiņas ir atkarīgas no applūšanas ar jūras ūdens ietekmes, kā arī organisko atlieku mineralizācijas. Galvenie augu augšanu ietekmējošie un ierobežojošie faktori piekrastes biotopos ir zems slāpekļa nodrošinājums augsnē, kas raksturīgs galvenokārt kāpām un liedagam, un augsts balasta elementu Na un Cl saturs, kas raksturīgs mitrājiem. Piekrastes biotopu augi *Alyssum gmelinii* un *Eryngium maritimum* (sausajās kāpās), *Hydrocotyle vulgaris*, *Glaux maritima*, *Plantago maritima*, *Trifolium fragiferum*, *Triglochin palustre* (sālajā mitrājā) minerālelementus saista selektīvi. *Hydrocotyle vulgaris* dabiskos apstākļos novērota kompleksa mijiedarbība starp vides faktoriem un plastiskajām atbildes reakcijām. Dinamiskā mijiedarbība starp applūšanu ar jūras ūdeni un gaismas pieejamību izraisa vides mikroheterogenitāti, kas dažādi ietekmē *Hydrocotyle vulgaris* augšanu un minerālo barošanos. Augi no sugām ar atšķirīgām sālsizturības stratēģijām heterogēnos augsnes apstākļos uzkrāj līdzīgas Na un Cl koncentrācijas audos. Pētījumos kontrolētos apstākļos noskaidrots, ka *Hydrocotyle vulgaris* ir salīdzinoši sāls izturīgs glikofīts ar ierobežotu sāls uzņemšanas spēju, kuram sāļainība nestimulē augšanu. Savukārt, *Aster tripolium* var uzņemt augstas sāls koncentrācijas audos un vidējas sāļainības apstākļos tam novērojama sakņu augšanas stimulācija un lapu augšanas bremsēšana, kas ļauj to uzskatīt par vidēji izturīgu halofītu. Izteikti heterogēniem apstākļiem adaptējusies halofītiska augu suga – *Triglochin maritimum*, salīdzinot ar glikofītu *Triglochin palustre*, efektīvi regulē iekššūnas jonu koncentrācijas un to sastāvu bez būtiskām traucētas augšanas pazīmēm. *Triglochin maritimum* efektīvāk par *Triglochin palustre* izolē pārbagātībā esošos Mn, Zn, un Cu jonus saknēs; uzkrāj augstas prolīna koncentrācijas augu orgānos, tādējādi regulējot šūnu osmotisko līdzsvaru; efektīvi izmanto zemu N nodrošinājumu, neinhibējot prolīna sintēzi.

ABSTRACT

The goal of the study was to explore mineral nutrition characteristics of rare and endangered plant species of the Latvian coastal zone, as well as soil conditions that determine their growth and reproductive success in a given habitat. Baltic Sea and Riga Gulf coastal dune habitats are characterized by extreme seasonal and microenvironmental fluctuations in mineral concentrations. Saline wetlands were affected by flooding with sea water, as well as organic matter mineralization. The main influence on plant growth and limiting factors for coastal habitats was low soil nitrogen availability, which is characteristic for dunes and beaches, and high content of Na and Cl, which is characteristic for wetlands. Coastal habitats plants *Alyssum gmelinii* and *Eryngium maritimum* (dry dunes), *Hydrocotyle vulgaris*, *Glaux maritima*, *Plantago maritima*, *Trifolium fragiferum*, *Triglochin palustris* (saline wetland) acquired minerals selectively. For *Hydrocotyle vulgaris* in natural conditions the complex interactions between environmental factors and plastic responses were observed. The dynamic interaction between the flooding with sea water and light availability due to environmental microheterogeneity differently affected growth and mineral nutrition of *Hydrocotyle vulgaris*. Plant species with different strategies of salt resistance accumulated similar Na and Cl concentrations in heterogeneous soil conditions. Studies in controlled conditions showed that *Hydrocotyle vulgaris* is a relatively salt-resistant glycophyte with limited salt uptake capacity, which does not show stimulated growth in saline soil. By contrast, *Aster tripolium* can uptake high salt concentration and exhibited stimulation of root growth, being a moderate halophyte. Halophytic plant species - *Triglochin maritimum*, in comparison to glycophyte *Triglochin palustris*, effectively regulated intracellular ion concentration and composition without any significant signs of impaired growth. *Triglochin maritimum* was more effective than *Triglochin palustris* to isolate Mn, Zn, and Cu ions in roots, as well as to accumulate high proline concentration in plant organs, thereby regulating cell osmotic balance, without inhibition of proline synthesis in conditions of low N supply.

SATURS

Ievads	6
1. Literatūras apskats	8
1.1. Augu minerālo barošanas ietekmējošie faktori jūras piekrastes biotopos	8
1.1.1. Edafiskie faktori	8
1.1.1.1. Augsnes mitrums	8
1.1.1.2. Organiskā viela	8
1.1.1.3. Augsnes reakcija (pH)	9
1.1.1.4. Augu apbēršana	10
1.1.2. Biotiskie faktori	11
1.2. Augiem nepieciešamie minerālelementi un to funkcijas	13
1.2.1. Makroelementi	14
1.2.1.1. Slāpeklis	14
1.2.1.2. Fosfors	15
1.2.1.3. Kālijs	16
1.2.1.4. Kalcijijs	17
1.2.1.5. Magnijs	17
1.2.1.6. Sērs	18
1.2.2. Mikroelementi	19
1.2.2.1. Dzelzs	19
1.2.2.2. Cinks	21
1.2.2.3. Varš	22
1.2.2.4. Mangāns	22
1.2.2.5. Bors	23
1.2.2.6. Molibdēns	24
1.2.2.7. Hlors	25
1.3. Barības vielu nodrošinājums jūras piekrastes biotopu augsnēs	26
1.4. Sālā vidē augošo augu bioloģija	28
1.4.1. Paaugstināta sāļuma ietekme uz augu augšanu un attīstību	29
1.4.2. Paaugstināta augsnēs sāļuma ietekme uz minerālelementu pieejamību	30
1.4.3. Sālā vidē augošo augu adaptācijas mehānismi	30
1.4.3.1. Sāļu adaptācijas auga līmenī	31
1.4.3.1.1. Na ⁺ transporta regulācija uz auga virsēmes daļām	31
1.4.3.1.2. Na jonu uzņemšana un izdalīšana no saknes šūnām	32
1.4.3.1.3. Recirkulācija floēmā	32
1.4.3.1.4. Na ⁺ kompartmentācija auga virsēmes daļās	33
1.4.3.1.5. Sāls sekrēcija uz lapu virsmas	33
1.4.3.1.6. Transpirācijas kontrole	34
1.4.3.2. Iekšējās adaptācijas mehānismi	34
1.4.3.2.1. Na ⁺ izolēšana vakuolās	34
1.4.3.2.2. Izturība pret augstu Na ⁺ koncentrāciju citozolā	35
1.4.3.2.3. Osmoprotektantu sintēze un uzkrāšana	35
1.4.3.2.4. Kalcija nozīme sāls izturības veicināšanā	36

1.5. Augu adaptācijas augsnes minerālā sastāva īpatnībām	37
1.5.1. Morfoloģiskā pielāgošanās	37
1.5.2. Minerālelementu reciklēšana	37
1.5.2.1. Sēklu dīgšana	38
1.5.2.2. Reproductīvo orgānu attīstība	38
1.5.2.3. Veģetatīvās augšanas stadija	38
1.5.2.4. Lapu nomešana	39
1.5.3. Augsnes heterogenitāte un augu pielāgošanās	39
2. Materiāls un metodes	41
2.1. Paraugu ievākšana dabiskajās atradnēs	41
2.1.1. Paraugu ievākšanas dabā vietas un laiks	41
2.1.2. Augsnes un augu paraugu ievākšana un sagatavošana	44
2.2. Laboratorijas analīzes	45
2.2.1. Augsnes izvilkuma pagatavošana	45
2.2.2. Augu materiāla analizējamā šķīduma iegūšana	45
2.2.3. Biogēno elementu noteikšanas metodes	46
2.2.3.1. Kolorimetrija	46
2.2.3.2. Turbidimetrija	46
2.2.3.3. Liesmas fotometrija	46
2.2.3.4. Atomu absorbcijas spektrofotometrija	46
2.2.4. Augsnes īpašību noteikšana	47
2.2.5. Hlora noteikšana	47
2.2.6. Prolīna noteikšana	47
2.3. Laboratorijas eksperimenti	47
2.3.1. Veģētācijas izmēģinājums ar <i>Triglochin maritimum</i> un <i>Triglochin palustre</i>	47
2.3.2. NaCl ietekme uz <i>Aster tripolium</i> un <i>Hydrocotyle vulgaris</i> minerālo barošanas	48
3. Rezultāti	49
3.1. Minerālā nodrošinājuma īpatnības kāpu augiem	49
3.2. Jūras ietekme uz <i>Hydrocotyle vulgaris</i> minerālo barošanas dabiskos apstākļos	51
3.3. Applūšanas ietekme uz minerālvielu nodrošinājumu mitrāja sugu kompleksam	62
3.4. NaCl ietekme uz <i>Aster tripolium</i> un <i>Hydrocotyle vulgaris</i> minerālo barošanas	73
3.5. NaCl un minerālelementu ietekme uz <i>Triglochin</i> augšanu un minerālo barošanas	79
4. Diskusija	88
4.1. Minerālā nodrošinājuma īpatnības kāpu augiem	88
4.2. Jūras ietekme uz <i>Hydrocotyle vulgaris</i> minerālo barošanas dabiskos apstākļos	91
4.3. Sāļuma ietekme uz minerālo barošanas mitrāja sugu kompleksam dabiskos apstākļos	93
4.4. NaCl ietekme uz <i>Aster tripolium</i> un <i>Hydrocotyle vulgaris</i> minerālo barošanas	96
4.5. NaCl un minerālelementu ietekme uz <i>Triglochin</i> augšanu un minerālo barošanas	98
4.6. Minerālelementu nodrošinājums jūras piekrastes biotopos un augu adaptācijas	101
5. Secinājumi	106
6. Aizstāvēšanai izvirzītās tēzes	107
7. Literatūras saraksts	108

levads

Latvijas jūras piekrastes zona raksturīga ar īpašiem vides kā arī bioloģiskajiem apstākļiem. Ņemot vērā jūras tiešo ietekmi uz piekrastes zonas biotopiem saprotams, kāpēc tieši piekrastes zonā sastopama tik liela augšanas apstākļu daudzveidība. Netipiskie augšanas apstākļi ir viens no iemesliem, kāpēc tieši jūras piekrastes biotopos sastopamas daudz aizsargājamo augu sugas. Piekrastes zonas aizsargāšana kļūst aizvien aktuālāka ņemot vērā, ka palielinās urbanizācijas izdarītais spiediens attīstot rekreācijas iespējas piekrastē, kā arī kāpjošais jūras līmenis klimata izmaiņu rezultātā. Lai palielinātu izpratni par augu daudzveidības saglabāšanas principiem novēršot vietējo savvaļas sugu skaita un izplatības samazināšanos, būtiski ir veicināt apdraudēto sugu ekoloģijas un bioloģijas pētījumus.

Augu bioloģiskās daudzveidības saglabāšanas kontekstā īpaši aktuāls ir jautājums par to, kādi mehānismi nosaka augu spēju pielāgoties suboptimāliem augšanas apstākļiem. Jūras piekrastes biotopu augsnēm raksturīgs vājš vispārējais nodrošinājums ar barības vielām, kā arī atsevišķu makroelementu un mikroelementu suboptimālas koncentrācijas (trūkums vai pārbagātība), kas izraisa minerālvielu disbalansu. Lai varētu piemēroties augšanai šādos apstākļos, nodrošinot pietiekamu vitalitāti, augiem jābūt īpašiem fizioloģiskajiem mehānismiem nepieciešamo minerālvielu selektīvai uzņemšanai un lokalizācijai auga dažādās daļās

Līdz šim Latvijā neviena zinātnieku grupa, kas specializējas augu bioloģijas pētījumos, nav pievērsusi uzmanību reto un apdraudēto augu sugu bioloģijas un ekoloģijas izpētei. Daudzos gadījumos, izstrādājot konkrēto sugu aizsardzības plānus, zināšanām par dotā auga bioloģijas īpatnībām var būt kritiska nozīme

Promocijas darba mērķis ir izpētīt Latvijas jūras piekrastes zonas reto un apdraudēto augu sugu minerālās barošanās īpašības un augsnes apstākļus, kas nosaka to augšanas un vairošanās sekmes konkrētajā augtenē.

Lai sasniegtu izvirzīto mērķi, promocijas darbā izvirzīti šādi uzdevumi:

1) daudzveidīgu jūras piekrastes augu sugu no dažādiem biotopiem minerālelementu (N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, B) sastāva analīze dažādās auga daļās paralēli ar augšņu minerālelementu sastāva un augsnes īpašību (pH, EC) analīzēm;

2) potenciālo augu minerālās barošanās adaptācijas mehānismu pārbaude modeļsistēmās daļēji kontrolētos apstākļos (NaCl ietekme uz *Aster tripolium* un *Hydrocotyle vulgaris* minerālo barošanas,

NaCl un minerālelementu nodrošinājuma ietekme uz *Triglochin* augšanu un minerālo barošanu).

1. Literatūras apskats

1.1. Augu minerālo barošanas ietekmējošie faktori jūras piekrastes biotopos

1.1.1. Edafiskie faktori

Edafiskie faktori ietver augsnes fizikālās, ķīmiskās un bioloģiskās īpašības, kas tieši ietekmē augu augšanu. Kopumā augi no augsnes saņem ūdeni, gaisu, barības elementus, kā arī tā kalpo kā fiziska augšanas vide (Hillel *et al.*, 2004; Bardgett, 2005). Tādas augsnes īpašības kā aktīvā augsnes reakcija (pH), jonu un savienojumu savstarpējās attiecības, organiskās vielas daudzums, mitrums u.c. ietekmē atsevišķu elementu pieejamību uzņemšanai augos (Fageria, Stone, 2006).

1.1.1.1. Augsnes mitrums

Augsnes mitrums kāpu augsnē ir viens no svarīgākajiem augu augšanu ietekmējošajiem faktoriem. Tā kā kāpu augsne raksturīga ar augstu smilts saturu, tai novērojama augsta ūdens caurlaidība, tāpēc pēc lietus kā arī applūšanas ar jūras ūdeni liela daļa mitruma strauji tiek aizvadīta, ko veicina smilts labās drenāžas īpašības, kā arī zema ūdens uzkrāšanās spēja (Maun, 2009). Atklātās kāpu sistēmās iztvaikošana ir viens no faktoriem, kurš tieši ietekmē ūdens daudzumu kāpu augsnē. Iztvaikošanas intensitāti ietekmē vēja stiprums un augsnes struktūra, kā arī gaisa temperatūra. *Lichter* (1998) parāda, ka iztvaikošanas intensitāte ir ievērojami zemāka biotopos, kurus sedz augājs nekā no atklātas augsnes. Trīs dienas pēc stipra lietus tika konstatēts krass augsnes mitruma samazinājums (67-80%) līdz 5 cm dziļumā neapaugušā biotopā un par 30-36% – ar augāju segtā augsnē. Augsnes mitrums ietekmē ne tikai augiem pieejamā ūdens daudzumu, bet arī minerālelementu uzņemšanu augu saknēs, jo nepietiekama mitruma apstākļos augs ar transpirācijas plūsmu nespēj uzņemt nepieciešamos barības elementus. Īpaši apgrūtināta ūdens uzņemšana novērojama augsnēs ar augstu sāļu saturu, jo paaugstināts sāļu saturs augsnes šķīdumā un uz augu sakņu virsmas samazina augsnes ūdens potenciālu, kas kombinācijā ar jonu satura disbalansu traucē sakņu augšanu un funkcionalitāti (Bhadoria *et al.*, 1991).

1.1.1.2. Organiskā viela

No jūras izskalotie smilšu graudi, kuri veido kāpas, nesatur organiskas izcelsmes komponentes. Organiskā viela jūras piekrastē papildinās, izskalojot no jūras dzīvnieku un augu valsts paliekas, kā arī sadaloties piekrastē augošajiem augiem (Berendse *et al.*, 1998). Baltijas jūras krastā lielāko daļu

izskaloto organisko materiālu sastāda brūnaļģe (*Fucus vesiculosus*) (Olsson-Seffer, 1909). Izskalošanās organiskās vielas sadalīšanos veicina apbēršana ar smiltīm (McLachlan, Merwe, 1991). Būtiski, ka organiskās vielas saturs samazinās, palielinoties augsnes dziļumam (Baldwin, Maun, 1983). Organiskās vielas saturs ietekmē gan augsnes fizikālās, gan ķīmiskās īpašības: augsnes struktūru, ūdens uzkrāšanas spēju, augsnes organismu dažādību un aktivitāti, kā arī barības elementu pieejamību. Paaugstināts organiskās vielas līmenis veicina augsnes makroorganismu aktīvāku darbību, kā rezultātā augsne kļūst poraināka un labāk uzsūc lieko mitrumu, kā arī uzlabojas augsnes struktūra, tādējādi samazinot erozijas draudus (Roth, 1985; Bardgett, 2005). Mineralizēšanās procesa rezultātā veidojas vienkārši organiski savienojumi, kurus mikroorganismi var izmantot kā enerģijas un oglekļa avotu (Bardgett, 2005.). Augsnes mikroorganismu darbības rezultātā organiskajai vielai mineralizējoties, atbrīvojas augiem pieejami minerālelementi (Canavan *et al.*, 2006; Hamilton-Taylor *et al.*, 1996; Ahmad *et al.*, 2007). Bez tam, palielinās augsnes ūdens uzkrāšanas spēja un, atbrīvojoties organiskajām skābēm, samazinās augsnes aktīvā reakcija (pH) (Berendse *et al.*, 1994), kā rezultātā palielinās mikroelementu pieejamība augiem (Marschner, 1995).

1.1.1.3. Augsnes reakcija (pH)

Augsnes reakcija jeb pH ir viens no nozīmīgākajiem vides ķīmisko īpašību parametriem, kurš tieši ietekmē augu augšanu un minerālelementu uzņemšanu, kā arī augu sugu izplatību un sugu sastāvu (Moreno-Casasola, 1986; Tsegaye, Hill, 1998).

Augsnes pH piekrastes zonā galvenokārt ietekmē jūras ūdens iedarbība, kā arī lietuss ūdens skābums. Omsteds (2009) pētījumā parāda, ka no 1994. līdz 2006. gadam Baltijas jūras vidējais pH ir bijis 8.2 ± 0.3 . Savukārt, nokrišņiem laika posmā no 1996. līdz 2006. gadam Rucavas integrētā monitoringa stacijā raksturīga vāji skāba reakcija (pH 4.5 – 5.3) (Ļuļko *et al.*, 2008). Jāatzīmē, ka Tēraudas (2008) pētījumā novērota nokrišņu skābuma neitralizēšanās Rucavas monitoringa stacijā no 4.5 ± 0.89 1996. gadā līdz 5.8 ± 0.79 2004. gadā un Taurenas monitoringa stacijā – attiecīgi no 4.8 ± 1.02 1997. gadā līdz 5.8 ± 0.66 2002. gadā. Tātad, piekrastes augšņu pH tieši ietekmē jūras ūdens un lietuss ūdens mijiedarbība, kas var atšķirties gadu no gada. Veģetācijas perioda sākumā piekrastes augšņu pH ir paaugstināts rudens/ziemas vētru izraisītās pārplūšanas un aerosola veidā nonākušā sālsūdens iedarbības rezultātā. Tātad, sagaidāms, ka Baltijas jūras piekrastē augsnes pH svārstās robežās no lietussūdens līdz jūras ūdens pH. Tomēr, ir atzīmēts, ka Baltijas jūras piekrastes augšņu ikgadējās pH svārstības nav lielākas par vienu pH vienību (Troelstra, 1990).

Ja piekrastes augsnes netiek pakļautas jūras ūdens ietekmei, augšējo augsnes slāņu pH strauji samazinās sukcesijas rezultātā, galvenokārt skābo lietu un veģetācijas ietekmē – sadaloties organiskajai vielai, veidojas tādas organiskās skābes kā ābolskābe un vīnskābe. Pētījumi parāda, ka pH samazinās no 8.5 līdz 6.3 400 gadu laikā pēc kāpu stabilas izveidošanās (Lichter, 1998). Tādējādi, notiek abpusēja mijiedarbība – augsnes reakcija ietekmē veģetācijas blīvumu un sugu sastāvu, savukārt, veģetācija

Alyssum gmelinii, apbēršanas rezultātā netika novērotas būtiskas izmaiņas hlorofila saturā auga lapās kā arī fotosistēmas II darbības efektivitātē (Samsone *et al.*, 2009).

Savukārt, virknei augu sugu, kuras labi piemērojušās apbēršanai ar smiltīm un tiek sauktas par “obligāti apberamām sugām” – apbēršana ar smiltīm noteiktā intensitātē ir nepieciešama normālai augšanai un attīstībai. Piemēram, *Salsola kali* sausās masas pieaugums palielinās divas reizes 14 nedēļas to pakāpeniski (12 mm nedēļā) apberot ar smiltīm (Lee, Ignaciuk, 1985). Savukārt, labi adaptējusies apbēršanai suga *Cakile edentula* uzrāda augstāku hlorofila saturu apbērtos augos, salīdzinot ar neapbērtiem (Zhang, 1996). Uzskata, ka stimulēta augšana (gan biomasas, gan sēklu) atkarīga ne tik daudz no apbēršanas kā tādas, bet drīzāk no apbēršanas rezultātā uzlabotā mitruma režīma un, sekojoši, augstākas minerālelementu pieejamības augiem. Tomēr, jāņem vērā arī iespēja, ka apbēršana kā vides izmaiņu kopums (gaismas trūkums u.c.) darboja kā signāls augam un izsauca noteiktas pozitīvas augšanas izmaiņas pielāgotiem augiem, kā arī nelabvēlīgas izmaiņas neizturīgiem augiem saistībā ar fotosintēzes samazināšanos un pārtraukšanos apbērtajās vai daļēji apbērtajās auga daļās.

Jāatzīmē arī mikorizas pozitīva ietekme uz augu izturību pret apbēršanu ar smiltīm (Rozema *et al.*, 1985). Apbērti *Agropyron psammophilum* un *Panicum virgatum* augi ar mikorizu uzrādīja augstāku CO₂ apmaiņas intensitāti, lapu laukumu un biomasu nekā augi bez mikorizas (Perumal, Maun, 1999).

1.1.2. Biotiskie faktori

Augu augšanas un vairošanās sekmes piekrastes biotopos ietekmē arī virkne biotiska rakstura faktoru. Tā, piemēram, dzīvnieki veic nozīmīgu funkciju sēklu izplatības veicināšanā jūras piekrastē. Augiem savukārt piemīt virkne morfoloģisku pielāgojumu, kas sekmē transportu ar dzīvniekiem kā arī tie producē ēdamas augu daļas tādējādi pievilinot tos (Howe, 1986). No dzīvnieku valsts tieši putniem ir vislielākā nozīme sēklu izplatībā piekrastē, tomēr kā norāda Gilham (1970) virkne putnu sugu atsevišķu augu sugu sēklas pilnībā sagremo, tādējādi samazinot šo augu vairošanās sekmes. Bet tai pat laikā ir augu sugas, kuru sēklu dīgspēja uzlabojas pēc apēšanas. Jāpiezīmē arī, ka augu vairošanās sekmes nereti paaugstina skudrulauvu dzimtas (*Myrmeleontidae*) kā arī racējlapseņu (*Sphecidae*) darbības rezultātā apraktās sēklas.

Literatūrā atrodami arī pētījumi par peļu pozitīvo ietekmi uz Jūrmalas šķēpenes (*Cakile maritima*) izplatību, tās sēklas noglabājot savās alās, kur daļa no neapēstajām spēj uzdīgt (Boyd, 1991). Plašākā mērogā var pieminēt arī cilvēku ietekmi uz sugu izplatīšanos, piemēram, pārvedot sugas uz citiem kontinentiem. Kā piemērs minams smiltāju kāpuniedre (*Ammophila arenaria*), kas kāpu nostiprināšanas nolūkā tika izvesta no Eiropas uz Austrāliju, Jaunzēlandi, Argentīnu, Dienvidāfriku kā arī tuvajiem austrumiem, bet daudzviet suga jau kļuvusi invazīva un izspiedusi vietējās floras sugas (Hetling, 1997).

Tomēr, kā viens no nozīmīgākajiem biotiskajiem faktoriem jūras piekrastē ir jāuzskata augu simbioze ar mikorizas sēnēm. Mikoriza ir visizplatītākā asociācija starp sēnēm un vaskulārajiem

augiem. Mikorizas sēņu hifas kalpo kā starpnieks starp augsni un augiem (Rillig, Allen, 1999). Mikoriza ir sastopama vairumā ekosistēmu un biotopu, ieskaitot ūdeņus, tuksnešus, mērenās un tropiskās piekrastes kāpas, lietusmežus u.c. (Klironomos, Kendrick, 1993). Dažādos literatūras avotos minēts, ka 80–95% augu – kailsēkļi, segsēkļi, arī vairākas sūnas, staipekņi un papardes – veido simbiozi ar mikorizas sēnēm (Tester *et al.*, 1987; Wilcox, 1991; Bucher, 2007). Tas ir, mikoriza ir konstatēta vairāk kā 300 000 augu sugām no 90 dzimtām. Piekrastes smilšu kāpās konstatētas ap 150 mikorizas sēņu sugas (Koske, 2004). Tomēr, kopumā piekrastes kāpās, kurām raksturīga sezonālā transformācija, mikoriza satopama salīdzinoši nedaudz, bet tā palielinās, kāpām stabilizējoties (Siguenza *et al.*, 1996). Viens no zemā mikorizas kolonizācijas līmeņa iemesliem varētu būt tieši paaugstinātā augsnes sāļainība jūras ūdens ietekmē. Ir konstatēts, ka mikorizas sēnēm piemīt zemāka sāļainības tolerance nekā augiem halofītiem (Johnson-Green *et al.*, 2001). Salīdzinot mikorizas inficēšanās intensitāti sugai *Distichlis spicata*, piekrastē tā ir tikai 9% salīdzinot ar 18% iekšzemes biotopos augošajiem augiem (Allen, Cunningham, 1983). Paaugstināta sāļainība stimulē sēņu hifu augšanu, bet negatīvi ietekmē arbuskulu un vezikulu skaitu (Tsang, Maun, 1999).

Šīm simbiotiskajām attiecībām ir būtiska nozīme augu augšanā un attīstībā, jo mikorizas sēnes uzlabo augu vitalitāti, reprodiktīvo spēju (Lu, Koide, 1994), augu ūdens stresa toleranci (Gupta, Kumar, 2000), kā arī paaugstina augu izturību pret kaitēkļiem un patogēniem (Gange, West, 1994). Šāda simbioze var paaugstināt auga kopējo izturību biotiska un abiotiska stresa apstākļos (Newsham *et al.*, 1994; Reichenbach, Schonbeck, 1995; Subramanian *et al.*, 1995; Ricker, Hofner, 1996).

Tomēr, viens no galvenajiem ieguvumiem augam no šādas simbiozes ir paaugstināta spēja uzņemt minerālelementus, pateicoties ievērojami lielākajai sakņu uzsūcošajai virsmai, kā arī mazšķīstošus augsnes minerālelementus, it īpaši, fosforu (Jacobsen, 1999; Bucher, 2007). Bez tam, pozitīvi tiek ietekmēta slāpekļa uzņemšana (Ibijbijen *et al.*, 1996). Fosfors augiem nepieciešams salīdzinoši lielos daudzumos (ap 0.3% no auga sausās masas), bet augsnē tā pieejamība parasti ir visai ierobežota (Holford, 1997). P augu šūnās tiek uzņemts ortofosfāta jonu formā ($H_2PO_4^-$), kurš augsnē sastopams maz (Schachtman *et al.*, 1998).

Neorganiskie fosfora krājumi augsnē bieži ir fosfātu savienojumos ar Ca, Fe un Al, kas ir slikti šķīstoši un augiem grūti pieejami. Vislabākā fosfātu šķīdība novērojama, ja pH ir 5.0 – 6.0 (Ullrich-Eberius *et al.*, 1984; Furihata *et al.*, 1992;). Zemākā pH samazinās Fe un Al fosfātu šķīdība, bet augstākā pH savukārt Ca fosfāts kļūst mazāk šķīstošs. Tādējādi, mikorizas sēņu izdalītie helatējošie savienojumi, organiskie anjoni (citrāts, oksalāts) palielina P pieejamību augiem (Schachtman *et al.*, 1998). Aptuveni 20-80% augsnē esošā fosfora atrodas dažādos organiskos savienojumos, kurus augi nespēj uzņemt tiešā veidā (Dalal, 1977; Richardson, 1994; Cross, Schlesinger, 1995; Holford, 1997; Maathuis, 2009). Mikorizas sēnes, hidrolizējot organiskus savienojumus, veicina organiskas izcelsmes P, kā arī N pieejamības paaugstināšanos augiem (Bucher, 2007; Smernik, Dougherty, 2007).

Lai arī pētījumi pārsvarā akcentē mikorizas pozitīvo ietekmi N un P uzņemšanā, tomēr ir informācija,

kas apliecina, ka arbuskulārā mikoriza palielina K, Zn un Cu uzņemšanas efektivitāti augos. Pētījumi gan pārsvarā veikti ar lauksaimnieciski nozīmīgām augu kultūrām, tādām kā ābeles (Mosse, 1957), kukurūza (Daft *et al.*, 1975), auzas (Gnekow, Marschner, 1989), kvieši un pupiņas (Li *et al.*, 1991) u.c. kultūraugiem.

Liela nozīme mikorizai ir arī smago metālu tolerances palielināšana augos. Smagie metāli (Ni, Zn, Cd, Al, Pb) tiek izolēti sēnes struktūrās, tādējādi samazinot metālu koncentrāciju auga sakņu šūnās un sekojoši visā augā (Wilkins, 1991; Kottke, 1992; Bucher, 2007).

Smilšu kāpu ekosistēmās mikorizas attīstība un intensitāte ir tieši saistīta ar sukcesijas procesiem (Read, 1989). Kopumā var uzskatīt, ka mikoriza veicina pionier sugu augšanu kāpās (Allen, Allen, 1988), kā arī ietekmē sugu sastāvu (Van der Heijden *et al.*, 1998). Liedaga zona, kura pastāvīgi bagātinās ar jūras ūdens pienestajiem barības elementiem un, kur notiek regulāras augsnes (smilšu) transformācijas, pārsvarā tiek kolonizēta ar nemikorizālām ruderalajām augu sugām. Priekšējās un baltajās kāpās, kuras pakļautas transformācijām, augošajām sugām no *Ammophila*, *Elytrigia* un *Uniola* ģintīm jau novērojama vezikulāri-arbuskulārā mikoriza. Nozīmīgākais ieguvums šiem augiem ir sekmētā P uzņemšana, kā arī kāpu struktūras stabilizēšana.

Mikorizas sēņu hifas fiksē smilšu graudus, veicinot kāpu nostiprināšanos (Sutton, Shepard, 1976). Smilšu fiksēšana var notikt kā fizikāli, tā arī ķīmiski. Sēņu producētais glomalīns, hidrofobs glikoproteīns, veicina smilšu daļiņu agregāciju (Wright, Upadhyaya, 1998). Glomalīns sekmē augsnes hidrofobās īpašības, veicinot labāku gaisa cirkulāciju un augsnes drenāžu, tādējādi, uzlabojot mitruma režīmu un gāzu apmaiņu (Oades, 1993; Wright *et al.*, 1999; Wright, Anderson, 2000).

Savukārt, nekustīgajās kāpās daudzas augu sugas spēj augt un attīstīties tikai mikorizas sēņu klātbūtnē, īpaši sugas ar mazām sēklām un zemām P rezervēm tajās. Kāpu zemākajās vietās, ieplakās, kur pastiprināti uzkrājas organiskās augu paliekas, nozīmi iegūst ektomikoriza, kas sekmē minerālelementu mobilizāciju no makromolekulām (Lu, Koide, 1994).

Uzskata, ka, pretēji smilšainajām kāpām, piekrastes sāļajos mitrājos vairums augu sugu neveido mikorizālas attiecības vai arī to intensitāte ir ļoti zema. Piemēram, virkne Lielbritānijas tipisko sāļo mitrāju sugu, ieskaitot *Artiplex portulacoides*, *Elytrigia atherica*, *Juncus gerardii*, *Salicornia* spp., *Spartina* spp., *Sueda maritima* un *Triglochin maritimum* pazīstamas kā mikorizu neveidojoši augi (Harley, Harley, 1987). *Aster tripolium* mitrāju augstākajās vietās ir inficēta ar arbuskulāro mikorizu, bet asociācija nav novērojama zemākās, bieži applūstošās vietās (Davy *et al.*, 1998). Pie tam, augsta inficēšanās pakāpe ar arbuskulāro mikorizu samazina Na koncentrāciju *A. tripolium* virszemes daļās (Rozema *et al.*, 1986), kas galvenokārt saistīts ar stimulētu Na jonu izdalīšanu no *A. tripolium* saknēm un aktīvāku ūdens uzņemšanu, novērojama arī stimulēta lapu augšana, salīdzinot ar neinficētiem augiem. Savukārt, Z-Amerikas sāļo mitrāju augā *Distichlis spicata* inficēšanās ar mikorizu neietekmē P uzņemšanu vai augšanas parametrus (Allen, Cunningham, 1983).

1.2. Augiem nepieciešamie barības elementi un to funkcijas

Augu augšanai un metabolismam nepieciešami virkne ķīmisko elementu, par absolūti nepieciešamiem uzskata 16 barības elementus (1.2.-1. tabula). Pamatojoties uz daudzumu kādā barības elements nepieciešams augiem tos iedala divās grupās: ogleklis (C), ūdeņradis (H), skābeklis (O), slāpeklis (N), fosfors (P), kālijs (K), kalcijijs (Ca), magnijs (Mg) un sērs (S) pazīstami kā makroelementi, bet dzelzs (Fe), mangāns (Mn), cinks (Zn), varš (Cu), bors (B), molibdēns (Mo) un hlors (Cl) kā mikroelementi. Augi satur arī silīciju (Si), nātriju (Na), vanādiiju (V), kobaltu (Co) u.c. elementus, bet to loma un nepieciešamība augiem nav pilnībā noskaidrota. C, H, un O augi uzņem no gaisa un ūdens, bet pārējos elementus absorbē no augsnes šķīduma kā neorganiskus jonus vai oksīdus. Caur saknēm nepieciešamie elementi tiek uzņemti tikai jonu formā.

Uzskata, ka aptuveni viena ceturtdaļa daļa visu pasaules augšņu augiem rada minerālo stresu (Dual, 1976; Baligar *et al.*, 2001). Kāda elementa trūkumu vai pārbaģātību augā ietekmē virkne faktoru:

1.2.-1. tabula. Augiem nepieciešamie minerālelementi un to galvenās funkcijas

Minerālelements	Uzņemamā forma	Funkcijas augā
C (ogleklis)	CO ₂	Visu organisko vienu: ogļhidrātu, proteīnu,
H (ūdeņradis)	H ₂ O	lipīdu, nukleīnskābju, enzīmu,
O (skābeklis)	H ₂ O, O ₂	hormonu u.c. pamatelementi.
N (slāpeklis)	N	NH ₄ ⁺ , NO ₃ ⁻ Daudzu nozīmīgu organisko savienojumu satāvā, no
proteīniem līdz		nukleīnskābēm
P (fosfors)	H ₂ PO ₄ ⁻ , HPO ₄ ²⁻	Svarīga nozīme auga enerģijas maiņā un proteīnu sintēzē
K (kālijs)	K ⁺	Jonu un osmotiskā regulācija. Kā kofaktors daudziem enzīmiem.
Ca (kalcijijs)	Ca ²⁺	Piedalās ogļhidrātu un proteīnu metabolismā
Mg (magnijs)	Mg ²⁺	Šūnu dalīšanās, membrānu sastāvā
S (sērs)	SO ₄ ²⁻	Hlorofila sastāvā, kā kofaktors daudziem enzīmiem
Fe (dzelzs)	Fe ²⁺ , Fe ³⁺	Iesaistīts auga enerģijas maiņas reakcijās
		Elpošanā elektronu pārnēsēju sastāvā – citohroms, ferodoksīns.
		Nozīme metaboliskajās reakcijās – N-fiksācija, fotosintēze un elektronu pārnese
Mn (mangāns)	Mn ²⁺	Iesaisistīts O ₂ izdalīšanās procesā fotosintēzē. Enzīmu argināzes un fosfotransferāzes sastāvā.
Zn (cinks)	Zn ²⁺	Dehidrogenāžu, proteīnāžu un peptidāžu sastāvā (oglekļa anhidrāze, alkoholdehidrogenāze, glutamīndehidrogenāze, malāta dehidrogenāze). Aizsardzība pret oksidatīvo stresu
Cu (varš)	Cu ²⁺	Oksidāžu sastāvā - citohroma oksidāze, askorbīnskābes oksidāze, laktāze. Nozīmīga fotosintēzes, proteīnu un ogļhidrātu metabolismā. Aizsardzība pret oksidatīvo stresu
B (bors)	HBO ₃ ²⁻ , H ₂ BO ₃ ³⁻	Aktīvā virkni dehidrogenāžu enzīmus. Iesaisistīts ogļhidrātu metabolismā, šūnapvalka komponentu sintēzē
Mo (molibdēns)	MoO ₄ ²⁻	Nitrātu reduktāzes un N ₂ fiksējošo enzīmu sastāvā
Cl (hlors)	Cl ⁻	Nepieciešams fotosintēzē, enzīmu aktivēšanā.
		Iesaistīts sāļā vidē augošo
		augu osmoregulācijā.
Se (selēns)	SeO ₄ ²⁻	Sekmē toleranci pret UV izraisītu oksidatīvo stresu, palielina SOD aktivitāti.
Ni (niķelis)	Ni ²⁺	Enzīmu urenāzes un metilreduktāzes sastāvā.
Si (silīcijs)	Si(OH) ₄	Aizsardzība pret patogēniem, sekmē augu mehānisko izturību.

minerālelementa saturs augsnē, augsnes šķīdumā, tā forma, augsnes temperatūra, augsnes mitrums, augsnes aerācijas pakāpe, augsnes reakcija (pH), organiskās vielas saturs, sakņu sistēmas attīstības pakāpe, augsnes tips, mijiedarbība ar citiem minerālelementiem kā arī katras sugas genoma noteiktas individuālās īpašības (Fageria *et al.*, 2002; Maathuis, 2009). Jāņem vērā, ka dabiskos apstākļos visi šie faktori dinamiski mainās sistēmā augs–augzne (Fageria *et al.*, 2006). Runājot par dabiskajām augsnēm, ir īpaši jāuzsver augsnes fizikāli ķīmisko un bioloģisko apstākļu izraisītā augsnes heterogenitāte laikā un telpā.

1.2.1. Makroelementi

1.2.1.1. Slāpeklis

Uzskata, ka slāpeklis ir viens no elementiem, kura trūkums visvairāk ierobežo augu augšanu un to produktivitāti (Huber, Thompson, 2007). Lai arī atmosfēra par aptuveni 80% sastāv no slāpekļa, tomēr vairākumā esošā slāpekļa forma N_2 nav augiem tieši uzņemama. Atmosfēras N_2 spēj fiksēt gan brīvi dzīvojošie, gan simbiotiskie mikroorganismi, slāpekli padarot pieejamu augiem NH_4^+ vai NO_3^- formā.

Vairāk nekā 90% slāpekļa vairumā augšņu atrodas organiskajos savienojumos un augiem kļūst pieejami tikai pēc to mineralizācijas. Augiem uzņemamā forma ir atkarīga no augsnes apstākļiem un augu sugas (Miller, Cramer, 2005). Kopumā augi, kuri aug reducētā vidē ar zemu pH, vairāk uzņem NH_4^+ , bet vidē ar augstāku pH, kā arī anaerobos apstākļos (augšņu applūšana), tie galvenokārt N uzņem kā NO_3^- . Pretēji N organiskajām formām, NO_3^- un NH_4^+ , augsnē ir ļoti mobilas (Miller, Cramer, 2005; Jamtgard *et al.*, 2008). Jāatzīmē, ka slāpekļa NO_3^- forma ir negatīvi lādēta un viegli izskalojas lietūs vai applūšanas ietekmē.

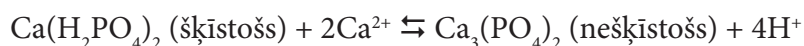
Slāpeklim ir kritiska nozīme daudzos fizioloģiskajos un bioķīmiskajos procesos augā. Slāpeklis ir daudzu nozīmīgu savienojumu sastāvā: proteīni, to skaitā, daudzi enzīmi, kuri piedalās metaboliskajās reakcijās, kā arī nukleīnskābes. Esot hlorofila sastāvā, N ir nozīmīga loma fotosintēzē, slāpeklis ir arī nozīmīgs šūnapvalka komponents.

Kopumā N deficītā augoši augi aug lēni, to lapas ir samazinātas. Samazinās fotosintēzes aktivitāte un efektivitāte (Muchow, 1988; Sinclair, Horie, 1989; Fageria Baligar, 2005). Novērojama pozitīva korelācija starp gaismas absorbcijas efektivitāti lapās un N koncentrāciju augā (Evans, 1989; Poorter, Evans, 1998). Palielinot augu apgādi ar slāpekli, parasti augos tiek stimulēta makroelementu P, K, Ca, Mg un S uzņemšana (Wilkinson, 2000). Makroelementu stimulētā uzņemšana galvenokārt saistīta ar pastiprinātu sakņu un to spurgaliņu augšanu, kā arī ar ķīmiskām izmaiņām rizosfērā (Baligar *et al.*, 2001). Slāpekļa ietekme uz mikroelementu pieejamību augiem galvenokārt saistīta ar pH izmaiņām augsnē. Ja N tiek uzņemts augos NH_4^+ formā, rizosfēras pH var samazināties un vairuma mikroelementu pieejamība palielinās. Paaugstināts Cl saturs augsnē samazina NO_3^- , bet palielina NH_4^+ uzņemšanu (Huber, Thompson, 2007).

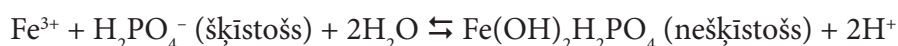
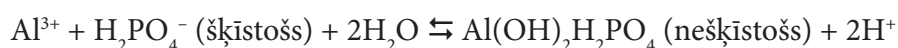
1.2.1.2. Fosfors

Fosfors ir absolūti nepieciešams augu augšanas un vairošanās procesos. Tas ir nozīmīgs elements augu enerģijas uzglabāšanā un pārnesē. Adenozīndifosfāts (ADF) un adenozīntrifosfāts (ATF) ir savienojumi, kuri veic enerģijas pārnesi tādos procesos kā fotosintēze, elpošana, nukleīnskābju sintēze, kā arī jonu transports caur membrānām (Holford, 1997; Gaude, 2008). Fosforam ir kritiska nozīme meristemātiskajos audos, šūnas dalīšanās un augšanas procesos, kā arī tas atrodas membrānu sastāvā fosfolipīdu savienojumos (Brady, Weil, 2002; Mitsuhashi et al., 2005). Vairošanās kontekstā, P atrodas fitīna sastāvā, kas ir svarīgs savienojums sekmīgai sēklu dīgšanai (Schachtman *et al.*, 1998; Maathuis, 2009). Fosforu kopumā uzskata par otru elementu aiz slāpekļa, kura trūkums visvairāk ierobežo augu augšanu. Pētījumos ar virkni augu sugu konstatēts, ka augiem ciešot no fosfora deficīta samazinās auga garums, lapu laukums un skaits, kā arī virszemes daļas un sakņu attiecība (Halsted, Lynch, 1996). Fosfora deficīta apstākļos hlorofila koncentrācija lapās nesamazinās, bet samazinās fotosintētiskā veikspēja, izteikta uz hlorofila vienību.

Augi fosforu spēj uzņemt H_2PO_4^- un HPO_4^{2-} formās. Skābās augsnēs vairums pieejamā fosfora atrodas H_2PO_4^- , bet sārmainās – HPO_4^{2-} , bet, ja pH ir 7, abas formas ir līdzīgos daudzumos (Schachtman *et al.*, 1998). Pieejamā fosfora krājumi augsnē papildinās iežu dēdēšanas un organiskās vielas noārdīšanās rezultātā. Kopumā ļoti maza daļa (ap 10%) no augsnes kopējā fosfora ir pieejama augiem (Maathuis, 2009). Neorganiskās fosfora formas galvenokārt atrodas savienojumos ar Ca, Fe un Al atkarībā no augsnes pH (Richardson, 1994; Brandy, Weil, 2002). Sārmainās augsnēs P veido mazšķīstošus savienojumus ar Ca:



Savukārt, skābās augsnēs veidojas augiem nepieejami savienojumi ar Fe un Al:



Tādi faktori kā applūšana, paaugstināts organiskās vielas saturs un paaugstināta temperatūra, paaugstinot augsnes anaerobitāti un reducējošās īpašības, pastiprina pieejamā P imobilizēšanu (Willet, 1982; Sah, Mikkelsen, 1986).

Pie uzņemšanas augā vairumā gadījumu novērojama pozitīva sakarība starp N, K, un Mg adekvātu nodrošinājumu un P uzņemšanu, kas saistīts ar auga vitalitātes un augšanas uzlabošanu (Wilkinson *et al.*, 2000). Literatūrā bieži aprakstīta P-Zn mijiedarbība, augsta P koncentrācija var izsaukt Zn deficītu, turpretī zems Zn saturs veicina P pārbagātības rašanos (Loneragan, Webb, 1993). Jāatzīmē arī mikorizas sēņu nozīme fosfora uzņemšanas sekmēšanā. Kā parāda attiecīgie pētījumi, līdz pat 80% uzņemtā fosfora augam var tikt piegādāta ar sēņu hifām (Bucher, 2007).

1.2.1.3. Kālijs

Kālija nozīmību aprakstījis jau vācu pētnieks Lībigs 1840. gadā (Sheldrick, 1985). Kālijam ir

nozīme fotosintēzes un elpošanas procesos, turgora veidošanā, atvārsnišu darbības nodrošināšanā, kā arī tas atrodas vairāk nekā 60 enzīmu sastāvā (Maathuis, Sanders, 1993; Walker *et al.*, 1996; Britto, Kronzucker, 2008). Tas ir visvairāk sastopamais katjons citoplazmā. Kālijs, līdzīgi kā N un P, ir ļoti mobils augu audos, tas neveido stiprus kompleksos savienojumus, tāpēc tiek viegli pakļauts otrreizējai izmantošanai, tādējādi vizuālas deficīta pazīmes parasti vispirms parādās uz vecākām augu lapām. Uzskata, ka optimālai augu augšanai nepieciešamais kālija daudzums ir ap 2-5% no auga sausās masas. K deficīta apstākļos augiem ir vāji attīstīta sakņu sistēma, tie ir uzņēmīgi pret slimībām.

Augsnē vairums K^+ atrodas ieslēgti kristāliskos režģos, īpaši laukšpata ($KAlSi_3O_8$ - $NaAlSi_3O_8$ - $CaAl_2Si_2O_8$) sastāvā un ir augiem nepieejami. Kālija jonu koncentrācija augsnes šķīdumā parasti ir visai zema (0.1-0.2%) (Fageria *et al.*, 2003). Jāatzīmē, ka K^+ pakļauti lieliem izskalošanās zudumiem viegla tipa augsnēs, mazāk mālainās.

Novērojama pozitīva mijiedarbība starp N un P nodrošinājumu augsnē un K^+ uzņemšanu. Savukārt, antagoniska rakstura mijiedarbība izpaužas attiecībā uz citiem katjoniem – Mg^{2+} un Ca^{2+} , kas skaidrojams ar šo jonu līdzīgajām fizikālajām īpašībām un tādējādi konkurenci pie uzņemšanas (Dibb, Thompson, 1985). Kālija mijiedarbība ar mikroelementiem plaši pētīta eksperimentos ar kultūraugiem. Augstas K koncentrācijas augsnē samazina B uzņemšanu augos (Gupta 1979). Savukārt, pētījumos par K mijiedarbību ar Cu un Zn secināts, ka K pievienošana augšanas vidē palielina Cu un Zn uzņemšanu augos (Dibb, Thompson, 1985). Atzīmēts arī, ka pietiekams K nodrošinājums sekmē Mn uzņemšanu, ja tā augsnē ir maz, savukārt, samazina Mn toksisko ietekmi, ja Mn koncentrācija augsnē ir augsta.

1.2.1.4. Kalcijš

Kalcijš (Ca^{2+}) ir divvērtīgs katjons, kuram ir liela nozīme augu augšanā un attīstībā. Kalcija koncentrācija augsnē atkarīga no cilmieža un tā dēdēšanas procesiem. Kalcija zudumi augsnēs galvenokārt saistīti ar izskalošanās un erozijas procesiem. Kopumā Ca saturs augsnēs variē ļoti plašās robežās. Ca^{2+} koncentrācija augsnes šķīdumā var būt no 1.7 līdz 19.4 mM (Adams, 1984). Ca koncentrācija augsnes šķīdumā atkarīga no augsnes katjonu apmaiņas kapacitātes, pH, augsnes tipa, un anjonu satura šķīdumā. Ca saistās ciešāk uz augsnes koloīdu virsmām, salīdzinot ar K^+ un Mg^{2+} .

Kalcija deficīts novērojams samērā reti un tas galvenokārt saistīts ar zemu augsnes pH. Augsnes pH paaugstinoties, palielinās Ca un Mg pieejamība augiem, it īpaši, augsnēs ar augstu dzelzs un alumīnija oksīdu saturu. Augsnei pasārminoties, palielinās augsnes negativitāte un, sekojoši, rodas vairāk jonu apmaiņas vietu uz augsnes struktūrelementiem (Chan *et al.*, 1979). Savukārt, zema pH apstākļos (zem 4.0) (augsts H^+ saturs) tieši Ca uzņemšana tiek inhibēta visintensīvāk, salīdzinot ar citiem katjoniem.

Kalcijš piedalās šūnu dalīšanās un stiepšanās procesos, kā arī nodrošina šūnas membrānas integritāti, ir šūnapvalka sastāvā, piedalās transportā caur plazmalemmu un samazina smago metālu toksiskumu un Na jonu pārbaģātības negatīvo ietekmi sasāļotās augsnēs (Fageria *et al.*, 1997; Epstein, Bloom, 2005). Kalcijš aktivē vairākus enzīmus, kuri iesaistīti ATF un fosfolipīdu hidrolīzē, kā arī tas atsevišķās reakcijās spēj aizvietot Mg^{2+} . Pētījumi parāda, ka adekvāts Ca nodrošinājums augiem samazina daudzu

biotisko un abiotisko stresu ietekmi (Reddy, Reddy, 2002). Kalcijam ir nozīme atvārtnišu darbības regulācijā (Shroeder *et al.*, 2001).

Nepietiekams Ca nodrošinājums inhibē gumiņu veidošanos, augšanu un N fiksēšanas efektivitāti pākšaugiem (Pan, 2000). Kalcijs arī atzīmēts kā absolūti nepieciešams elements putekšņu attīstības procesā (Fageria, Gheyi, 1999). Kalcija deficīta gadījumā augi ir panīkuši, lapas trauslas, lapu un sakņu attiecība parasti samazinās, jo auga virszemes daļas cieš vairāk no Ca trūkuma kā saknes (Clark, 1993). Mijiedarbībā ar citiem minerāl elementiem literatūrā atzīmēts, ka kalcija uzņemšanu inhibē tādi katjoni kā H^+ , K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Al^{3+} un NH_4^+ .

1.2.1.5. Magnijs

Magnija nozīmīgākās funkcijas augos saistītas ar tā atrašanos hlorofila molekulas sastāvā kā arī tā nepieciešamību vairāku enzīmu aktivēšanā, piemēram, glutaciona sintāze, fosfoenolpiruvāta karboksilāze u.c. Magnijs iesaistīts fosfātu metabolismā, elpošanā, kā arī cukuru un tauku veidošanas procesos (Tisdale *et al.*, 1985, Robinson *et al.*, 2000; Maathuis, 2009; Römheld, Kirkby, 2009). Magnija joni viegli saistās ar nukleīnskābēm. Magnija klātbūtnē DNS un RNS noārdīšanās temperatūra ir ievērojami augstāka, jo Mg sekmē otrējās struktūras stabilizēšanu (Misra, Draper, 2000; Robinson *et al.*, 2000).

Magnijs raksturojams kā mobils minerālelements augā, tāpēc pirmās deficīta pazīmes parādās uz vecākām lapām. Vidēji augu audos magnija saturs svārstās robežās no 0.3 līdz 1.0% no sausās masas (Deng *et al.*, 2006). Magnija trūkuma apstākļos veidojas mazattīstīta sakņu sistēma, mazāk tiek ietekmēta auga virszemes daļas augšana, tādējādi samazinās saknes/virszemes daļas attiecība (Fageria, Gheyi, 1999). Mg trūkums inhibē N_2 fiksēšanu, samazinot slāpekli fiksējošo baktēriju aktivitāti (Fageria, 2009).

Parasti augsnes šķīdums satur vairāk Mg^{2+} jonu nekā K^+ , bet šī elementa uzņemšana ir proporcionāli zemāka. Magnija jonu uzņemšana, līdzīgi kā K^+ , tiek ierobežota, ja augsnē ir paaugstināts Ca jonu saturs. Paaugstinātas Ca koncentrācijas ietekmē pastiprinās Mg^{2+} izskalošanās no augsnes, jo Ca joni veido stiprākas saites ar augsnes koloīdiem. Arī skābās augsnēs novērojama pastiprināta Mg jonu izskalošanās, Al^{3+} un H^+ aizvietojoš Mg^{2+} augsnes apmaiņas kompleksā (Christenson *et al.*, 1973; Bednarek, Reszka, 2008; Römheld, Kirkby, 2009).

Pētījumos ar kultūraugiem konstatēts, ka K^+ samazina Mg^{2+} pārvietošanos no saknēm uz auga virszemes daļām (Ohno, Green 1985; Wilkinson 2000). Turpretī, paaugstinātas Mg koncentrācijas izraisa minimālas K uzņemšanas izmaiņas augā. Savukārt, augsnē paaugstinot NO_3^- novērojama stimulēta Mg jonu uzņemšana, kas vērsta uz katjonu-anjonu līdzsvara nodrošināšanu sistēmā augsne-augs (Wilkinson *et al.*, 2000). Magnija pieejamība augiem samazinās arī augstas Mn^{2+} koncentrācijas klātbūtnē (Heenan, Campbell, 1981), kā arī vērojams paaugstināts H^+ , kas tieši saistīts ar pazeminātu augsnes pH.

1.2.1.6. Sērs

Sēram ir daudz nozīmīgu funkciju augu augšanā un attīstībā. Sērs ir aminoskābju cisteīna un metionīna sastāvdaļa, tas piedalās enzīmu aktivēšanā. Pietiekošs sēra nodrošinājums palielina augu sausuma un aukstuma izturību kā arī uzlabo augu toleranci pret smagajiem metāliem (Clemens, 2006). Sērs atrodas sulfolipīdu sastāvā, lai arī nav pietiekoši izpētītas sulfolipīdu funkcijas hloroplastu tilakoīdos, tomēr tiek uzskatīts, ka tas stabilizē fostosistēmas komponentus. Pētījumā ar halofītiem *Aster tripolium* un *Sesuvium portulacastrum* konstatēts, ka, palielinoties vides sāļumam, aktivizējas sulfolipīdu uzkrāšanās augā (Ramanian *et al.*, 2004).

Vizuālās pazīmes sēra deficīta gadījumā ir līdzīgas N deficīta pazīmēm, bet tās parādās uz jaunajām lapām, jo sērs ir mazāk pakļauts translokācijai auga daļās. Sēra deficīts izsauc pazeminātu saknes/virszemes daļas attiecību augiem, kā arī samazinās hlorofila koncentrācija lapās.

Augi sēru uzņem sulfāta jona (SO_4^{2-}) formā izmantojot H^+ darbinātus sulfātu transportierus. Sēra pieejamība augsnē lielā mērā atkarīga no organiskās vielas satura, tās sadalīšanās intensitātes, augsnes mitruma un augsnes pH. Augi spēj uzņemt sēru caur lapu atvārsnītēm gāzveida sēra dioksīda (SO_2) veidā, kas atmosfērā galvenokārt nokļūst sadedzinot akmeņogles un citus fosilos kurināmos (Barber, 1995; Hawkesford, De Kok, 2006; Rennenberg, 2007; Miller, 2009).

Sēra jonu pieejamība augiem lielā mērā atkarīga no augsnes pH, palielinoties augsnes bāziskumam S pieejamība samazinās. Vēl nozīmīgs sēra pieejamību raksturojošs parametrs ir C/S attiecība augsnē. Kad C/S elementu attiecība augsnē pārsniedz 400:1 vairums S augsnē ir imobilizēts mikroorganismu darbības rezultātā (Brandy, Weil, 2002).

Augsnē sēra krājumi papildinās, noārdoties cilmiežiem, kā arī, sadaloties organiskajai vielai. Apmēram 95-98% augsnes sēra atrodas tieši organiskās vielas sastāvā (Tabatabai, Bremer, 1972). Kopumā kilograms organiskās vielas satur ap 50 g jeb 0.5% S (Barber, 1995). Jāatzīmē, ka sulfātu jonu negatīvā lādiņa dēļ tie ir viegli pakļauti izskalošanās zudumiem.

Novērojama S mijiedarbība ar N nodrošinājumu augsnē – augiem nepieciešamība pēc S palielinās, ja augšanas videi pievieno N, kas saistīts ar stimulētu augu augšanu (Wilkinson *et al.* 2000). Savukārt, paaugstināts sēra saturs augsnē parasti saistīts ar pH pazemināšanos, kas palielina visu mikroelementu pieejamību augiem, izņemot Mo, kura uzņemšana samazinās pazeminoties augsnes pH.

1.2.2. Mikroelementi

Mikroelementu saturs un to pieejamība ir kritiski svarīgi augu augšanā (1.2.-2. tabula). Mikroelementu koncentrācijas augos parasti nepārsniedz 100 mg kg^{-1} , arī kopumā augsnē to saturs raksturojams kā zems, bet kā izņēmums minami dzelzs un hlors, kuru koncentrācijas augsnē var pārsniegt atsevišķu makroelementu saturu. No mikroelementiem Zn, Cu, Mn, un Fe ir katjoni, Mo ir anjons, bet B molekula ir bez lādiņa. Arī Ni un Cl tiek pieskaitīti pie mikroelementiem, parasti to deficīts gan novērojams tikai kontrolētos eksperimenta apstākļos (Hänsch, Mendel, 2009).

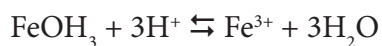
1.2.-2. tabula. Augiem nepieciešamie mikroelementi kā bioloģiski nozīmīgu molekulu komponenti

Elements	Uzņemamā forma	Koncentrācija augā (mg kg ⁻¹)	Proteīns	Avots			
Dzelzs	Fe ³⁺ ; Fe ²⁺	50 - 150	Sucināta dehidrogenāze	Figuroa <i>et al.</i> , 2002			
			NADH-Q oksidoreduktāze	Rasmusson <i>et al.</i> , 2008			
			Tioredotsīna reduktāze	Friemann <i>et al.</i> , 2007			
			Ksantīna dehidrogenāze	Hesberg <i>et al.</i> , 2004			
			Aldehīda oksidāze	Koshiba <i>et al.</i> , 1996			
			Ferodoksīns	Voss <i>et al.</i> , 2008			
			Citohroms	Marshner, 1995			
			Katalāze, Peroksidāze	Zamocky <i>et al.</i> , 2001			
			Citohroma C oksidāze	de Paula <i>et al.</i> , 1990			
			Nitrāta reduktāze	Campell, 1999			
			Nitrīta reduktāze	Swamy <i>et al.</i> , 2005			
			Citohroms P450	Chang <i>et al.</i> , 2008			
			Leg hemoglobīns	Garrocho-Villegas <i>et al.</i> , 2007			
			Fe-superoksīda dismutāze	Munoz <i>et al.</i> , 2003			
			Lipoksigenāze	Peariso <i>et al.</i> , 2008			
			Ferritīns	Harrison, Arosio, 1996			
			Akonitāze	Moeder <i>et al.</i> , 2007			
			Mangāns	Mn ²⁺	10 - 100	Mn-superoksīda dismutāze	Zelko <i>et al.</i> , 2002
						PEP-karboksikināze	Marshner, 1995
Malāta enzīms	Marshner, 1995						
Izocitrāta liāze	Khan <i>et al.</i> , 1992						
PEP kasboksilāze	Holyoak <i>et al.</i> , 2006						
Askorbāta oksidāze	Santagostini <i>et al.</i> , 2004						
Varš	Cu ²⁺	1 - 20	Polifenola oksidāze	Marusek <i>et al.</i> , 2006			
			Cu-Zn superoksīda dismutāze	Zelko <i>et al.</i> , 2002			
			Citohroma C oksidāze	Peiffer <i>et al.</i> , 1990			
			Plastocianīns	Jansson <i>et al.</i> , 2003			
			Cu - matalotionīns	Domenech <i>et al.</i> , 2003			
			Etilēna receptors	Rodriguez <i>et al.</i> , 1999			
			Mo-kofaktora biosintēze	Kuper <i>et al.</i> , 2004			
Cinks	Zn ²⁺	15 - 50	SPP	Richter, Lamppa, 2003			
			Oglekļa anhidrāze	Supuran, 2008			
			Cu-Zn superoksīda dismutāze	Zelko <i>et al.</i> , 2002			
			Alkohol dehidrogenāze	Thompson <i>et al.</i> , 2007			
			Peptīda deformilāze	Serero <i>et al.</i> , 2001			
			α- Mannoziidāze	Snaith, Lewy, 1969			
Bors	H ₃ BO ₃	3 - 100	Rhamnogalacturonan II?	Kohorn, 2000			
Molibdēns	MoO ₄ ²⁻	0.1 - 1	Nitrāta reduktāze	Schwarz, Mendel, 2006			
			Sulfīta oksidāze	Lang <i>et al.</i> , 2007			
			Aldehīda oksidāze	Hesberg <i>et al.</i> , 2004			
			Ksantīna dehidrogenāze	Schwarz, Mendel, 2006			
Cl	Cl ⁻	200 - 400	Ūdens sadalīšana	Kusunoki, 2007			
			Seismonastijas	Moran, 2007			

1.2.2.1. Dzelzs

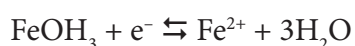
Dzelzs ir nozīmīgs savienojums augu augšanā un attīstībā. Tas piedalās daudzos metaboliskajos procesos, ir vairāku enzīmu sastāvā, kā arī ir absolūti nepieciešams hlorofila sintēzē un elektronu pārnēsē redoksreakcijās. Tas piedalās aktīvo skābekļa formu producēšanā un pārtveršanā, procesos,

kas saistīti ar osmotisko aizsardzību, kā arī sekmē augu izturību pret patogēniem. Līdz pat 80% Fe augos atrodas hloroplastos (Follett *et al.*, 1981; Bennett, 1993; O'Halloran, Culotta, 2000; Yang *et al.*, 2006; Fageria *et al.*, 2009). Dzelzs deficīta gadījumā tiek būtiski traucēta ribulozes-1,5-bifosfāta karboksilāzes (Rubisco) aktivitāte (Expert, 2007). Augi dzelzi parasti uzņem vairāk nekā visus citus mikroelementus, izņemot atsevišķus gadījumus, kad Mn un Cl koncentrācija augā var būt augstāka. Kopumā augsnēs dzelzs krājumi ir visai lieli, līdz 3.8%, bet tā vairums ir saistīts nešķīstošos savienojumos. Dzelzs augsnē galvenokārt atrodas dažādu savienojumu formā, kuru šķīdība krasi atšķiras sarūkošā kārtībā - $(\text{FeOH})_3 > \text{Fe}_2\text{O}_3 > \text{FeOOH} > \text{Fe}_2\text{O}_4$ (Lindsey, 1979; Fageria, 2009). Dzelzs pieejamību augiem ietekmē tādi augsnes faktori kā: bikarbonātionu (HCO_3^-) saturs (Naeve, Rehm, 2006; Fageria, 2009), augsnes šķīduma elektrovadītspēja (Franzen, Richardson, 2000; Naeve, Rehm, 2006), Fe savienojumu koncentrācija (Morris *et al.*, 1990) un augsnes mitrums (Hansen *et al.*, 2003). Dzelzs hidroksīds $(\text{FeOH})_3$ ir viens no nozīmīgākajiem Fe avotiem augiem (Barber, 1995). Atkarībā no augsnes pH, jeb H^+ un OH^- jonu attiecības augsnē norisinās reakcijas, kuras atbrīvo dzelzs jonus vai, tieši pretēji, veido augiem nepieejamus savienojumus:



Augi caur saknēm galvenokārt uzņem reducēto dzelzi (Fe^{2+}), tāpēc augiem pieejamais Fe daudzums ir tieši atkarīgs no augsnes pH. Dzelzs deficīts potenciāli var parādīties vairumā kaļķainu augšņu īpaši, ja pH ir virs 6 (Fageria, 1994, Marschner, Romheld, 1995; Lucena, Chaney, 2007). Minēts, ka oksidētā Fe^{3+} reducēšanās par Fe^{2+} samazinās 1000 reizes, pH palielinoties par vienu vienību (Lindsay, Schwab, 1982). Augi spēj aktīvi ietekmēt Fe uzņemšanu, (1) izdalot augsnē H^+ jonus tādējādi paskābinot to, (2) izdalot augsnē helatējošus savienojumus, kuri veido kompleksus savienojumus ar Fe^{3+} , kuri tiek uzņemti augā caur īpašiem transportētājiem un tur dzelzs tiek reducēts (Expert, 2007).

Dzelzs toksicitāte bieži novērojama applūstošās skābās augsnēs, piemēram, daudzviet pasaulē, kur audzē rīsus (Fageria, 1984; Fageria *et al.*, 1990). Pārplūdušās augsnēs skābekļa deficīta apstākļos veidojas reducējoša vide, kas reducē Fe^{3+} :



Lai arī dzelzs pārbagātība augsnē reti noved pie toksisku Fe koncentrāciju uzņemšanu augā, tomēr tā rada būtisku jonu disbalansu, īpaši traucēta tiek P, K, Zn, Cu un Mn uzņemšana (Fageria *et al.*, 1990). Pie uzņemšanas augā novērojamas izteikti antagoniskas attiecības starp P un Fe kā arī konkurējoša ietekme starp Fe un Mo, lai arī mehānisms nav līdz galam skaidrs (Fageria, 2009). Arī augsts Ca saturs augsnē inhibē Fe uzņemšanu auga saknēs (Barber, 1995).

1.2.2.2. Cinks

Cinks ir nozīmīga enzīmu sastāvdaļa, tas piedalās enerģijas veidošanās procesos, kā arī sekmē biomembrānu integritāti. Zn ir nozīmīgs sēklu attīstībā, cinka deficītā esoši augi nobriest vēlāk

(Kramer, Clemens 2005; Hänsch, Mendel 2009).

Cinku augi uzņem divvērtīgā jona (Zn^{2+}) veidā. Uzskata, ka normālai augu augšanai, augsnē nepieciešams $0.05 - 0.25 \text{ mol l}^{-1}$ Zn. Savukārt toksikozi var izraisīt koncentrācija, kas ir augstāka par 3 līdz 6 mol l^{-1} (Chaney, 1993; Barber, 1995; Broadley et al., 2006). Sārmainās augsnēs Zn^{2+} koncentrācija parasti ir zemāka ($0.01 - 1.0 \text{ mol l}^{-1}$) nekā skābās augsnēs (Hacisalihoglu, Kochian, 2003). Joprojām nav vienprātības par to, vai augi Zn jonus uzņem aktīvā, vai pasīvā ceļā (Broadley et al., 2006). Parasti tipisks Zn saturs vairumā augu ir no 15 līdz 20 mg kg^{-1} (Broadley et al., 2006).

No citiem elementiem Zn galvenokārt mijiedarbojas ar Cu^{2+} , kurš inhibē Zn jonu uzņemšanu. kā arī konkurē ar to pie uzņemšanas auga saknēs. Vispārzināma ir Zn un P savstarpējā inhibējošā ietekme, tādējādi augs P saturs ierobežo Zn jonu pieejamību augiem. Arī citu divvērtīgo katjonu (Mg, Ca) pārmērīgs saturs augsnē negatīvi ietekmē Zn uzņemšanu (Foy et al., 1978; Chaney, 1993). Cinka pieejamība samazinās applūdušās augsnēs kā arī augsnēs ar augstu organiskās vielas saturu, kur Zn veido organiskos savienojumus, kas augiem tiešā veidā nav pieejami (Barber, 1995). Cinka organisko savienojumu uzņemšanu veicina augu simbioze ar mikorizas sēnēm. Līdzīgi kā vairumam elementu, Zn saturs augsnes virsējos slāņos parasti ir augstāks, jo augs ar saknēm to uzņem no dziļākiem slāņiem, bet veģetācijas sezonai beidzoties, tas ar nobirām nokļūst augsnes virskārtā, kur mineralizējoties kļūst augiem pieejams. No visām augsnes īpašībām tieši augsnes reakcija vislielākā mērā ietekmē Zn pieejamību augiem. Pazeminoties pH, cinka pieejamība augiem palielinās. Pirmkārt, pie zemām pH vērtībām augsnes daļiņas-koloīdi aktīvāk adsorbē Zn uz virsmas. Otrkārt, augsta pH apstākļos Zn veido nešķīstošus savienojumus un izgulsnējas, kā arī katjonu apmaiņas vietās to aizvieto $CaCl_2$ (Chaney, 1993; Barber, 1995; White, Zasoski, 1999; Cakmak, 2002; Broadley et al., 2006).

Cinka trūkums augos samazina fotosintēzes aktivitāti, traucējot oglekļa anhidrāzes (CO_2 fiksēšanu katalizējošs enzīms), Cu-Zn superokīda dismutāzes un D-ribulozes-5-fosfāta 3-epimerāzes (Kelvina cikla enzīms) darbību (Jelakovic, 2003). Zn deficīta gadījumā novērojamas pundurformas, jo tas nepieciešams triptofāna sintēzei, kas ir augsnes priekštecis (Quinlan-Watson, 1953).

Cinka toksikoze augos tiek novērota daudz retāk kā tā deficīts. Parasti toksicitātes simptomi parādās augiem, kuri aug īpaši zemā pH (Chaney, 1993; Broadley et al., 2006).

1.2.2.3. Varš

Optimāls vara nodrošinājums ir nepieciešams normālai fotosintēzes darbībai, elpošanai, oglekļa un slāpekļa metabolismam, aizsardzībai pret oksidatīvo stresu kā arī tas ir nepieciešams šūnas apvalka komponentu sintēzē (O'Halloran, Culotta, 2000; Huffman, O'Halloran, 2001).

Augi varu uzņem Cu^{2+} formā. No visiem mikroelementiem tieši Cu (samazinoties virzienā $Cu > Zn > Mn > Fe$) visaktīvāk veido Cu-organiskos savienojumus, kuri augiem nav pieejami tiešai uzņemšanai. Līdz 98% augsnē esošā Cu atrodas organiskos savienojumos (McLaren et al., 1990). Normālai augu augšanai augsnē nepieciešams vismaz 0.02 mol l^{-1} Cu. Savukārt, augos Cu saturs vidēji ir ap 10 mg kg^{-1}

(Baker, Senef, 1995)

Augsnes mitrumam ir samērā neliela ietekme uz Cu pieejamību augsnē, ja vien augsne nav applūdusi. Mijiedarbībā ar citiem elementiem novērojamas konkurējošas īpašības attiecībā uz Zn (Yruela, 2009). Vara pieejamību augsnē samazina paaugstināts pH, bet salīdzinot ar citiem elementiem, tā ietekme ir mazāka. Tātad, augsnēs ar augstu pH limeni un organiskās vielas saturu augos var parādīties deficīta pazīmes, tai pat laikā paaugstināts organiskās vielas saturs sārmainās augsnēs var uzturēt Cu koncentrāciju augstāku par deficītu izsaucošu saturu (Temminghoff *et al.*, 1997), jo Cu-organisko savienojumu mineralizācijas rezultātā Cu kļūst pieejams augiem. Augi ir samērā jutīgi pat pret nelielu Cu koncentrācijas palielināšanos augos, jo Cu joniem piemīt izteiktas redoksīpašības un spējas veicināt skābekļa aktivāciju (Yruela, 2005). Vara pārbagātību var novērot augsnēs, kuru pH ir zem 6.5, šādos apstākļos novērojama samazināta auga biomasa un novērojami hlorozes simptomi – zemāka hlorofila koncentrācija lapās un paātrināta hloroplastu un tilakoīdu membrānu novecošanās, kā arī traucēts elektronu transports fotosistēmā I (Ciscato *et al.* 1997; Maksymiec 1997; Päsikkä *et al.* 1998; Shikanai *et al.* 2003; Bernal *et al.* 2006).

1.2.2.4. Mangāns

Mangāns augos sastopams vismaz 35 enzīmu satāvā (Hebbem *et al.*, 2009). Kā katalizators Mn saturošās superoksīddismutāzes sastāvā tas pasargā šūnu no brīvajiem radikāļiem, kā arī piedalās ūdens sašķelšanā fotosistēmā II (Barber, 2003). Literatūrā minēts, ka Mn kā enzīmu aktivators ir mazāk specifisks kā citi elementi un to var aizvietot ar magniju (Hänsch, Mendel, 2009).

Mangāna pieejamību augsnē ietekmē augsnes pH, augsnes redokspotenciāls, organiskās vielas saturs kā arī mikroorganismu aktivitāte (Fageria, 2009). Augsnes satur no 5 līdz 20000 mg l⁻¹ mangāna no kura lielākā daļa atrodas oksidētā Mn⁴⁺ formā (Lindsey, 1978; Fageria, 2009). Jāatzīmē, ka Mn augsnē sastopams trīs formās (Mn⁴⁺, Mn³⁺, Mn²⁺), bet augiem ir pieejama tikai visvairāk reducētā forma (Mn²⁺) (Foth, Ellis, 1988; Fageria *et al.*, 2002; Fageria *et al.*, 2006). Vairums augu spēj augt augsnē ar Mn saturu no 0.5 līdz 2000 mg l⁻¹. Vidēji augos sastopamā Mn koncentrācija ir no 20 līdz 300 mg kg⁻¹ (Jones, 1991), vai, atbilstoši citiem pētījumiem, minimālā Mn koncentrācija augu audos ir 20 – 50 mg kg⁻¹ sausnas (Stevenson, 1986). Kritiskās deficīta un pārbagātības robežas plaši variē atkarībā no augu sugas, kā arī vienas sugas ietvaros. Pētījumā ar kukurūzu noteikts, ka Mn pārbagātības līmenis augu audos var svārstīties no 200 līdz 5300 mg kg⁻¹ (Edwards, Asher, 1982).

No augsnes īpašībām augsnes reakcija ir galvenais faktors, kurš ietekmē Mn pieejamību augsnē (Lindsey, Cox 1985; Fageria *et al.* 2009). Ja augsnes pH ir zem 5.5, oksidētā Mn⁴⁺ forma reducējas un Mn²⁺ jonu koncentrācija augsnē strauji palielinās, kas var izsaukt Mn pārbagātību augos. Savukārt, ja pH ir virs 6.5, augos var novērot Mn deficīta pazīmes (Rengel 2000; Bolan *et al.* 2003; Ducic, Polle 2005). Parādīts, ka Mn²⁺ saturs augsnē samazinās 100 reizi, palielinoties augsnes pH par vienu vienību (Lindseja, 1972). Pētījumā ar pupiņām noskaidrots, ka, pH palielinot no 4.9 līdz 7.0, Mn saturs augos

samazinās no 4420 mg kg⁻¹ līdz 174 mg kg⁻¹ (Fageria *et al.*, 2006). Arī augsnes redokspotenciāls nozīmīgi ietekmē Mn pieejamību augsnē. Mangāna transformācija no Mn⁴⁺ uz Mn²⁺ notiek augsnēs ar redokspotenciālu no +200 līdz +400 mV (Tisdale *et al.*, 1985). Šādi apstākļi ir raksturīgi mitrājiem un sāļajiem mitrājiem jūras piekrastē. Mangāna uzņemšanu augos inhibē citi divvērtīgie katjoni – Ca, Mg un Zn (Maas *et al.*, 1969; Robson, Loneragan, 1970). Novērojams arī antagonisks efekts starp Mn un Fe (Chinnery, Harding, 1980). Bez tam, cinka deficīta apstākļos esoši augi pastiprināti uzņem mangānu (Brady, Weil, 2002).

1.2.2.5. Bors

Bors un molibdēns dabā atrodams savienojumos ar skābekli galvenokārt boraka (Na₂B₄O₇ · 10H₂O) veidā, kā arī turmalīna un granīta sastāvā, bet šo savienojumu noārdīšanās notiek ļoti lēni un tie nav uzskatāmi par nozīmīgiem B avotiem (Goldberg, 1993). Lai arī augi variē pēc nepieciešamības pēc bora, tomēr augiem B nepieciešams samērā nelielos daudzumos, vēl mazāk normālai augu augšanai nepieciešams tikai Cu un Mo. Tas ir arī vienīgais nemetāls starp visiem mikroelementiem un uzskatāms par neitrālu molekulu, tādējādi salīdzinot ar citiem mikroelementiem, tā pieejamība augsnē mazāk pakļauta augsnes pH svārstībām. Augsnes šķīdumā un augos B galvenokārt atrodams borskābes (BOH₃) veidā, kas uzskatāma par vāju skābi. Augiem optimālā B koncentrācija augsnē svārstās samērā šaurās robežās. Par optimālu B koncentrāciju augsnes šķīdumā uzskatāms ap 0.01 mmol l⁻¹ B, savukārt, koncentrācija virs 0.03 mmol l⁻¹ pret B jutīgām augu sugām var izraisīt toksikozes pazīmes.

Augos B ir iesaistīts virknē nozīmīgu dzīvības procesu, ieskaitot proteīnu sintēzi, cukuru transportu, elpošanu, RNS un ogļhidrātu metabolismu, kā arī augu hormonu sintēzi. Bez tam, B piedalās šūnapvalku sintēzē, lignifikācijā un tās integritātes nodrošināšanā. Tas sekmē Cl un P transportu, inducējot plazmalemmas ATF-āzes (Blevins, Lukaszewski, 1998; Brown *et al.*, 2002). Vairāk nekā 90% B augos atrodas tieši šūnapvalku sastāvā (Kohorn, 2000; Hänsch, Mendel, 2009). Tā kā visas šīs funkcijas ir kritiski svarīgas tieši meristemātiskajiem audiem, tad B deficīta apstākļos vispirms cieš aktīvi augošie orgāni – dzinuma un sakņu gali, un augs kļūst nikulīgs un veido rozetes formu. Arī putekšņu veidošanās un to dīgšana, slāpekļa fiksēšana un nitrātu asimilācija lielā mērā saistīta ar B nodrošinājumu (Camacho-Cristobal *et al.*, 2008).

Galvenie faktori, kuri ietekmē B pieejamību augsnēs, ir augsnes pH, mitrums, temperatūra, kā arī kalcija un magnija koncentrācija. Pētījumi ir parādījuši negatīvu korelāciju starp augstu augsnes pH un B koncentrāciju augos (Goldberg, 1997).

Noteikts, ka bora uzņemšana augos samazinās, ja augsnes pH pārsniedz 6.3-6.5 vienības (Peterson, Newman, 1976; Gupta, MacLeod, 1977). Savukārt, adekvāts NPK nodrošinājums augsnē pozitīvi ietekmē B uzņemšanas aktivitāti augos (Ruzskovska *et al.*, 1994), bet, palielinot augsnē tikai N saturu, B uzņemšana augos samazinās (Gupta *et al.*, 1976). Augsnēs ar pārmērīgi augstu B saturu tiek traucēta Zn, Fe un Mn uzņemšana, savukārt palielinās Cu uzņemšana augos (Ohki, 1975; Fageria *et al.*, 2002).

1.2.2.6. Molibdēns

Kopumā augiem nepieciešams salīdzinoši maz Mo, aptuveni 0.1 mg kg^{-1} (Graham, Stangoulis, 2007). Tomēr, tas ir būtisks minerālelements galvenokārt tāpēc, ka ir vairāku enzīmu sastāvā, kas saistīti ar N asimilāciju, sēra metabolismu, fitohormonu biosintēzi, kā arī piedalās stresa atbildes reakcijās (Yu et al., 1999; Schwarz, Mendel, 2006). Molibdēns ir arī nitrāta reduktāzes un nitrogenāzes sastāvā (Thorneley, 1992). Pirmoreiz Mo absolūtu nepieciešamību aprakstīta 1938. gadā, kā pētījumu objektu izmantojot tomātus (Fageria *et al.*, 1997). No visiem mikroelementiem Mo kopumā pasaules augsnēs sastopams vismazākajās koncentrācijās – no 0.2 līdz 5 mg kg^{-1} (Lindsay, 1979). Molibdēna deficīts bieži novērojams skābās augsnēs, kur tas adsorbējas uz Fe oksīdiem un Fe hidroksīdiem kā MoO_4^{2-} (Fageria, 2009). Pretēji visiem pārējiem mikroelementiem, Mo pieejamība augsnē palielinās, paaugstinoties augsnes pH, un Mo kļūst vislabāk pieejams augiem virs pH 6.5 (Jones, 1985). Savukārt, visvairāk adsorbēts Mo ir augsnē ar pH 4, kas skaidrojams ar konkurenci starp OH^- un MoO_4^{2-} adsorbcijas vietās, kad, samazinoties pH, palielinās pozitīvais lādiņš uz adsorbcijas virsmām augsnē (Reddy *et al.*, 1997). Molibdēna pieejamību augsnē samazina arī augsts organiskās vielas saturs (William, Thornton, 1973). Augu metabolismā Mo piedalās nitrāta slāpekļa reducēšanā par nitrītslāpekli. Savukārt, pākšaugos Mo piedalās slāpekļa fiksēšanā (Hille, 1996). Literatūrā atzīmēta augu ziemcietības palielināšanās pietiekama Mo nodrošinājuma apstākļos (Li *et al.*, 2001), kā arī Mo īpašība deaktivēt vīrusus, noārdot to proteīna apvalku (Verma, Verma, 1967; Jesus *et al.*, 2004; Graham, Stangoulis, 2007).

Molibdēna toksicitāti novēro reti, jo kopumā augi spēj uzņemt 200 līdz 1000 mg kg^{-1} Mo, neparādot negatīvu ietekmi uz augšanu (Romheld, Marschner, 1995).

Augi Mo uzņem galvenokārt molibdēna oksianjona (MoO_4^{2-}) formā, tāpēc likumsakarīgi novērojams antagonisms ar citiem anjoniem, piemēram, SO_4^{2-} , tos uzņemot augā (Stout *et al.*, 1951; MacLeod *et al.*, 1997). Paaugstinoties NO_3 jonu koncentrācijai augsnē, tiek stimulēta Mo uzņemšana, kam par iemeslu varētu būt OH^- jonu satura paaugstināšanās un, sekojoši, pH palielināšanās (Gupta, Lipsett, 1981). Pietiekams P nodrošinājums sekmē Mo uzņemšanu, savukārt, paaugstināts S saturs to inhibē (Mortvedt, Cunningham, 1971; Fageria, 2009). Arī Cu un Mn piemīt antagoniska ietekme uz Mo uzņemšanu augos (Tisdale *et al.*, 1985). Ir arī informācija, ka kopumā (1) P sekmē Mo uzņemšanu, (2) S, N, Mn, Cu samazina Mo uzņemšanu augos (Fageria, 2009).

1.2.2.7. Hlors

Hlors jeb hlora joni (Cl^-) tiek klasificēti kā mikroelements kaut arī, ja tas ir pieejams augsnē, augi bieži Cl^- uzņem koncentrācijas, kuras var pārsniegt pat makroelementu saturu augos (Fageria *et al.*, 2002). Pirmoreiz Cl nepieciešamību augiem pierādīja jau 1954. gadā (Broyer *et al.*, 1954). Vēlāk tā pati zinātnieku grupa pierādīja Cl nepieciešamību virknei kultūraugu – kukurūzai, pupiņām, miežiem, cukurbietēm u.c. sugām (Fageria, 2009).

Dabā Cl^- ir plaši izplatīti un raksturīgi ar strauju bioloģisko apriti (Fixen, 1993). Ņemot vērā, ka

vairums Cl saturoši sāļi ir viegli šķīstoši, liela daļa Cl atrodas augšnes šķīdumā (Fageria, 2009). Zemā augšnes pH Cl joni adsorbējas uz augšnes daļiņu virsmas, bet, ja pH ir > 7, Cl⁻ atbrīvojas un ir brīvi pieejami augiem kā arī tie ir pakļauti izskalošanās zudumiem (Fageria, 2009). Skābās māla augsnēs ar augstu katjonu apmaiņas kapacitāti Cl⁻ ir cieši saistīti uz augšnes daļiņām (Fixen, 1993).

Kopumā konstatēts, ka hlors augos ir vairāk nekā 130 organisko savienojumu sastāvā (Envild, 1986). Hloram ir nozīme fotosintēzē kā vairāku enzīmu aktivatoram, kuri iesaistīti ūdens sadalīšanā. Tomēr fotosintēzei nepieciešamā Cl jonu koncentrācija augā raksturojama kā tipiska mikroelementiem (Broyer *et al.*, 1954; Terry, 1977; Kusunoki, 2007). Novērota arī pozitīva ietekme uz fotofosforilāciju kā arī Cl⁻ aktivē ATF-āzes protonu sūkni tonoplastā un regulē atvārsnišu darbību (Fageria, 2009). Halofītiski augi Cl⁻ jonus izmanto kā osmoregulējošu aģentu (Tester, Davenport, 2003; Flowers, Colmer, 2008).

Paaugstināts Cl⁻ saturs augsnē samazina nitrifikācijas aktivitāti (Golden *et al.*, 1981; Elmer, 1995; 2003) tādējādi, rodas augstāka NH₄⁺/NO₃⁻ attiecība augsnē. Savukārt augiem uzņemot NH₄ jonus, augsne paskābinās, tādējādi palielinās vairāku mikroelementu pieejamība, īpaši mangāna (Brady, Weil, 2002). Kopumā Cl⁻ deficīts pasaules kontekstā novērojams daudz retāk kā tā pārbagātība. Paaugstināts Cl⁻ saturs augsnē izraisa augstu augšnes osmopotenciālu, tādējādi apgrūtinot ūdens uzņemšanu augu saknēs kā arī novērojama Cl⁻ toksiska ietekme uz šūnas metabolisma procesiem (Flowers, Colmer, 2008).

Hlora jonu uzņemšana augos atkarīga no tā satura augsnē kā arī augšnes un klimatiskajiem apstākļiem. Parasti augi spēj uzkrāt no 2000 līdz 20 000 mg kg⁻¹ Cl. Glikofītiem optimālai augšanai nepieciešams no 70 – 700 mg kg⁻¹ Cl (Fixen, 1993). Literatūrā atzīmēta zemas temperatūras negatīva ietekme uz Cl jonu pieejamību augsnē (Cram, 1983; Cram, 1988). Visai trūcīga informācija atrodama par hlora mijiedarbību ar citiem minerālelementiem. Augstas Cl⁻ koncentrācijas augsnē izraisa nedabiskas Na/Ca, Na/K, Ca/Mg un Cl/NO₃⁻ attiecības (Fageria *et al.*, 2002). Augsnēs ar augstu Cl⁻ koncentrāciju samazinās NO₃⁻ uzņemšana, Cl⁻ konkurējot saknes šūnu uzņemšanas vietās (Inal *et al.*, 1995). Novērojama arī pastiprināta Ca uzņemšana augos, kas saistīta ar kotransporta uzņemšanas mehānismu, kad nepieciešams neitralizēt pozitīvos lādiņus katjonu uzņemšanas laikā. Jau iepriekš atzīmēta Cl⁻ stimulējošā ietekme uz Mn uzņemšanu augsnē, paskābinot augsni kā arī reducējot Mn oksīdus (Westerman *et al.*, 1971).

1.3. Minerālelementu nodrošinājums jūras piekrastes biotopu augsnēs

Minerālelementu nodrošinājums un pieejamība ir viens no svarīgākajiem faktoriem, kas nosaka sugu sastāvu un to augšanas dinamiku vairumā ekosistēmu (Berendse *et al.*, 1998). Jūras piekrastē augiem nepieciešamo elementu uzņemšanu būtiski ietekmē ne tikai to koncentrācija augsnē, bet arī sasāļotā augšanas vide. Sasāļotos augšnes apstākļos, kas raksturojas ar zemu jonu aktivitāti un ekstremāli augstām Na⁺ un Cl⁻ jonu koncentrācijām, minerālelementu nodrošinājuma disbalanss var

būtiski samazināt augu augšanu.

Literatūrā ir samērā trūcīgi dati par visu augiem absolūti nepieciešamo (N, P, K, Ca, Mg, S, Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, B) nodrošinājumu jūras piekrastes biotopos. Pētījumi un ziņas minerālās barošanās jomā parasti aprobežojas ar makroelementiem N, P un K.

Piekrastes smilšu kāpās galvenokārt sastopams zems N, P un K saturs (Maun, 2009). Ir atrodami pētījumi par minerālelementu nodrošinājumu Dienvidanglijas kāpu sistēmā „Brauton Burrows”, kuri parāda, ka galvenie augu augšanu ierobežojošie faktori ir zems N un P, kā arī, mazākā mērā, K saturs augsnē, salīdzinot ar citiem augu augšanu ietekmējošiem vides faktoriem (Willis, Yemm, 1961; Willis, 1963). Līdzīgi tam, slāpekļis ir galvenais augšanu ierobežojošais faktors Minesotas „Cedar Creek” piekrastē (Tillmann, 1986). Arī Houls (1998) atzīmē, ka tieši N aktivizē *Elymus mollis* augšanu, norādot, ka mikroelementu aplikācijas pielietošana augu augšanu būtiski neietekmē. Zemais slāpekļa nodrošinājums smilšu kāpās un sāļo piejūras mitrāju augsnēs galvenokārt saistīts ar raksturīgu vājo N_2 fiksācijas aktivitāti (Hemond, Morris, 1991), kas īpaši zemā līmenī novērojama tieši sukcesijas pirmajās fāzēs (Berendse, 1990). Kā arī, ņemot vērā slāpekļa savienojumu (īpaši nitrāta) izteikto mobilitāti augsnē, novērojama strauja šo savienojumu izskalošanās pastiprinātu nokrišņu un applūšanas apstākļos. Pastāv hipotēze, ka ekosistēmām attīstoties ilgtermiņā sākotnēji augu augšanu limitē N, bet vēlākā periodā P nodrošinājums augsnē (Aerts, Chapin, 2000). Tas saistīts ar atšķirīgo N un P aprites ciklu dabā. Tā kā N koncentrācija augsnē paaugstinās, galvenokārt mikroorganismiem fiksējot atmosfēras slāpekli, tad „jaunās augsnēs” N saturs ir ļoti zems. Turpretī, P krājumi augsnē veidojas iežu dēdēšanas procesā un tiek patērēti, attīstoties veģetācijai. Kopumā fosfora bioķīmija augsnē ir visai kompleksa. Fosfora nodrošinājums augsnē atkarīgs no fosfātu (kalcijs un dzelzs fosfāts) šķīdības, organiskās vielas mineralizācijas aktivitātes kā arī no „fosfora adsorbcijas kompleksa” kura īpašības variē atkarībā no augsnes pH, Fe un Al kā arī organiskās vielas daudzuma augsnē (Kooijman *et al.*, 1998). Augsta augsnes pH apstākļos fosfors visbiežāk atrodas Ca fosfāta (arī dikalcija fosfāta vai hidroksil apatīta) formā, kurš šķīst tikai zem pH 6. Kā arī fosfora krājumi ieslēgti organiskajā vielā un kļūst pieejami tikai pēc tās mineralizācijas. Arī zema pH apstākļos P ir maz pieejams jo atrodas savienojumos ar Fe un Al un/vai saistīts dzelzs organiskajos savienojumos (Hamad *et al.*, 1992).

Tāpēc bieži kaļķainās smilšu kāpās ar augstu augsnes pH tieši P pieejamība ierobežo augu augšanu (Faurie, Fardeau, 1990). Vēlākā sukcesijas procesā, augsnes pH samazinoties, P pieejamība kāpās parasti paaugstinās, bet paskābināšanās procesiem turpinoties, P pieejamība var atkal samazināties Fe fosfāta veidošanās dēļ, kurš ir nešķīstošs zemā pH.

Saskaņā ar vispāratzīto modeli, agras sukcesijas posmā dominējošās pioniersugas ir adaptējušās videi ar zemu barības elementu nodrošinājumu, veidojot spēcīgu sakņu sistēmu ar nelielu auga virszemes daļu, šajā etapā kā augšanu ierobežojošais faktors ir tieši minerālelementu (īpaši N) nodrošinājums augsnē (Tillmann, 1988). Savukārt, jau vēlākās sukcesijas stadijās, kad N koncentrācija augsnē, daloties organiskajai vielai un augot N_2 fiksējošo mikroorganismu aktivitātei, ir palielinājusies,

par sugu izplatībai ierobežojošo faktoru kļūst konkurence par gaismu, un veģetācijā dominē augu sugas ar mazāk attīstītu sakņu sistēmu un garāku augu virszemes daļu.

Piekrastes biotopos, kuri raksturīgi ar regulāru jūras ūdens applūšanu – sāļajos mitrājos, augu izplatību un sugu sastāvu tiešā veidā ietekmē NaCl koncentrācija jūras ūdenī (Rozema *et al.*, 1985). Tomēr, paralēli paaugstinātajai NaCl koncentrācijai šajās augsnēs rodas anaerobi apstākļi. Līdz ar to, rodas grūtības nošķirt negatīvo Na un Cl jonu efektu no applūšanas izraisītās ietekmes. Applūšanas negatīvo ietekmi uz augu augšanu pierāda pētījumi, kur augu augšana tiek inhibēta applūšanas apstākļos vairāk nekā tikai šos augus pakļaujot paaugstinātai sāļainībai (Rozema *et al.*, 1985b).

Kad redokspotenciāls applūdušos mitrājos samazinās, Mn^{4+} un Mn^{3+} reducējas (zem +450 mV pie pH 6.0) par Mn^{2+} , savukārt, Fe^{3+} (pie +220 mV, pH 6.0) par Fe^{2+} , kā arī sulfāti par sulfīdiem (Brümmer, 1974). Sekmēta mangāna un dzelzs reducēto formu un sulfīdu uzņemšana augos var izsaukt šo elementu toksikozi.

Augsnē esot augstai sulfīda koncentrācijai, tas var veidot mazšķīstošus savienojumus ar dzelzi, mangānu un cinku, tādējādi izraisot šo elementu deficītu augos (Hawill *et al.*, 1985). Applūšanas izraisītos anaerobos apstākļos tiek traucēta arī citu elementu uzņemšana, īpaši P un K. Interesanti, ka K uzņemšana pārtraucas uzreiz pēc sakņu nonākšanas anaerobos apstākļos, kas visticamāk saistīts ar K lomu atvārsnišu darbībā (Sojka *et al.*, 1980).

1.4. Sālā vidē augošo augu bioloģija

Paaugstināta augsnes sāļuma ietekme uz augu augšanu pasaulē ir aktuāla problēma, jo sasāļota augšanas vide satopama ne tikai okeānu un jūru tiešā tuvumā, bet arī iekšzemē, lauksaimniecībā izmantojamās augsnēs. Vairāk nekā 800 miljoni ha jeb aptuveni 6% no visas pasaules sauszemes uzskatāma par sasālotu (FAO 2008). Vairumā gadījumu paaugstināta sāļainība augsnēs ir dabiskas izcelsmes (Rengasamy, 2002). Dabīgi augsnes sasāļojas cilmiežu dedēšanas rezultātā, atbrīvojoties nātrija, kalcija, magnija hlorīdiem, mazāk – sulfītiem un karbonātiem (Szabolcs, 1989), kā arī, okeāna vai jūras ūdenim ar vēju (viļņi, plūdmaiņas, aerosols) un lietu nokļūstot augsnē. Augsne tiek sasāļota arī mākslīgi, tajos apgabalos, kur sausuma novēršanai aktīvi izmanto irigācijas sistēmas. Apūdeņošanas ūdenim izžūstot, sāļu koncentrācija augsnē palielinās. No visām lauksaimniecībā izmantojamām zemēm 15% tiek mākslīgi apūdeņotas un 20% no tām uzskatāmas par sasālotām (FAO 2008).

Augsnes sasāļotības pakāpi raksturo šķīstošo sāļu kopējā koncentrācija. Augsnes uzskata par sasālotām, ja kopējā ūdenī šķīstošo sāļu koncentrācija (EC) ir 4 dS m^{-1} un vairāk (Munns, Tester, 2008), kas ir ekvivalents aptuveni 40 mM NaCl.

Augi pēc izturības pakāpes pret sāļainību variē visai plašās robežās. Kopumā pret paaugstinātu sāļainību jutīgus augus sauc par glikofītiem, bet augus, kuri adaptējušies augšanai sālā vidē, par halofītiem. Glikofīti parasti uzrāda augšanas traucējumus jau nelielas augsnes sāļainības apstākļos, turpretī atsevišķas halofītu sugas spēj augt 450 mM NaCl koncentrācijā (Garthwaite *et al.*, 2005).

No halofītu grupas izdalāmi „īstie” jeb obligātie halofīti, kuri uzrāda stimulētu augšanu un biomasas palielināšanos vidējas sāļainības apstākļos (Short, Colmer, 1999). Optimāls augsnes sāļums īstajiem halofītiem ir robežās no 100 līdz 200 mM NaCl (Munns, Tester, 2008; Flowers, Colmer, 2008). Jāatzīmē, ka sekmīgi konkurēt ar citām sugām īstie halofīti spēj tikai paaugstināta sāļuma apstākļos (Ievinsh, 2006).

Tā kā nav vienota uzskata, kādā augsnes sāļuma pakāpē augošie augi uzskatāmi par halofītiem, nepastāv visaptverošs halofītisko augu saraksts (Kremer, Andel, 1995). Aronsona (1989) sastādītajā halofītu sarakstā minētas 1560 sugas no 550 ģintīm un 117 dzimtām. Saraksts sastādīts no literatūras datiem, par pamatu ņemot pieņēmumu, ka suga uzskatāma par halofītisku, ja tā spēj augt augsnē ar kopējo ūdenī šķīstošo sāļu koncentrāciju 5 g l^{-1} ($\approx 3 \text{ dS m}^{-1}$ jeb 85 mM NaCl). Bet, kā norāda Le Houerou (1993), saraksts nav pilnīgs, jo pārsvarā ietver sugas ar lauksaimniecisku nozīmi, tādējādi patiesais halofītisko sugu skaits varētu būt no 5000 līdz 6000, jeb 2% no visām augu sugām, ko apstiprina arī Glens un Brauns (1999). Savukārt Timotijs un Kolmers (2008) norāda, ka halofītisko sugu skaits lēšams ap 1% no visas pasaules floras.

Pirmie pētījumi par sasāļotā vidē augošajiem augiem zinātniskajā literatūrā sastopami, sākot no pagājušā gadsimta vidus. Kopumā šajā laikā aprakstīta paaugstinātas augsnes sāļainības dažādā ietekme uz augu augšanas un attīstības procesiem (Hayward, Wadleigh, 1949; Bernstein, Hayward, 1958). Savukārt, vēlāk parādās publikācijas, kuras pierāda, ka vairākām augu sugām Na ir absolūti nepieciešams barības elements (Brownell 1965). Bez tam, tiek atzīmēta aminoskābes prolīna nozīme osmotiskā līdzsvara nodrošināšanā augos (Stewart, Lee 1974). Plašāki apskati par augu sāls izturību pārsvarā publicēti pirms 20 un vairāk gadiem (Rains, 1972; Flowers *et al.*, 1977; Greenway, Munns, 1980), vai arī salīdzinoši nesen (Hasegawa, 2000; Zhu, 2002). Šis 20 gadu intervāls un pēdējā laika aktivitāte skaidrojama ar molekulārās ģenētikas sniegtajām iespējām, pētot fizioloģiskos un molekulāros mehānismus augos. Šī tēma aktualizējas arī sakarā ar globālajām pārtikas produkcijas problēmām un klimata izmaiņām (Läuchli, 2002).

1.4.1 Paaugstinātas sāļainības ietekme uz augu augšanu un attīstību

Sasāļota augšanas vide ietekmē virkni augu dzīvības norišu, izraisot dažādas to morfoloģiskās izmaiņas, arī adaptācijas, lai palielinātu auga sāls izturību (Poljakoff-Mayber, Gale, 1975). Sāļainās augsnēs mazāk izturīgi augi ir nīkulīgi, ar sliktu vitalitāti, aizkavētu attīstību, pazeminātu sēklu dīgļspēju, augstu jauno augu bojāeju un zemu sēklu ražu (Poljakoff-Mayber, Gale, 1975; Sairam, Tyagi, 2004; Parida, Das, 2005, Munns, Tester, 2008).

Precīza paaugstināta augsnes sāļuma ietekme uz auga dzīvības norisēm ir grūti raksturojama, jo augus ietekmē gan konkrētu jonu koncentrācija (Na^+ , Cl^-) gan kopējā sāļu koncentrācija augsnē. Tāpēc ir problemātiski noteikt, kurš faktors ierobežo augu augšanu. Atsevišķas augu sugas var augt arī vidē, kas ir sāļāka kā to teorētiskā tolerance, ja augsne paaugstinātās koncentrācijas satur Ca, K vai S jonus,

kas ierobežo Na^+ un Cl^- toksisko ietekmi (Pessarakli, 2002). Augsta sāļu koncentrācija vidē augiem var izraisīt osmotisko stresu, kā arī radīt augšanas traucējumus Na un Cl jonu ietekmē (Poljakoff-Mayber, Lerner, 1994; Sairam, Tyagi, 2004).

Paaugstināta augsnes sāļuma izsauktos efektus var iedalīt divās grupās: primārie un sekundārie efekti. Par primārajiem efektiem uzskatāma jonu toksicitāte un disbalanss šūnās, kā arī to izraisītais osmotiskais šoks. Gan Na^+ gan Cl^- joni, līdzīgi citiem joniem, augstās koncentrācijas var inhibēt citoplazmatiskās un organelļu funkcijas (Niu *et al.*, 1995; Zhu *et al.*, 1998; Serrano *et al.*, 1999). Na^+ koncentrācijas, kuras pārsniedz 0.4 M inhibē vairumu enzīmu, jo izjauc elektrostātisko līdzsvaru šūnā, kas nodrošina proteīnu struktūras stabilitāti (Wyn Jones, Pollard, 1983). Augsts sāļu saturs apoplastā izsauc osmotisko šoku, jo samazināts ūdens potenciāls ārpus šūnas izraisa tās turgora samazināšanos vai izžušanu, kas ierobežo šūnas izplešanos (Munns, Termaat, 1986; Hasegawa *et al.*, 2000; Zhu, 2000). Pazemināts apoplasta ūdens potenciāls var izsaukt šūnas dehidratāciju un, tādējādi, tās bojāeju (Botella *et al.*, 2007).

Sekundārie paaugstināta sāļuma izraisītie efekti ietver K jonu uzņemšanas inhibēšanu, membrānu disfunkciju, fotosintēzes un citu bioķīmisko procesu traucējumus, aktīvo skābekļa formu (AOS) veidošanu un programmēto šūnu bojāeju (Serrano *et al.*, 1999; Hasegawa *et al.*, 2000., Rodriguez-Navarro, 2000; Zhu, 2003). Augsta Na jonu koncentrācija augsnē bremzē K^+ uzņemšanu, jo vienvērtīgie Na^+ konkurē ar K uzņemšanas vietās auga saknēs (Niu *et al.*, 1995; Rodriguez-Navarro, 2000). Jāatzīmē, ka Na^+ uzņemšanu inhibē Ca^{2+} , kuri kontrolē K^+/Na^+ selektīvu uzņemšanu šūnā (Läuchli, 1990; Kinrade, 1998; 1999; Liu, Zhu, 1998; Rubio *et al.*, 2004). Jonu un osmotiskā stresa izraisītais oksidatīvais stress rodas, veidojoties superoksīda radikāļu (O_2^-), ūdeņraža peroksīda (H_2O_2) kā arī hidroksilradikāļu (OH^\cdot) formām, kuras rodas aerobos šūnas procesos, ietverot elektronu transportu mitohondrijos un hloroplastos, kā arī fotoelpošanu (Moran *et al.*, 1994; Borsani *et al.*, 2001a; Borsani *et al.*, 2001b; Chinnusamy *et al.*, 2004).

1.4.2. Paaugstinātas augsnes sāļainības ietekme uz elementu pieejamību

Jūras piekrastē augiem nepieciešamo barības elementu uzņemšanu būtiski ietekmē ne tikai to absolūtā koncentrācija augsnē, bet, lielā mērā, arī sasāļotā augšanas vide. Augsnes ar paaugstinātu sāļainību raksturojas ar zemu jonu aktivitāti un ekstremāli augstām Na un Cl jonu koncentrācijām, kuru izraisītais minerālelementu disbalanss var būtiski samazināt augu augšanu (Pessarakli, 1993). Augu augšanu nelabvēlīgi ietekmē jonu $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$, Na^+/K^+ , $\text{Ca}^{2+}/\text{Mg}^{2+}$ un $\text{Cl}^-/\text{NO}_3^-$ attiecība. Augsnēs, kuras ietekmē jūras ūdens, bieži Na un Cl jonu koncentrācija ir vairakkārt augstāka nekā makroelementu saturs.

1.4.3. Sālā vidē augošo augu adaptācijas mehānismi

Pētījumos ar kultūraugu un savvaļas augu sugām pierādīts, ka sugām, kuras labāk adaptējušās

paaugstināta sāļuma apstākļiem, piemīt spēja nodrošināt zemu Na^+ koncentrāciju auga virszemes daļās vai vismaz lapās, paralēli uzturot augstu K^+ saturu audos (Colmer *et al.*, 1995; Dubcovsky *et al.*, 1996; Munns *et al.*, 2000; Flowers, Hajibagheri, 2001; Zhu *et al.*, 2001). Šī likumsakarība ne vienmēr novērojama halofītos augos. Sastopami halofīti, kuri uzkrāj līdz pat 50% Na^+ no sausās masas. Pārsvārā parādība novērota halofītiem divdīgļlapjiem, kuri augstās NaCl koncentrācijas audos izmanto osmozes uzturēšanai (Flowers, Yeo, 1986; Glenn *et al.*, 1999). Daudzi, bet ne visi halofītu divdīgļlapji uzrāda optimālu augšanu pie 50 – 250 mM NaCl (Flowers *et al.*, 1986). Viendīgļlapji parasti uzņem mazāk Na^+ un Cl^- , kā arī uztur augstāku K^+ koncentrāciju audos, osmotisko spiedienu šūnā nodrošinot ar organisko osmolītu sintēzi (Reimann, Breckle, 1993). Viendīgļlapji, ja arī uzrāda stimulētu augšanu paaugstināta sāļuma apstākļos, tad parasti tā ir zema, līdz 50 mM NaCl (Glenn, 1987; Glenn *et al.*, 1999). Divdīgļlapju spēja uzkrāt vairāk Na^+ un Cl^- saistīta ar lielāku vakuolu izmēru, salīdzinot ar viendīgļlapjiem, kā arī to, ka divdīgļlapju citozola metabolismam salīdzinoši mazāk nepieciešami K joni (Flowers, Yeo, 1988; Glenn *et al.*, 1999).

Jonu un osmotiskajam līdzsvaram ir kritiska nozīme sāļu izturībā. Iekššūnas jonu homeostāzi nodrošina, kontrolējot toksisko jonu uzņemšanu, izdalīšanu no šūnas, kā arī to kompartmentāciju vakuolās (Niu *et al.*, 1995; Hasegawa *et al.*, 2000; Zhu, 2003). Ņemot vērā, ka šūnu stiepšanos galvenokārt saista ar vakuolām, tad jonu izolēšana tajās veicina osmotiskā spiediena palielināšanu un, tādējādi, arī izmēru palielināšanos. Savukārt, iekššūnas osmotiskais līdzsvaru panāk, uzkrājot organiskos savienojumus – osmoprotektantus – šūnas citosolā (Hasegawa *et al.*, 2000). Visa auga līmenī ir svarīgi kaitīgos jonus dislocēt tajās augu daļās, kuras nav aktīvi augošas un fotosintezējošas (Bohnert *et al.*, 1995).

Mehānismi, ar kuriem augi mazina kaitīgo jonu (NaCl) ietekmi, variē atkarībā no sugas, bet kopumā var izdalīt sekojošas pielāgojumu grupas:

- 1) nevēlamo jonu uzņemšanas samazināšana;
- 2) jonu izdalīšana no saknēm;
- 3) Na un Cl jonu nokļūšanas ksilēmā ātruma samazināšana, atgriešana atpakaļ saknēs, pirms tie nokļuvuši auga virszemes daļās;
- 4) jonu recirkulācija no virszemes daļām uz floēmu;
- 5) iekššūnas kompartmentācija (vakuolās), kā arī jonu izolēšana veco lapu īpašās šūnās;
- 6) sāls izdalīšana uz lapas virsmas.

Augu adaptācijas mehānismus paaugstināta sāļuma apstākļos var apskatīt vai nu šūnas līmenī, kas ietver iekššūnas kompartmentāciju un bojājumu novēršanu, vai arī visa auga līmenī, ietverot tālā transporta kontroli un Na un Cl jonu dislokāciju augā.

1.4.3.1. Sāļu adaptācijas auga līmenī

Kopumā visa auga līmenī adaptācija mehānismi ir:

- 1) Na⁺ transporta regulācija uz auga virszemes daļām;
 - jonu uzņemšana saknes šūnās;
 - līdzsvars starp jonu uzņemšanu un izdalīšanu no saknēm;
 - jonu iekļūšana ksilēmā;
 - jonu atgriešana no ksilēmas, pirms tie nokļuvuši auga virszemes daļās;
- 2) jonu recirkulācija no virszemes daļām floēmā;
- 3) jonu lokalizācija atsevišķās auga daļās (vecās lapās);
- 4) sekrēcija uz lapu un citu orgānu virsmas;
- 5) transpirācijas kontrole.

1.4.3.1.1. Na⁺ transporta regulācija uz auga virszemes daļām

Daudzi mehānismi, kuri paaugstina auga toleranci pret paaugstinātu sāļumu, ietver zema Na⁺ un Cl⁻ satura nodrošināšanu auga virszemes daļās. Bieži novērota korelācija starp augu augšanu un šo jonu koncentrāciju augu virszemes daļās. Svarīgi ir ne tikai nodrošināt zemu Na jonu koncentrāciju audos, bet arī salīdzinoši augstu K⁺ saturu. Bieži K⁺/Na⁺ attiecība ir svarīgāka nekā tikai zema Na⁺ koncentrācijas nodrošināšana (Gorham *et al.*, 1990; Dubcovsky *et al.*, 1996; Maathuis, Amtmann, 1999; Cuin *et al.*, 2003). Tomēr, šāds mehānisms var nodrošināt tikai salīdzinoši nelielu sāļizturību un ir raksturīgs pārsvarā glikofītiem.

1.4.3.1.2. Na jonu uzņemšana un izdalīšana no saknes šūnām

Na joni augu saknēs sākotnēji iekļūst pasīvā ceļā, izmantojot gan koncentrācijas, gan sprieguma gradientu (Cheeseman, 1982; Tester, Davenport, 2003). Lai arī gan Na, gan Cl joni var būt toksiski augam, pētījumi galvenokārt fokusējas tieši uz augu adaptācijas mehānismiem Na⁺ jonu pārbagātības apstākļos (Blumwald *et al.*, 2000; Hasegawa *et al.*, 2000; Tester, Davenport, 2003; Zhu, 2003). Na un Cl joni augā iekļūst gan pa apoplastu ar transpirācijas plūsmu, gan simplastu. Na jonu iekļūšana šūnā caur plazmas membrānu notiek pasīvi pa katjonu kanāliem, ko nosaka elektroķīmiskais gradients (Munns, Tester, 2008). Sekmīga Na⁺ uzņemšanas kontrole saistīta ar zemu šo jonu caurlaidību K jonus transportējošajās sistēmās – K⁺ kanāli un K⁺/H⁺ simporterī (Blumwald *et al.*, 2000; Schachtman, 2000). Nozīme ir arī Na jonu izdalīšanai no šūnas, ko nodrošina enerģiju patērējoši Na⁺/H⁺ antiporterī, kuru darbība atkarīga no H⁺ sūkņiem (Nin *et al.*, 1995; Vitart *et al.*, 2001). Pētījumi apstiprina, ka halofītu saknēs Na jonu uzņemšana notiek zemākā līmenī (labāk kontrolēta) salīdzinot ar glikofītiem. Piemēram, nātrija uzņemšanas mērījumos halofītiska divdīgļlapja *Spergularia marina* saknēs konstatēts, ka saknes, atrodoties 100 mM NaCl šķīdumā, uzņēma 0.24 μmol g⁻¹ sakņu zaļās masas min⁻¹, salīdzinot ar 1,5 μmol g⁻¹ sakņu zaļās masas min⁻¹ kviešiem (Cheesman *et al.* 1985). Arī pētījumā ar *Triglochin maritimum* konstatēta zema NaCl uzņemšanas aktivitāte, tiem augot 100 mM NaCl šķīdumā – 0.065 - 0.21 1.5 μmol g⁻¹ sakņu zaļās masas min⁻¹ (Jefferies, 1973). Savukārt, halofītiskus augus audzējot zemā

NaCl koncentrācijas klātbūtnē, novērojams pretējs efekts – halofīti Na un Cl jonus uzņem aktīvāk, salīdzinot ar glikofītiem (Tester, Davenport, 2003).

Kopējā Na⁺ balance veidojas atkarībā no uzņemšanas/izdalīšanas attiecības. Na⁺ izdalīšana no saknēm uzskatāma par svarīgu Na jonu satura samazinošu mehānismu citozolā (Schubert, Läuchli, 1990).

1.4.3.1.3. Recirkulācija floēmā

Na jonu recirkulācija atpakaļ uz saknēm caur floēmas vadaudiem ir nozīmīgs process Na koncentrācijas lapās samazināšanai, kurš pierādīts virknē pētījumu ar dažādām augu sugām (Munns *et al.*, 1988; Winter, 1982; Blom-Zandstra *et al.*, 1998; Lohaus *et al.*, 2000).

Pētījumi parāda, ka recirkulācijas apjoms tieši saistīts ar augu izturību pret sāļumu (Tester, Davenport, 2003). Novērots, ka sālsizturīgam savvaļas tomātam (*Lycopersicon pennellii*) ir intensīvāka Na jonu recirkulācija floēmā, salīdzinot ar kultivēto tomātu (Perez-Alfocera *et al.*, 2000). Augstākas intensitātes Na⁺ atgriešana no stublāja saknēs konstatēta sāls izturīgajam augam *Phragmites communis*, salīdzinot ar rīsiem (Matsushita, Matohs, 1991). Na recirkulācijas mehānisms nav līdz galam noskaidrots, bet pētījumi šajā jomā turpinās. Tā piemēram, pētījumā ar saldo papriku, audzējot to atdalīto sakņu sistēmā, Na joni netika recirkulēti atpakaļ no auga virszemes daļām, to novēroja tikai tad, kad Na jonus izslēdza no šķīduma, kurā atradās saknes (Blom-Zandstra *et al.*, 1998).

1.4.3.1.4. Na jonu kompartmentācija auga virszemes daļās

Jauno orgānu un lapu aizsardzību uzskata par kritiski svarīgu sāls izturības veicināšanai augos (Jeschke, 1984). Visticamāk, ka tas saistīts ar salīdzinoši nelielu vakuolu daudzumu jaunajās lapās, kā arī ar paaugstinātas sāls koncentrācijas negatīvo ietekmi uz aktīvās augšanas procesiem, it īpaši, uz preteīnu sintēzi. Bieži novēro salīdzinoši zemu Na⁺ saturu jaunajās lapās, kas skaidrojams ar zemu transpirācijas intensitāti un, sekojoši, zemu transpirācijas plūsmu, kā arī neilgo lapas mūžu (Munns, 1993). Tomēr, tas neizslēdz iespēju, ka Na joni tiek izslēgti no ksilēmas, kas apgādā šos orgānus, atpakaļ floēmas vadaudos un nogādāti auga vecākās lapās (Wolf *et al.*, 1991; Tester, Davenport, 2003). Šāda recirkulācija novērota arī virknei citu savienojumu (Pate *et al.*, 1979). Pielietojot autoradiogrammu, aprakstīta Na jonu kustību pupiņas augā, kas parāda, ka Na⁺, atšķirībā no ³²P, jaunajos auga orgānos nenonāk, liecinot par selektīvu Na jonu izslēgšanu no transpirācijas plūsmas (Marshner, 1995). Novērota arī korelācija starp Na⁺ uzkrāšanos epidermālajās lapas šūnās un neselektīvo katjonu kanālu aktivitāti šo šūnu plazmas membrānā (Karley *et al.*, 2000).

1.4.3.1.5. Sāls sekrēcija uz lapu virsmas

Atsevišķām halofītu sugām lapās ir īpaši, parasti vienas vai divu šūnu morfoloģiski veidojumi „sāls matiņi”, caur kuriem augs spēj izdalīt minerālos sāļus uz lapu virsmas, kur tie tiek nodalīti no dzīvajām

šūnām ar vaska kutikulas palīdzību. Izdalītā sāls tādējādi nekaitē augam un pēc kristalizācijas nobirst vai arī tiek aizkalota ar lietūsūdeni. Caur sāls matiņiem augi spēj izdalīt ne tikai Na un Cl jonus, bet arī K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , SO_4^{2-} , NO_3^- , PO_4^{3-} un HCO_3^- (Fahn 1988). Sāli sūknē atdalītā apoplasta sektorā kā rezultātā šajā apoplasta daļā rodas negatīvāks ūdens potenciāls, tādējādi sāls kopā ar ūdens plūsmu pa osmotisko gradientu nonāk uz auga lapas virsmas (Tester, Davenport, 2003; Flowers *et al.*, 2010). Literatūrā atzīmēta Ca jonu stimulējoša ietekme uz sāls sekrēcijas aktivitāti (Ding *et al.*, 2010). Efektīvi sāls izdalītāji, piemēram, *Spartina anglica*, spēj sekretēt pat līdz 60% no absorbētā Na^+ uz lapas virsmas, turpretī, halofīts *Artemisia maritima* – tikai 4% (Rozema *et al.*, 1981).

Pētījumi, kuros salīdzinātas vairākas Chloridoideae dzimtas augu sugas parāda, ka sāls sekrēcijas intensitāte tieši korelē ar sāls izturības pakāpi konkrētajai sugai (Marcum, 1999). Šķiet loģiski, ka sāls koncentrācijas pieaugums vidē palielina *Glaux maritima* Na un Cl jonu sekrēcijas intensitāti uz lapu virsmas (Rozema, Riphagen, 1977). Taču, zināmi arī paradoksāli novērojumi, ka sāļo mitrāju halofītiskajam augam *Artiplex triangularis*, paaugstinoties vides sāļumam, sāls izdalītājmatīņu blīvums uz lapas virsmas samazinās (Karimi, Ungar, 1989), turpretī, ģinti *Zoysia* sāls matiņu blīvums nemainās, paaugstinoties sāļainībai (Marcum *et al.*, 1998).

Tomēr, jāpiebilst, ka tā kā šāds mehānisms atrodams salīdzinoši nedaudzām halofītu sugām, kuras ir evolucionāri attālas, rodas secinājums, ka sāls matiņu struktūru ir relatīvi viegli radīt. Bet nelielā sugu skaita dēļ, kuras izmanto sāls izdalīšanu caur sāls matiņiem, jāsecina, ka to struktūras radīšana un darbināšana ir nevis sarežģīta, bet „dārga”, un tas ir augiem neizdevīgs process (Hill, Hill, 1976). Sastopami vēl vairāki sāls toleranci stimulējoši adaptācijas mehānismi, piemēram, sāls sekrēcija gutācijas procesā kā arī augu sukulence.

1.4.3.1.6. Transpirācijas kontrole

Viens no faktoriem, kas samazina augu izturību pret paaugstinātu sāļumu, ir nespēja aizvērt lapu atvārsnītes un tādējādi kontrolēt transpirācijas procesu. Zināms, ka atvārsnīšu kustības nodrošina turgora spiediena izmaiņas slēdzējšūnās, kas tiek nodrošināts, pārvietojot K^+ caur plazmatisko membrānu un tonoplastu šūnas vakuolā. Savukārt, augsta Na^+ koncentrācija šūnās izjauc normālu turgora spiediena kontroli (Robinson *et al.*, 1997; Tester, Davenport, 2003).

Pētījumā ar halofītisko *Aster tripolium* un radniecīgo glikofītu *Aster amellus* novērots, ka *A. tripolium* paaugstināto izturību pret sāļumu var saistīt ar efektīvāku spēju kontrolēt atvārsnīšu darbību arī, ja ir augstas Na jonu koncentrācijas apoplastā (Robinson *et al.*, 1997). Izrādās, ka *A. tripolium* spēja aizvērt atvārsnīšu slēdzējšūnas saistīta ar zemas jutības K^+ jonu kanālu inhibēšanu apstākļos, kad Na jonu koncentrācija citoplazmā palielinās (Very *et al.*, 1998). Tomēr kopumā gan halofīti, gan glikofīti uzrāda pazeminātu spēju kontrolēt atvārsnīšu darbību augstas NaCl koncentrācijas apstākļos (Ball, 1988; Robinson *et al.*, 1997; James *et al.*, 2002).

Jonu un osmotiskajam līdzsvaram ir kritiska nozīme sāļuma izturībā. Iekššūnas jonu homeostāze

tiek nodrošināta, kontrolējot toksisko jonu uzņemšanu, izdalīšanu no šūnas, kā arī to kompartmentāciju vakuolās (Niu *et al.*, 1995; Hasegawa *et al.*, 2000; Zhu, 2003). Ņemot vērā, ka šūnu izmēru palielināšanās galvenokārt tiek saistīta ar vakuolām, tad jonu izolēšana tajās sekmē to osmotiskā spiediena palielināšanu un, tādējādi, arī palielināšanos. Savukārt, iekššūnas osmotisko līdzsvaru panāk, uzkrājot organiskos savienojumus – osmoprotektantus šūnas citozolā (Hasegawa *et al.*, 2000). Visa auga līmenī ir svarīgi kaitīgos jonus dislocēt tajās augu daļās, kuras nav aktīvi augošas un fotosintezējošas (Bohnert *et al.*, 1995).

1.4.3.2. Iekššūnas adaptācijas mehānismi

Lai nodrošinātu zemu Na un Cl jonu koncentrāciju šūnas citozolā, jonus izolē vakuolās. Savukārt, lai nodrošinātu osmotisko līdzsvaru starp vakuolu un citoplazmu, nepieciešams uzkrāt citozolā bioķīmiski inertus savienojumus – osmoprotektantus. Iekššūnas kompartmentācija saistīta arī ar augu sukulenci, kad veidojas lielāka izmēra vakuolas (Tester, Davenport, 2003).

1.4.3.2.1. Na⁺ izolēšana vakuolās

Iekššūnas kompartmentācijas ietvaros, Na joniem nonākot lapu šūnās, tas tiek sūknēts vakuolās, pirms to koncentrācija citoplazmā kļūst toksiska augam. Na joni vakuolā tiek sūknēti, izmantojot Na⁺/H⁺ antiporteru, protonu gradientu uzturot ar ATF-āzes un pirofosfatāzes protonu sūkņu starpniecību (Blumwald *et al.*, 2000). Pētījumi pierāda, ka Na⁺ pievienošana augšanas vidē veicina Na⁺/H⁺ antiporta aktivitāti dažādu augu saknēs, piemēram, miežiem (Gabarino, Du Pont, 1989) un tomātiem (Ballesteros *et al.*, 1997). Pie tam, antiporta indukcija aktīvāk notiek sāls izturīgiem augiem, piemēram, tā ir intensīvāka *Plantago maritima*, salīdzinot ar *Plantago media* (Staal *et al.*, 1991).

Sāļainībai paaugstinoties, aktivējas arī tonoplasta H⁺ sūkņu darbība, pie kam, tas raksturīgi gan halofītiem, gan glikofītiem (Hasegawa *et al.*, 2000; Maeshima, 2000). Iekššūnas kompartmentācijas nozīmi apliecina eksperimenti ar virkni augu sugu, kuriem, palielinot vakuolāro transportieru ekspresiju, novērota sālsizturības palielināšanās – *Arabidopsis* (Apse *et al.*, 1999), tomāti (Zhang *et al.*, 2001), *Brassica* (Zhang *et al.*, 2001). Paraleli Na jonu sūknēšanai vakuolās, notiek to pasīva izdalīšanās atpakaļ citoplazmā, visticamāk, caur jonu kanāliem (Tester, Davenport, 2003). Izdalīšanās notiek caur neselektīvajiem katjonu kanāliem, kuri tonoplastā sastopami lielā skaitā jebkuram augam (Demidchik *et al.*, 2002). Lai arī darbības mehānisms nav pilnīgi skaidrs, jāsecina, ka pastāv īpaši mehānismi, kuri regulē šo kanālu aktivitāti (Tester, Davenport, 2003). Pieņēmumu apstiprina novērotās atšķirības vakuolu kanālu īpašībās eksperimentos ar sāls izturīgo *Plantago maritima* un sāls jutīgo *Plantago media* (Maathuis, Prins, 1990).

1.4.3.2.2. Izturība pret augstu Na⁺ koncentrāciju citozolā

Uzskata, ka kopumā citoplazmas bioķīmiskās reakcijas augos netiek būtiski inhibētas, ja Na⁺

koncentrācija citoplazmā nepārsniedz 100 līdz 150 mM (Shomer-Ilan *et al.*, 1991; Flowers, Colmer, 2008). Iespējams, ka sālsizturīgi augi spēj paaugstināt enzīmu toleranci pret paaugstinātu vides sāļumu (Flowers, Dalmond, 1992) līdzīgi halofītiskajām baktērijām, kuras pārveido vairāku enzīmu virsmu, to padarot skābāku, tādējādi palielinot izturību pret augstām Na⁺ koncentrācijām. Bet jāatzīmē, ka šo enzīmu aktivitāte reizē arī ir atkarīga no paaugstinātām Na⁺ koncentrācijām (Dym *et al.*, 1995). Šādi augi zema sāļuma apstākļos uzrāda zemāku metabolisko efektivitāti (Tester, Davenport, 2003).

1.4.3.2.3. Osmoprotektantu sintēze un uzkrāšana

Ja Na un Cl joni tiek izolēti šūnu vakuolās, tad, lai uzturētu osmotisko līdzsvaru starp šūnas citozolu un vakuolu, nepieciešams citoplazmā un organellās uzkrāt organiskos savienojumus, kas ir inerti un netraucē šūnas metabolismam (Flowers *et al.*, 1977; Wyn Jones *et al.*, 1977; Tester, Davenport, 2003). Šādu savienojumu funkcijas visbiežāk pilda saharoze, prolīns, glicīna betaīns, mannitols vai citas molekulas (Flowers *et al.*, 1977; Hasegawa *et al.*, 2000; Munns, 2005).

Halofītos prolīna un glicīna betaīna koncentrācija parasti ir ievērojami augstāka (>40 mM) nekā glikofītos (≈10 mM) (Flowers *et al.*, 1977). Arī zemākās koncentrācijas šie savienojumi piedalās proteīnu trešējās struktūras stabilizēšanā, kā arī aktīvo skābekļa formu neitalizēšanā (Huang *et al.*, 2000; Rhodes *et al.*, 2002; Tester, Davenport, 2003).

Pastiprināta prolīna uzkrāšanās novērojama arī sausuma un temperatūras stresa apstākļos (Hare 1998; Rhodes *et al.*, 2002). Pie tam, literatūrā atzīmēts, ka grūtības sagādā nošķirt osmoprotektantu sintēzes un uzkrāšanās pozitīvo ietekmi paaugstināta sāļuma un sausuma apstākļos (Murthy, Tester, 1996). Jāatzīmē, ka osmotiskā līdzsvara uzturēšana augā, uzkrājot organiskos savienojumus citozolā, prasa daudz vairāk enerģijas, nekā uzņemot Na un Cl jonus līdzsvara nodrošināšanai (Raven, 1985). Lai uzņemtu vienu Na jonu, nepieciešamas 3.5 molekulas ATF, bet, lai sintezētu vienu molekulu mannitola – 34, prolīnu – 41, glicīna betaīna – 50 un saharozi – 52 ATF (Raven, 1985; Munns, Tester, 2008). Organisko osmoprotektantu sintēze ir „dārga”, bet tā ļauj augiem izdzīvot paaugstināta sāļuma apstākļos (Munns, Tester, 2008).

1.4.3.2.4. Kalcija nozīme sāls izturības veicināšanā

Kalcijs ir kritiski svarīgs barības elements, tas nodrošina augu stumbru mehānisko izturību, regulē minerālelementu uzņemšanu caur plazmas membrānu, kā arī tam ir liela nozīme šūnas stiepšanās un dalīšanās procesos, membrānu struktūras un caurlaidības nodrošināšanā un slāpekļa metabolismā (Bor *et al.*, 2003; Gobinathan, 2009).

Lai arī Ca²⁺ nozīme, it īpaši, konkrētie mehānismi, kas veicina sāls izturību, augiem nav pilnībā izpētīta, tomēr daudzi pētījumi apliecina Ca labvēlīgo ietekmi sāļuma izraisīto efektu mazināšanā (Zhong, Läuchli, 1994; Agboola *et al.*, 1998; Cramer, 2002; Ebert *et al.*, 2002; Munns, 2002). Virknē pētījumu novērota augšanas uzlabošanās pēc Ca pievienošanas augšanas vidē ar paaugstinātu NaCl

saturu gan halofitiskiem – *Urochondra setulosa* (Shaikh *et al.*, 2006; Gul, Khan, 2007), *Kalidium caspicum* (Tobe *et al.*, 2002), *Sorghum bicolor* (Colmer *et al.*, 1996), *Arthrocnemum indicum*, *Arthrocnemum macrostachyum*, *Desmostachya bipinnata*, *Halopyrum mucronatum* (Gul, Khan, 2007), gan nehalofitiskiem augiem – *Gossypium hirsutum* (Cramer *et al.*, 1986; Kurth *et al.*, 1986), *Hordeum vulgare* (Bliss *et al.*, 1986; Suhayda *et al.*, 1992), *Triticum aestivum* (Kinraide, 1999).

Ca iespējamais darbības mehānisms, visticamāk, saistīts ar Ca^{2+} inhibējošo ietekmi uz zemas jutības katjonu kanālu darbību, pa kuriem šūnā iekļūst arī Na^+ , tādējādi veicinot selektīvu K^+/Na^+ uzņemšanu, jo augs, lai uzņemtu nepieciešamos K jonus, tos uzņem aktīvā ceļā caur K^+/H^+ simporteriem (Schroeder *et al.*, 1994; Tester, Davenport, 2003; Gobinathan, 2009). Līdzīga parādība novērota, palielinot vidē Mg^{2+} koncentrāciju (Davenport, Tester, 2000). Paaugstinoties NaCl koncentrācijai vidē, novērojama strauja Ca^{2+} uzkrāšanās citozolā, tādējādi, Ca darbojas kā stresa signāls, kas inducē Na^+ un K^+ transporta proteīnu gēnu ekspresiju (Lynch *et al.*, 1989; Knight *et al.*, 1997; Tester, Davenport, 2003; Tuteja, 2007; Zhu *et al.*, 2007). Virkne pētījumu parāda, ka, palielinot Ca jonu koncentrāciju vidē, samazinās Na^+ uzņemšana auga šūnās, bet tas raksturīgs galvenokārt glikofītiem (Schachtman *et al.*, 1997; Cramer, 2002; Tester, Davenport, 2003).

1.5. Augu adaptācijas augsnes minerālā sastāva īpatnībām

Augu minerālā barošanās ir viena no nozīmīgākajām nozarēm augu ekoloģijā. Veikta virkne eksperimentu, kuros pētītas dažādas augu adaptācijas suboptimālām minerālelementu koncentrācijām to augšanas vidē (Grime, 1979; Chapin, 1980; Rozema *et al.*, 1985; Grime *et al.*, 1997). Tomēr, veiktie pētījumi koncentrējas galvenokārt uz makroelementiem (N, P, K) un valda uzskats, ka dabiskos apstākļos augu augšanu un attīstību visvairāk ierobežo N un P nodrošinājums augsnē (Vitousek, Howarth, 1991; Koerselman, Meuleman, 1996). Tomēr, zināms, ka optimālai augu augšanai un attīstībai nepieciešami visi minerālelementi.

1.5.1. Morfoloģiskā pielāgošanās

Augi, kuri adaptējušies augšanai ar minerālelementiem vāji nodrošinātā augsnē, parasti uzrāda zemāku elementu uzņemšanas kapacitāti, salīdzinot ar bagātā vidē augošām sugām (Raab *et al.*, 1998; Aerts, Chapin, 2008). Līdz ar to, apstākļos, kad minerālelementu nodrošinājums ir augsts, šīs augu sugas tos absorbē zemākās koncentrācijas, bet apstākļos, kad elementu nodrošinājums ir zems, vāji nodrošinātā vidē augošie augi minerālelementus uzņem līdzīgās vai pat augstākās koncentrācijas. Tas skaidrojams ar faktu, ka nabadzīgā vidē augošajiem augiem minerālelementu difūzija uz sakņu virsmas ierobežo to absorbciju, bet pat zema absorbcijas spēja ir pietiekama, lai absorbētu sakni sasniegušos minerālelementus (Chapin, 1988). Tādējādi, lai augi uzņemtu pieejamos minerālelementus, ir nepieciešama zemāka transporta proteīnu koncentrācija saknes šūnās (Aert, Chapin, 2008). Var secināt, ka šiem augiem minerālelementu uzņemšana ir efektīvāka tieši zema minerālelementu

nodrošinājuma apstākļos. Pie kam, ar minerālelementiem labi nodrošinātas vides augiem parasti ir novērojama augstāka elementu izdalīšanas pakāpe no saknēm. Iespējams, ka elementu izdalīšanas kontrole ir pat svarīgāka par to uzņemšanas efektivitāti (Kronzucker, 1997).

Neauglīgā vidē augoši augi vairāk veicina elementu uzņemšanu ar augstu saknes/virszemes daļas attiecību un mikorizālu simbiozi nekā ar augstu sakņu uzņemšanas kapacitāti (Grime, 1979; Chapin, 1980; Tilman, Wedin, 1991). Šī parādība izteiktāk novērojama viengadīgām augu sugām (Pooter, Remkes, 1990; Garnier, 1992). Pie tam, minerālelementu uzņemšanas efektivitāte vairāk korelē ar sakņu garumu nekā sakņu masu (Fitter, 1991). Kā norāda Čapins (1980) tieši neauglīgā augsnē vairāk izplatītā mikoriza ir viens no iemesliem paaugstinātajam sakņu garumam un to dzīves ilgumam.

1.5.2. Minerālelementu reciklēšana

Minerālelementu imports un eksports dažādos auga orgānos pastāv visā auga dzīves laikā. Kā likums, novērojams, ka auga orgāniem novecojot vai arī augam ciešot no kāda elementa deficīta, pastiprinās otrreizēja elementu remobilizācija un eksports no auga vecākajām daļām (Waters, Grusak, 2007). Minerālelementu remobilizācija ir balstīta uz virkni fizioloģisku un bioķīmisku procesu:

- 1) vakuolās uzglabāto savienojumu izmantošana (K, P, Mg, amino-N u.c.);
- 2) rezerves proteīnu noārdīšana;
- 3) šūnu struktūru noārdīšana – hloroplasti (Mg), enzīmu proteīni (mikroelementi) u.c. vielas.

Var izdalīt vairākās auga ontogēnēzes stadijas, kad minerālelementu remobilizācija ir īpaši svarīga, un tās ir sēklu dīgšana, reprodiktīvo orgānu attīstība, strauju veģetatīvo auga daļu augšanas izraisīts minerālelementu deficīts augā, daudzgadīgiem augiem – laiks pirms lapu nomešanas.

1.5.2.1. Sēklu dīgšana

Sēklu dīgšanas laikā, dīgstiem attīstoties, minerālelementi remobilizējas no sēklas audiem un pārvietoti vadaudos uz attīstībā esošiem orgāniem, saknēm un stumbru (Colangelo, Guerinet, 2006; Kramer, *et al.*, 2007). Zināms, ka dīgsti spēj vismaz vairākas dienas iztikt bez ārējas minerālelementu piegādes. Vairāki minerālelementi (K, Mg, Ca, P) sēklās parasti atrodas fitāta formā savienojumos ar fitīnskābi, tādējādi, šo elementu remobilizācija korelē ar fitāzes aktivitāti (Ockenden, Lott, 1988).

1.5.2.2. Reprodiktīvo orgānu attīstība

Īpaši nozīmīga minerālelementu remobilizācija ir reprodiktīvās attīstības laikā, kad veidojas auga sēklas, augļi un uzglabāšanas orgāni. Šajā auga attīstības stadijā sakņu aktivitāte un elementu uzņemšana parasti ievērojami samazinās, galvenokārt samazinoties sakņu apgādei ar ogļhidrātiem. Tā rezultātā, veģetatīvajās auga daļās minerālelementu koncentrācija krasi samazinās (Uauy *et al.*, 2006; Waters, Grusak, 2007).

Remobilizācijas apjoms atkarīgs no vairākiem faktoriem, ieskaitot (a) sēklu specifisko vajadzību pēc

konkrēta minerālelementa; (b) minerālelementa koncentrāciju auga veģetatīvajās daļās; (c) attiecību starp veģetatīvās daļas masu un sēklu/augļu masu; (d) minerālelementa uzņemšanas intensitāti caur saknēm reproduktīvās augšanas laikā. Tā piemēram, graudzāļu sēklas kopumā raksturīgas ar augstu N un P, bet zemu K, Mg un Ca koncentrāciju, turpretī augļi un uzglabāšanas orgāni (bumbuļi, gumi) satur daudz K, bet salīdzinoši maz N un P (Ragae *et al.*, 2006; Luis *et al.*, 2011).

Jāatzīmē, ka remobilizācija no auga veģetatīvajām daļām uz reproduktīvajiem orgāniem ir saistīta ar augstu jonu selektivitātes pakāpi. Pētījumā ar miežiem, kuri audzēti sāļainā vidē, konstatēts, ka, lai arī augu lapās K un Na koncentrācija ir attiecīgi 0.22 un 2.27 $\mu\text{mol g}^{-1}$, tomēr graudos K koncentrācija ir 0.13, bet Na – 0.04 $\mu\text{mol g}^{-1}$ (Greenway, 1962). Reproduktīvās augšanas laikā notiek arī intensīva mikroelementu un Ca remobilizācija. Tā, piemēram, lupīnā (*Lupinus albus*) līdz pat 50% mikroelementu un 18% Ca tiek remobilizēti auga augļos (Hocking, Pate, 1978).

1.5.2.3. Veģetatīvās augšanas stadija

Veģetatīvās augšanas laikā minerālelementu apgāde caur saknēm bieži ir nepietiekama, līdzīgi kā tas ir zema elementu nodrošinājuma augsnē un arī sausuma izraisīta deficīta apstākļos. Minerālelementu remobilizācija šādos apstākļos no vecākām auga daļām uz augošām ir īpaši svarīga ātri augošām augu sugām, bet mazāk nozīmīga nelabvēlīgos vides apstākļos augošiem savvaļas augiem (Chapin, 1983). Jāpiezīmē, ka remobilizācijas apjoms un intensitāte atšķiras atkarībā no konkrētā minerālelementa. Kopumā pieņemts uzskatīt, ka intensīvāk atkārtotai izmantošanai pakļauti N, P, K un Mg; savukārt, Ca un S, kā arī mikroelementi remobilizācijai pakļauti mazākā apjomā (Marschner, 1995). Šī likumsakarība ir pamatā vizuālajai minerālelementu deficīta noteikšanas metodei. Remobilizējamo elementu deficīta pazīmes vispirms parādās uz vecākām lapām, savukārt uz jaunajām lapām – to elementu deficīta pazīmes, kuri otrreizējai izmantošanai ir pakļauti mazāk.

Tomēr, vairāki pētījumi apstiprina, ka arī Cu, P, S un Zn tiek pakļauti remobilizācijai augā (Hocking, 1994; Miller *et al.*, 1994; Sunarpi, Anderson, 1997).

1.5.2.4. Lapu nomešana

Minerālelementu remobilizācija no lapām uz koksnes daļām ir tipiska parādība mērenās joslas daudzgadīgo augu sugām, kas tieši saistīta ar lapu atkrāsošanos rudenī. Līdzīgi kā viengadīgos augos, intensīvāk remobilizācijai pakļauti N, K, P un Zn, bet, gluži pretēji, Ca, B, Fe un Mn koncentrācija lapās palielinās līdz lapkritim (Sanchez-Alonso, Lachika, 1987). Augiem, kuri aug sāļainā vai smagajiem metāliem pārbagātā vidē, kaitīgo jonu koncentrācija lapās pirms lapu nomešanas bieži sasniedz toksisku koncentrāciju, ar šāda mehānisma palīdzību augi atbrīvojas no nevēlamajiem joniem.

Kopumā, sugām, kuras sekmīgi aug ar minerālelementiem nabadzīgā vidē, ir ne tikai augstāka uzņemšanas spēja, bet tās parasti uzrāda arī augstāku elementu izmantošanas efektivitāti šūnu līmenī (kompartimentācija, savienojumu veids un stiprība), ieskaitot augstu remobilizācijas spēju no vecākām

uz jaunākām lapām, sēklām un uzglabāšanas orgāniem.

1.5.3. Augsnes heterogenitāte un augu pielāgošanās

Minerālvielu telpiskais sadalījums augsnē ir atkarīgs gan no ģeoloģiskajiem, gan bioloģiskajiem procesiem. Dabiskajos biotopos barības vielu sadalījums ir lokāli mozaīkveida/plankumains (*patchy*), ko izraisa dinamiska mijiedarbība starp mikroklimatu, mikrotopogrāfiju, veģetāciju un augsnes biotu. Lauksaimniecības praksē īstenotā augsnes sajaukšana un monokultūru uzturēšana izjauc šīs mijiedarbības, izraisot augsnes resursu homogenizāciju.

Individuāli lakstaugi veido saknes dažādos attālumos no dzinuma un dažādā augsnes dziļumā. Ņemot vērā augsnes minerālelementu nevienmērīgo sadalījumu, individuāla auga dažādas saknes atradīsies vietās ar potenciāli atšķirīgu konkrētā elementa saturu. Ir pierādīts, ka horizontāli lokalizēti augsnes apgabali ar palielinātu minerālvielu saturu, kas parādās attālumos līdz 20 cm, ir būtisks barības vielu avots dabiskajās augtenēs ar zemu kopējo barības elementu saturu (Farley, Fitter, 1999). Uzskata, ka individuāli augi koncentrē saknes vietās ar augstu minerālvielu saturu (sakņu aktīvā barības meklēšana; Hutchings, de Kroon, 1994).

Savvaļas dzīvnieku ekskrementu lokāla uzkrāšanās palielina sastāvā esošo barības vielu (P, K, Mg) heterogenitāti, savukārt, augu atlieku koncentrēšanās palielina C, N un Ca līmeni (Augustine, 2003).

Augsnes minerālvielu variācijas izpaužas arī vertikālā virzienā, veidojot izteiktas zonas ar dažādu koncentrāciju ar biežumu no dažiem milimetriem līdz vairākiem decimetriem

Saprotams, ka jebkāda augsnes heterogenitāte ietekmē augus tikai tad, ja tā ir tādā mērogā, kas ir nozīmīgs un uztverams augiem. Tomēr, līdz šim ekoloģiskajos pētījumos dabiskajās augtenēs pievērsta uzmanība galvenokārt augu sakņu morfoloģiskajām reakcijām uz minerālvielu telpisko sadalījumu (morfoloģiskais plastiskums). Kā zināms, augu pielāgošanās dažādam nepieciešamo minerālvielu nodrošinājuma līmenim notiek arī fizioloģiskajā un bioķīmiskajā līmenī, un parādās kā izmaiņas elementu uzņemšanā, pārdalē un lokalizācijā auga orgānos un audos. It īpaši tas attiecas uz tiem minerālelementiem, kuri konkrētajā situācijā ir salīdzinoši pārmērīgi augstā koncentrācijā.

Ņemot vērā specifisku adaptāciju klātbūtni/neesamību konkrētām augu sugām, ir skaidrs, ka augsnes heterogenitāte (un tās izmaiņas) ilgtermiņā ietekmē arī sugu sastāvu (Fitter, 1982). Var pieņemt, ka sugas ar augstāku morfoloģisko un fizioloģisko plastiskumu raksturīgas tieši biotopiem ar īpaši izteiktu vides apstākļu heterogenitāti.

2. Materiāls un metodes

2.1. Paraugu ievākšana dabiskajās atradnēs

2.1.1. Paraugu ievākšanas dabā vietas un laiks

Augsnes paraugu ievākšanas vietas 2005. un 2006. gadā izvēlējās piekrastē pie Baltijas jūras un Rīgas liča tā, lai iekļautu visus būtiskākos jūras piekrastes biotopus – pludmali, kāpas, sausas piejūras pļavas, kāpu mežu, mitras piejūras pļavas, sāļos mitrājus. Ģeogrāfiski atradnes bija izvietotas pārsvarā Baltijas jūras piekrastē no Nidas dienvidos līdz Miķeļtornim ziemeļos, kā arī Rīgas liča piekrastē pie Mērsraga, Lielupes grīvā un Ainažos (2.-1. attēls). Bez tam, vairākas atradnes bija izvietotas atsevišķu piejūras ezeru krastā (Liepājas ezers, Būšnieka ezers, Engures ezers, Slokas ezers). Ievāca 49 reprezentatīvos augsnes paraugus no 35 sugu augu augšanas vietām 2005. gadā un 29 reprezentatīvos augsnes paraugus no 16 sugu augšanas vietām 2006. gadā.

Atbilstoši iegūtajiem rezultātiem, 2007. gadā izvēlējās vairākas vietas plašākiem ekofizioloģiskiem

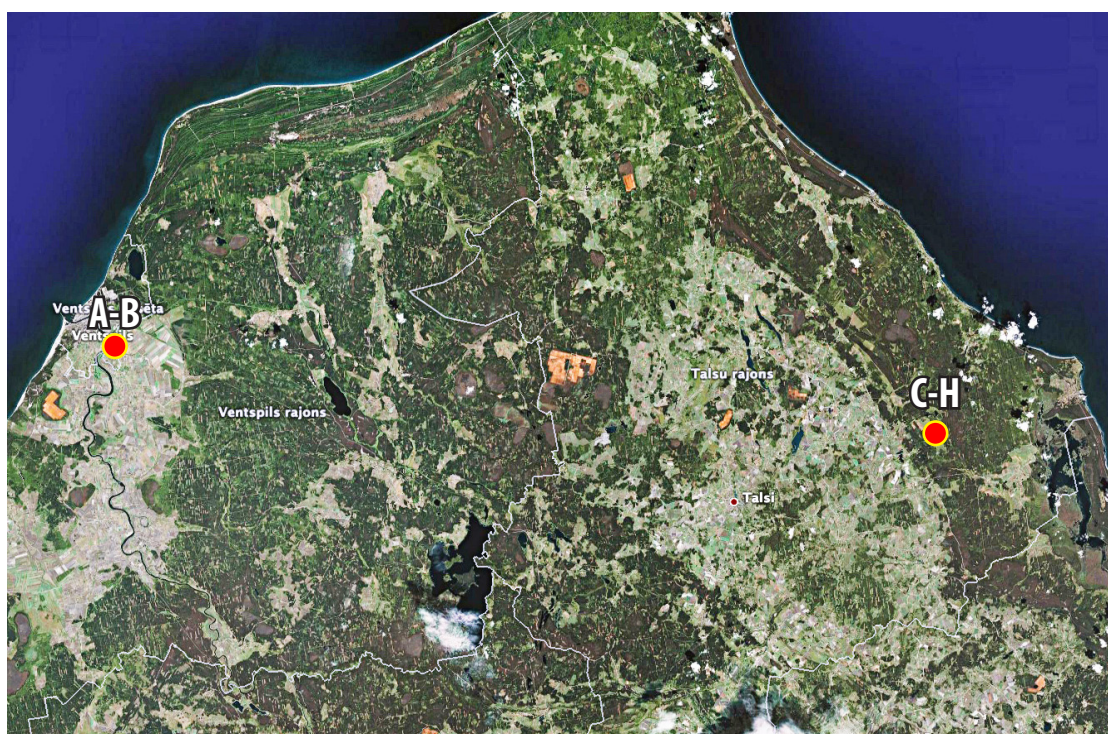


2.-1. attēls. Paraugu ievākšanas vietas Baltijas jūras un Rīgas jūras liča piekrastē 2005. un 2006. gadā (sarkana līkne) un 2007. gadā (zvaigznes).

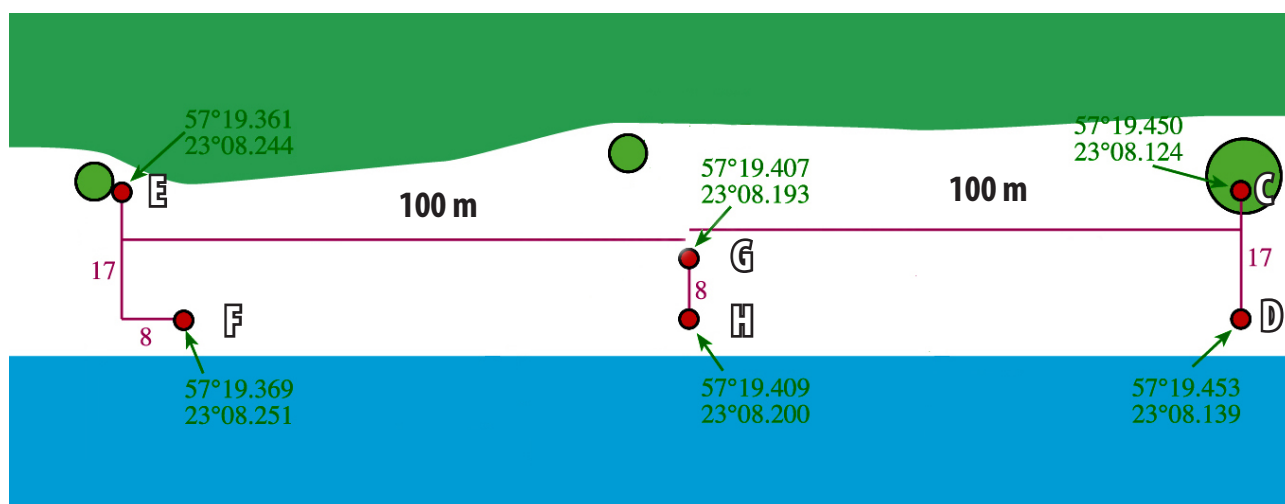
pētījumiem, līdztekus augsnes paraugiem pēc iespējas ievācot arī augu materiālu. No sauso piejūras biotopu augiem izvēlējās Gmelina alisi (*Alyssum gmelinii*) Užavā un jūrmalas zilpodzi (*Eryngium maritimum*) Užavā un Ziemupē. Mitros piejūras biotopus pārstāvēja parastā vairoglape (*Hydrocotyle vulgaris*) Mērsragā un pie Būšnieka ezera, kā arī jūrmalas pienzāle (*Glaux maritima*) Mērsragā. Detalizētus vairāku sājā mitrāja sugu ekofizioloģijas pētījumus veica Liepājas ezera piekrastē, kur analizēja jūrmalas sālsasteri (*Aster tripolium*), jūrmalas pienzāli (*Glaux maritima*), jūrmalas ceļteku (*Plantago maritima*), jūrmalas pagauru (*Spergularia salina*), zemeņāboliņu (*Trifolium fragiferum*), jūrmalas āžloku (*Triglochin maritimum*).

Pētījumu vietu ar *Alyssum gmelinii* izvēlējās Baltijas jūras piekrastē Užavas tuvumā, apmēram 400 m uz ziemeļiem no Užavas upes ietekas jūrā (57°14' N; 21°25' E), kur salīdzinoši nelielā platībā satopami indivīdi baltajās kāpās dažādās apbēršanas stadijās, kā arī smilšu ietekmei nepakļauti augi pelēkajās kāpās. Latvijā *Eryngium maritimum* sastopama divās atradnēs, Ziemupes un Užavas apkārtnē, kas arī tika izvēlētas augsnes minerālelementu sastāva pētījumiem šajā darbā.

Pētījumu parauglaukumus ar klonālo augu *Hydrocotyle vulgaris* iekārtoja divās atradnēs – pie Būšnieka ezera un Rīgas līča piekrastes mitrājā pie Mērsraga (2.-2. attēls). Abi Būšnieka ezera krastā izvietotie parauglaukumi (A un B) bija bez sālsūdens ietekmes un nedaudz atšķīrās tikai ar fotosintētiski aktīvās radiācijas (PAR) intensitāti. Mērsraga tuvumā izvietotie parauglaukumi bija izveidoti tā, ka tos dažādā pakāpē ietekmēja periodiska applūšana ar jūras ūdeni, kas izraisīja augsnes sāļuma izmaiņas veģetācijas sezonas laikā. Jūras ūdens ietekme tikai ziemas-pavasara sezonā bija parauglaukumos C un E, parauglaukos D un H tā bija arī veģetācijas sezonas beigās, bet parauglaukos F un G – arī veģetācijas



2.-2. attēls. Pētījumu vietas ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem. Būšnieku ezera krasts (A-B), Baltijas jūras Rīgas jūras līča piekraste uz dienvidiem no Mērsraga (C-H).



2.-3. attēls. Parauglaukumu izvietojums pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem Mērsraga piekrastē.

sezonas sākumā un vidū. Jūlijā un septembrī pilnībā applūduši bija parauglaukumi D, F un H.

Būtiskas atšķirības starp parauglaukumiem bija arī fotosintētiski aktīvās radiācijas intensitātes ziņā, kuru mērīja ar hlorofila fluorescences mērītājā PAM-2100 iebūvēto PAR sensoru vairākas reizes sezonā un izteica kā procentus no PAR intensitātes saulainā laikā neapēnotā vietā 1.5 m augstumā virs zemes līmeņa (2.-1. tabula). Tā piemēram, parauglaukums C atradās alkšņu pudura iekšpusē un tur augošie augi saņēma tikai 9 % PAR, kamēr parauglaukumā H ar īsu lakstaugu veģētāciju PAR sasniedza 72 %.

Augsnes un augu lapu paraugus ievāca četras vai piecas reizes veģētācijas sezonas laikā no maija līdz spetembrim. Tā kā *Hydrocotyle vulgaris* augu veģētācija dabiskos apstākļos sākas vēlu, lielākajā daļā parauglaukumu augu lapas parādījās tikai jūnijā.

Mērsraga applūstošajās pļavās Rīgas līča krastā (57°20' N; 23°08' E) iekārtoja divus parauglaukumus pētījumam ar *Glaux maritima*, kas atrodas 200 m attālumā viens no otra un kuriem bija raksturīgs dažāds applūšanas režīms. Augsnes paraugus ievāca četras reizes veģētācijas sezonas laikā no jūnija līdz septembrim.

Sāļo mitrāju augu ekofizioloģijas pētījumu vietu izvēlējās Liepājas ezera piekrastē Liepājas

2.-1. tabula. Parauglaukumu vispārējais raksturojums pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera un Mērsraga piekrastē

Parauglaukums	Attālums no jūras (m)	Veģētācijas apēnojums un PAR intensitāte	Applūšana ar jūras ūdeni
A	–	Koki, 19 %	Nav
B	–	Koki, 11 %	Nav
C	18	Koki, 9 %	Tikai ziemas sezonā
D	< 2	Īsi lakstaugi, 59 %	Ievērojama
E	18	Koki, 30 %	Tikai ziemas sezonā
F	< 2	Īsi lakstaugi, 68 %	Ievērojama
G	> 10	Gari lakstaugi, 42 %	Vidēja līdz ievērojama
H	< 2	Īsi lakstaugi, 72 %	Ievērojama



2.-4. attēls. Liepājas pilsētas teritorija ar pētījumu vietām pie Liepājas ezera. Nogrieznis atbilst 100 m.

pilsētas teritorijā gar Eduarda Tisē ielu. Šajā vietā salīdzinoši nelielā teritorijā sastopams ievērojams daudzums reto un aizsargājamo halofītisko augu sugu (2.-4. attēls). Šeit sastopamas jūrmalas sālsastere (*Aster tripolium*), jūrmalas pienzāle (*Glaux maritima*), jūrmalas pagauris (*Spergularia salina*), jūrmalas āžloks (*Triglochin maritimum*), jūrmalas ceļteka (*Plantago maritima*) un zemeņu āboliņš (*Trifolium fragiferum*). Periodiski applūstošās pļavas atrodas jūras ietekmē, jo ostas kanāls Liepājas ezeru savieno ar Baltijas jūru, bet ziemeļrietumu vēji sadzen jūras ūdeni ezerā, tādēļ tas ir iesāļš (8 līdz 10 dS m⁻¹ ziemeļu daļā un 2 līdz 4 dS m⁻¹ centrālajā daļā). Pētījumu vietā ūdens sāļums ezerā ir apmēram 7 dS m⁻¹, bet ūdenī izšķīdušā P daudzums – virs 0.08 mg l⁻¹.

2.1.2. Augsnes un augu paraugu ievākšana un sagatavošana

Augsnes paraugus ievāca augu sakņu zonā, ņemot kopumā piecus individuālos paraugus, kurus sajaucot, izveidoja vienu reprezentatīvo paraugu. Katru paraugvietu raksturoja trīs reprezentatīvie paraugi. Augsnes paraugus atdzesēja 4 °C, lai pārtrauktu tālāko nitrifikāciju, un žāvēja 35 °C temperatūrā līdz gaissausam stāvoklim, pēc tam izsijāja caur 2 mm sietu.

Katram augu paraugam ievāca aptuveni 50 g svaiga augu materiāla, izvēloties raksturīgās lapas un dzinumus un izslēdzot slimību un kaitēkļu skartos audus. Augu materiāla paraugus līdz izžāvēšanai uzglabāja ledusskapī 1 līdz 5 °C temperatūrā ne ilgāk par 24 h. Paraugus nofiksēja 2 līdz 3 min 105 °C, tad izžāvēja 60 °C līdz nemainīgam svaram un samala. Augsnes un augu paraugus noteica 12 augiem

absolūti nepieciešamos barības elementus (makroelementus N, P, K, Ca, Mg, S un mikroelementus Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, B), kā arī divus balasta elementus Na un Cl. Augsnē noteica arī divus augsnes īpašības raksturojošus rādītājus – kopējo ūdenī šķīstošo sāļu koncentrāciju (EC) un augsnes aktīvo reakciju (pH).

2.2. Laboratorijas analīzes

2.2.1. Augsnes izvilkuma pagatavošana

Jebkuru augsnes analīžu veikšanā, kuras saistītas ar augu minerālās barošanās diagnostiku svarīgs uzdevums ir augsnes izvilkēja (ekstraģenta) izvēle. Precīzi noteikt augiem pieejamo barības elementu daudzumu ir sarežģīts uzdevums, jo dažādu, analīzēs izmantojamo, ķīmisko šķīdinātāju īpašības nevar tieši pielīdzināt augu sakņu uzņemšanas spējām mainīgos vides apstākļos. Maz noderīgi ir arī izvilkēji un metodes ar kurām raksturo kopējo elementu saturu augsnē, jo virkne ķīmisko savienojumu, kuros atrodas minerālelementi augsnē, nav augiem tiešā veidā pieejami. Pie tam rezultāti, kuri iegūti, izmantojot dažādus izvilkējus, nav savā starpā salīdzināmi. Latvijā un citviet pasaulē veiktie pētījumi un prakse apliecina, ka viens no universālākajiem šķīdinātājiem, lai noteiktu augu nodrošinājumu ar barības elementiem, ir 1M HCl izvilkums (Osvalde, 1996). Tajā pāriet ne tikai viegli šķīstošie savienojumi un brīvi esošie joni, bet arī veģetācijas perioda laikā potenciāli pieejamais barības elementu daudzums. Šajā izvilkumā var noteikt ne tikai augiem nepieciešamo barības elementu daudzumu, bet arī virkni citus elementus, piemēram, Na (Ринькис и др., 1987). Tādējādi, arī šajā darbā augsnes analizējamais šķīdums iegūts izmantojot tieši 1M HCl.

Augsnes izvilkuma gatavošanai ņēma 50 cm³ izsijātas augsnes, paraugu aplēja ar 250 ml 1M HCl un pēc stundas skalināšanas izfiltrēja caur krokoto filtru, kurš iepriekš bija vairākkārt izskalots ar karstu paskābinātu destilēto ūdeni. Iegūto augsnes izvilkumu izmantoja N, K, Ca, Mg, Fe, Mn, Cu, Zn un B noteikšanai. P, S un Mo noteikšanai traucē izvilkumā pārgājušās organiskās vielas, tāpēc oksidētā izvilkuma iegūšanai šķīdumam pievienoja stiprus oksidētājus (HNO₃, H₂O₂, HClO₄) un to iztvaicēja. Vairākkārtējas karsēšanas un iztvaicēšanas rezultātā stiprie oksidētāji pilnībā nooksidēja izvilkumā esošos organiskos savienojumus. Sāļu šķīdināšanai pievienoja sālsskābi un šķīdumu uzpildīja līdz 50 ml (Ринькис, Ноллендорф, 1982; Ринькис и др., 1987).

2.2.2. Augu materiāla analizējamā šķīduma iegūšana

Analizējamā šķīduma iegūšanai izmantoja sauso pārpelnošanu ar HNO₃ tvaikiem. Tā ir klasiskās sausās pārpelnošanas paņēmiena modifikācija, kurā mineralizācijas beigu posmā parastais oksidētājs – gaisa skābeklis – aizvietots ar spēcīgas iedarbības oksidētāju – HNO₃. Pārpelnošana sastāvēja no sekojošiem posmiem:

- 1) kvarca bļodiņā ievietotu iesvaru karsēja 250 – 300 °C temperatūrā, līdz beidzās dūmgāzu izdalīšanās;

2) parauga daļiņas pilnībā pāroģļoja, īslaicīgi (1 – 5 min) karsējot uz spēcīga elektriskā karsētāja 350 – 400 °C temperatūrā;

3) paraugā esošās ogļu daļiņas pilnībā mineralizēja, tās sakarsētā stāvoklī īslaicīgi (10 – 30 s) pakļaujot slāpekļskābes tvaiku iedarbībai.

Analizējamā šķīduma iegūšanai pēc paraugu mineralizācijas pelnus ietvaicēja ar sālsskābi, sausos sāļus izšķīdināja ar HCl un uzpildīja noteiktā tilpumā. Šajā šķīdumā noteica visus elementus, izņemot slāpekli un sēru. Slāpekļa un sēra noteikšanai augu parauga iesvaru pārpelnoja koncentrētās skābēs (t.s. slapjā pārpelnošana; N noteikšanai – koncentrētā H₂SO₄, S noteikšanai – koncentrētā HNO₃) (Riņķis, 1995).

Noteiktā elementu koncentrācija augu audos izteikta makroelementiem kā masas procenti (%), bet mikroelementiem – mg kg⁻¹.

2.2.3. Biogēno elementu noteikšanas metodes

2.2.3.1. Kolorimetrija

Kolorimetriju izmantoja N, P, Mo un B noteikšanai. Analizējamā elementa koncentrāciju šķīdumā noteica, mērot tā veidota krāsainā savienojuma krāsas intensitāti, izmantojot spektrofotometru *Jenway 6300*.

N saturu šķīdumā noteica ar Neslera reaģentu sārmainā vidē (viļņa garums 400 nm – tumši zilais gaismas filtrs), P – ar molibdātu skābā reducētā vidē (viļņa garums 597 nm, sarkani – oranžs gaismas filtrs), Mo – ar rodanīdu skābā reducētā vidē (viļņa garums 440 nm, zilais gaismas filtrs), B – ar hinalizarīnu sērskābā vidē (viļņa garums 597 nm, sarkani-oranžais gaismas filtrs) (Ринькис и др., 1987).

2.2.3.2. Turbidimetrija

Sēra noteikšanai lietoja vizuāli nefelometrisko jeb turbidimetrijas metodi, kura pamatojas uz nogulšņu veidošanos, sulfāta jonu saturošiem šķīdumiem pievienojot BaCl₂ (Ринькис и др., 1987).

2.2.3.3. Liesmas fotometrija

Kālija noteikšanai izmantoja liesmas fotometriju. Metodes pamatā ir analizējamā šķīduma ievadišana augstas temperatūras liesmā, kur šķīdums vispirms iztvaiko, bet tad pāriet gāzveida stāvoklī, kurā esošo atomu izstarojums tiek attiecīgi izmērīts. Lai no kopējā iegūtā analizējamā šķīduma starojuma izdalītu tikai nosakāmajam elementam atbilstošo daļu, izmantoja monohromatorus (Harris, 1995; Riņķis, 1995). Izmantoja liesmas fotometru *Jenway PFP 7* ar propāna liesmu.

2.2.3.4. Atomu absorbcijas spektrofotometrija

Atomu absorbcijas spektrofotometriju izmantoja kalcija, magnija, dzelzs, mangāna, vara un cinka noteikšanai. Metode pamatojas uz gaismas plūsmas uzsūkšanu – pavājināšanos, tai šķērsojot augstas

temperatūras liesmu ar tajā izsmidzinātu analizējamā parauga šķīdumu. Gaismas plūsmas absorbciju izraisa analizējamā objekta atomi, kuri liesmas ietekmē tiek ierosināti jeb pacelti augstākā enerģētiskajā līmenī. Atbilstošo elementu saturu noteica ar atomu absorbcijas spektrofotometru *Perkin Elmer-403* (acetilēna – gaisa liesmā) (Salvin, 1968; Emteryd, 1989; Lokhande *et al.*, 2010).

2.2.4. Augsnes īpašību noteikšana

Papildus minerālelementu saturam, noteica divas augsnes īpašības – augsnes aktīvo reakciju (pH) un kopējā ūdenī šķīstošo sāļu koncentrāciju elektrovadītspējas (EC) veidā.

Augsnes pH noteica pH-metru *Basic Meter PB-20* 1M KCl izvilkumā, ņemot augsni un šķīdinātāju attiecībā 1 : 2.5.

Augsnes elektrovadītspēju, kas raksturo kopējā ūdenī šķīstošo sāļu koncentrāciju, noteica ar konduktometru *Elwro N 5711* destilēta ūdens augsnes izvilkumā.

2.2.5. Hlora noteikšana

Hlora noteikšanai augsnē un augos izmantoja volumetrisko (titrēšanas) metodi ar AgNO_3 . Titrējamo augsnes izvilkumu ieguva, kā ekstrāģentu izmantojot destilētu ūdeni attiecībā 1:5, savukārt, augu analizējamo šķīdums ieguva, augus pātpelnojojot HNO_3 tvaikos un šķīdinot destilētā ūdenī.

2.2.6. Prolina noteikšana

Prolina koncentrāciju augu lapās un saknēs noteica spektrofotometriski, pielāgojot metodi ar ninhidrīnu (Bates *et al.*, 1973). Aptuveni 100 mg svaiga augu materiāla homogenizēja sulfosalicilskābē. Ekstraktam pievienoja 2 ml skābā ninhidrīna un ledus etiķskābi. Paraugu 1 h karsēja 100 °C. Maisījumu ekstrāģēja toluolā, brīvā toluola saturu noteica spektrofotometriski (528 nm viļņu garums).

2.3. Laboratorijas eksperimenti

2.3.1. Veģetācijas izmēģinājums ar *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre*

Modeļaugus *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* audzēja laboratorijas apstākļos no sēklām, kuras ievāca dabiskajās šo sugu atradnēs, izmantojot substrātu ar dažādu minerālelementu saturu. Izmēģinājuma variantu substrāta minerālelementu saturu izvēlējās, izejot no *Triglochin maritimum* dabiskajās atradnēs konstatētajām vērtībām (2.-2. tabula). Kā kontroli izmantoja lielākajai daļai kultūraugu optimālās minerālelementu koncentrācijas (Osvalde, 2011). Katram variantam iekārtoja piecus bioloģiskos atkārtojumus. Substrātu izgatavošanai izmantoja kvarca smiltis ar 5% augsto purvu kūdras piejaukumu. Augus audzēja 1000 ml (1.5 kg) veģetācijas traukos, katrā traukā stādot trīs augus. Ievēroja optimālu temperatūras režīmu (20 ± 2 °C), kā arī 16 h fotoperiodu, gaismas plūsmas intensitāte ar fluorescentajām lampām bija $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Nepieciešamās minerālelementu koncentrācijas substrātā panāca, pievienojot attiecīgus

2.-2. tabula. Veģetācijas izmēģinājuma ar *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* eksperimentālo variantu minerālais sastāvs (1M HCl izvilkumā, mg l⁻¹)

Variants	N	P	K	Ca	Mg	S	Fe	Mn	Zn	Cu	Mo	B	Na	Cl
Kontrole	130	80	170	1100	200	60	60	3.5	1.5	0.7	0.03	0.3	0	0
Kontrole/dabiskais	100	150	125	5000	1200	150	800	40	10	1.5	0.03	2.5	500	700
Dabiskais	60	250	120	9000	2200	250	1600	80	20	2.5	0.05	4.5	900	1300

minerālsāļus.

Eksperimenta laikā uzturēja substrāta mitrumu 60% līmenī no pilnas mitrumietilpības. Augus laistīja ar destilētu ūdeni reizi divās dienās, optimālu mitrumu nodrošināja, laistīšanas laikā sverot katru podiņu un papildinot līdz nepieciešamajam svaram ar laistāmo ūdeni.

Pēc viena mēneša audzēšanas augus novāca, noteica lapu un sakņu garumu, masu, kā arī minerālelementu un prolīna koncentrāciju audos.

2.3.2. NaCl ietekme uz *Aster tripolium* un *Hydrocotyle vulgaris* minerālo barošanos

Divu piekrastes mitrāju augu sugu *Aster tripolium* un *Hydrocotyle vulgaris* augus audzēja laboratorijas apstākļos. *Aster tripolium* augus pavairoja, izmantojot audu kultūru metodes no apikālajiem dzinumu eksplantiem (Klavina *et al.*, 2006). Ģenētiski identisku augu materiālu ar četrām līdz piecām lapām pārstādīja plastmasas podos (12 × 12 × 15 cm, pildītos ar rūpnieciski ražotu (SIA „Laflora”, KKS-1) neitralizētu (pH 5.5-6.3) kūdras substrātu, bagātinātu ar minerālelementiem (NPK 14-16-18).

Hydrocotyle vulgaris izejas augu materiālu ievāca dabiskās atradnēs 2005. gadā un audzēja laboratorijas apstākļos. Eksperimentam augus pavairoja 2008. gadā. Augus stādīja 30 × 40 cm plastmasas kasetēs rūpnieciski ražotā kūdras substrātā (SIA „Laflora”, KKS-1).

Augus audzēja veģetācijas kamerā, gaismas plūsmas intensitāti nodrošināja 120 μmol m⁻² s⁻¹, ar 16 h fotoperiodu un temperatūru 20 ± 2 °C.

Izveidoja sešus apstrādes variantus, kuros augus laistīja ar dažādas koncentrācijas NaCl šķīdumu, izvēloties tādu laistīšanas intensitāti un biežumu, lai nodrošinātu 60% mitrumu no pilnas mitrumietilpības. Augus laistīja trīs reizes nedēļā ar laistāmo ūdeni vai laistāmo ūdeni ar attiecīgas koncentrācijas NaCl saturu. Sāls saturu variantos palielināja pakāpeniski (25 mM dienā), lai novērstu osmotisko šoku. Beigu NaCl koncentrācijas *H. vulgaris* gadījumā bija 0, 25, 50, 100 mM, bet *A. tripolium* – 0, 25, 50, 100, 200, 400 mM NaCl. Katram apstrādes variantam izveidoja trīs bioloģiskos atkārtojumus. Pēc viena mēneša audzēšanas augus novāca, noteica sakņu un lapu masu, kā arī minerālelementu saturu augu audos.

3. Rezultāti

3.1. Minerālā nodrošinājuma īpatnības kāpu augiem

Lai raksturotu minerālo nodrošinājumu piekrastes kāpu biotopos 2005. - 2007. gada veģetācijas periodā veica 95 kāpu augsnes analīzes, katrā paraugā nosakot 16 augsni raksturojošus parametrus, makroelementus N, P, K, Ca, Mg, S; mikroelementus Fe, Mn, Zn, Cu, Mo, B, Na, Cl; kā arī augsnes īpašības – pH_{KCl} un EC. Paraugus ievāca jūras piekrastē no pludmales zonas, kur sākas veģetācija, līdz pelēkajai kāpai.

Analīžu rezultātā konstatēja, ka gan noteiktās minerālelementu koncentrācijas, gan augsnes īpašības raksturojošie parametri jūras tuvuma ietekmē svārstās ļoti plašās robežās, no 6 līdz pat 730 reizēm, salīdzinot maksimālo ar minimālo konstatēto vērtību. Visšaurākais svārstību diapozons bija novērojams Mo (6.0 reizes) un N (9.8 reizes). Savukārt, visaugstākā koncentrāciju izkliede konstatēta Na un Cl gadījumā, attiecīgi 277 un 730 reizes (3.1.-1. tabula). Arī pārējo barības elementu izkliede pārsniedza 17 reizes un ir uzskatāma par ārkārtīgi augstu.

Augsnē abās Latvijas *Eryngium maritimum* atradnēs bija sārmaina ar zemu organiskās vielas saturu un salīdzinoši zemu sāļumu (3.1.-2. tabula). Lielākajai daļai makroelementu un

3.1.-1. tabula. Minerālelementu nodrošinājums jūras piekrastes pludmales un kāpu biotopos. Apkopoti rezultāti no 95 reprezentatīvajiem augsnes paraugiem

Parametrs	Diapazons	Vidējais	Maks./Min.
N	11 ÷ 108	30.7	9.8
P	43 ÷ 730	174.5	17.0
K	10 ÷ 1600	161.7	160.0
Ca	275 ÷ 26625	5786.6	96.8
Mg	113 ÷ 3500	1163.5	31.0
S	4 ÷ 575	95.0	143.8
Fe	195 ÷ 5000	817.5	25.6
Mn	5.6 ÷ 325.0	56.4	58.0
Zn	1.7 ÷ 75.0	9.4	44,1
Cu	0.1 ÷ 5.5	1.6	55.0
Mo	0.1 ÷ 0.06	0.03	6.0
B	0.1 ÷ 9.6	3.1	96.0
Na	11 ÷ 3050	808.3	277.0
Cl	5 ÷ 3650	636.2	730.0
pH_{KCl}	4.58 ÷ 8.83	6.8	1.9
EC (dS m ⁻¹)	0.14 ÷ 14.2	2.8	101.4

3.1.-2. tabula. Augsnes īpašības un makroelementu un mikroelementu, kā arī Cl un Na koncentrācijas (mg l^{-1}) divās Latvijas *Eryngium maritimum* atradnēs Užavā un Ziemupē. Rezultāti ir vidējie no piecām neatkarīgām analizēm katrā atradnē sezonas laikā \pm SE. *, statistiski būtiskas atšķirības ($P = 0.05$)

Parametrs	Užava	Ziemupe
Augsnes pH_{KCl}	8.52 ± 0.03	8.40 ± 0.07
Augsnes EC (dS m^{-1})	0.26 ± 0.04	0.25 ± 0.06
N	17.0 ± 1.5	18.0 ± 2.0
P	200 ± 32	146 ± 22
K	42 ± 25	53 ± 36
Ca	20948 ± 2126	20013 ± 149
Mg*	1261 ± 70	2195 ± 149
S	13 ± 1	20 ± 8
Fe*	293 ± 19	319 ± 24
Mn	40 ± 7	59 ± 5
Zn	3.7 ± 0.1	3.5 ± 0.3
Cu	0.67 ± 0.08	0.54 ± 0.06
Mo	0.020 ± 0.007	0.026 ± 0.005
B	0.130 ± 0.007	0.240 ± 0.140
Na	32 ± 3	26 ± 2
Cl	18 ± 5	12 ± 6

3.1.-3. tabula. Augsnes īpašības un makroelementu un mikroelementu, kā arī Cl un Na koncentrācijas (mg l^{-1}) *Alyssum gmelinii* biotopos Užavā. Rezultāti ir vidējie no piecām neatkarīgām analizēm katrā biotopā sezonas laikā \pm SE. *, statistiski būtiskas atšķirības ($P = 0.05$)

Parametrs	Baltā kāpa	Pelēkā kāpa
Augsnes pH_{KCl} *	8.6 ± 0.1	7.9 ± 0.1
Augsnes EC (dS m^{-1})	0.24 ± 0.05	0.26 ± 0.03
N	15.8 ± 2.3	17.7 ± 2.8
P	234 ± 58	206 ± 20
K*	16 ± 2	27 ± 5
Ca*	17363 ± 2194	11267 ± 2547
Mg	1097 ± 135	817 ± 134
S	10 ± 1	10 ± 1
Fe	296 ± 27	250 ± 20
Mn	44 ± 3	40 ± 1
Zn	4.4 ± 0.4	5.3 ± 0.2
Cu	0.500 ± 0.005	0.400 ± 0.130
Mo	0.030 ± 0.006	0.020 ± 0.006
B	0.1	0.1
Na	23 ± 3	18 ± 2
Cl	6 ± 1	9 ± 3

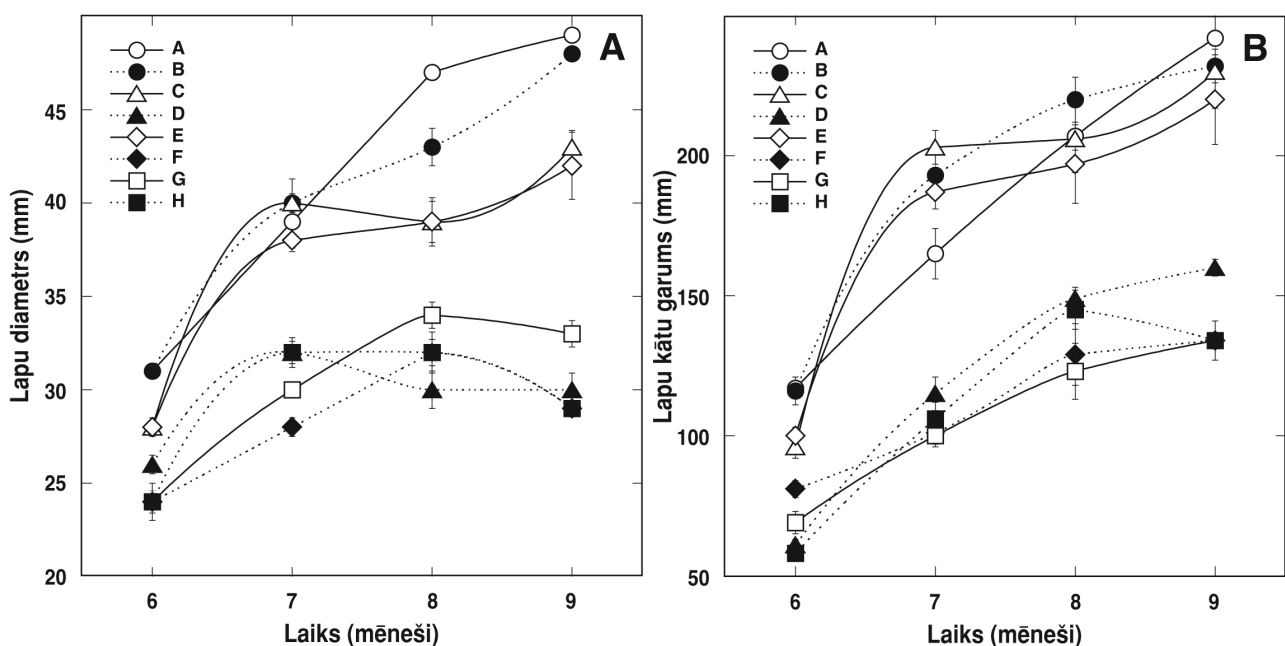
mikroelementu nebija novērojamas būtiskas koncentrācijas atšķirības starp abām atradnēm. Vienīgās statistiski būtiskās minerālvielu koncentrācijas atšķirības bija magnijam un dzelzij, kuri bija augstākā līmenī Ziemupes atradnē.

Augsnes īpašības analizēja arī *Alyssum gmelinii* augiem vienā atradnē atšķirīgos biotopos – baltajā un pelēkajā kāpā. Pelēko kāpu augsnei bija raksturīga statistiski būtiski augstāka K un zemāka Ca koncentrācija, kā arī skābāka augsnes reakcija (3.1.-3. tabula) un lielāks organiskās vielas saturs. Citas novērotās atšķirības nebija būtiskas.

3.2. Jūras ietekme uz *Hydrocotyle vulgaris* minerālo barošanas dabiskos apstākļos

Klonālās sugas *Hydrocotyle vulgaris* minerālās barošanās pētījumos parauglaukumi bija iekārtoti tā, lai varētu konstatēt sezonas laikā mainīga augsnes sāļuma un minerālvielu sastāva ietekmi uz minerālo barošanas saistībā ar augu augšanu. Kontroles parauglaukumi atradās jūras tieši neietekmētā vietā, kas deva iespēju atšķirt mainīgā augsnes sāļuma specifisko ietekmi.

Mikrovides apstākļu komplekss parauglaukumos būtiski ietekmēja *H. vulgaris* indivīdu augšanu, kas izpaudās kā atšķirības gan lapu plātnes diametra (3.2.-1. attēls) un masas izmaiņās, gan lapu kātu garuma (3.2.-2. attēls) un masas izmaiņās veģetācijas sezonas laikā. Raksturīgi, ka lapas kātu augšanas dinamikā skaidri parādījās divas parauglaukumu grupas ar tikai nelielām, lielākajā daļā gadījumu – statistiski nebūtiskām, atšķirībām šo grupu iekšienē. Pirmajā grupā ietilpa kontroles parauglaukumu augi (A, B – Būšnieka ezers; koku apēnojums ar PAR intensitāti attiecīgi 19 un 11%) un augi no Mērsraga parauglaukumiem C un E (arī koku apēnojums, PAR intensitāte – attiecīgi 9 un 30%). Šie novērojumi liecina, ka *H. vulgaris* lapu kātu lineāro augšanu un to biomasas pieaugumu pozitīvi ietekmēja PAR samazināšanās ar kritisko robežu starp 30 un 42%. Šīs pašas divas parauglaukumu grupas parādījās lapu plātnes diametra izmaiņu gadījumā, taču, papildus tam, kontroles parauglaukumu augiem bija raksturīgs vislielākais lapu plātnes diametra pieaugums tieši veģetācijas sezonas otrajā pusē (augustā un septembrī; 3.2.-1. attēls). Sezonas otrajā pusē skaidri parādījās jūras ietekme uz lapas plātnes augšanu parauglaukumos C un E. Attiecībā uz lapu plātnes masas izmaiņām, atšķirības starp iepriekš minētajām parauglaukumu grupām nebija tik izteiktas un parādījās būtiskas atšķirības starp pirmās grupas parauglaukumiem. Lapu plātnes augšanas rezultāti ļauj domāt, ka lapu plātnes parametri, it



3.2.-1. attēls. Lapu plātnes diametra (A) un lapu kātu garuma (B) sezonālās izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* augiem parauglaukumos pie Būšnieka ezera (A, B) un pie Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H). Rezultāti ir vidējie \pm SE no 30 netakarīgiem mērījumiem katram parauglaukumam katrā laika punktā.

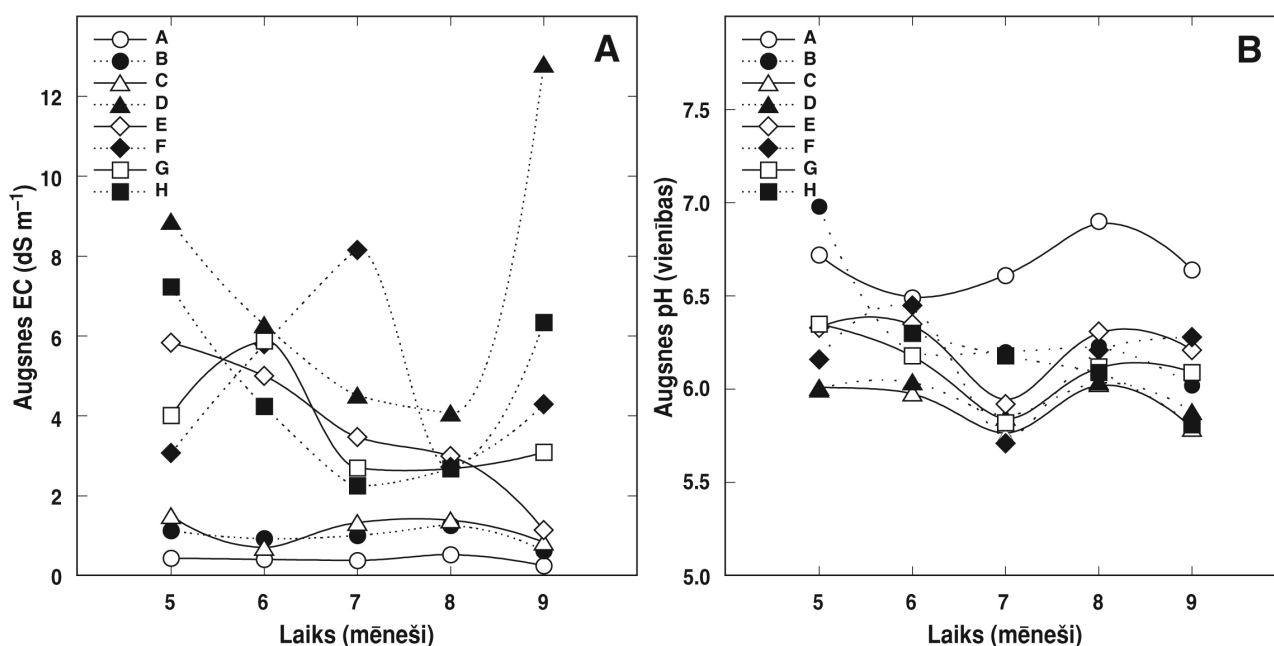
3.2.-1. tabula. Augšnes raksturīgās īpašības parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga liča piekrastē (C, D, E, F, G, H). Dati ir vidējie no 5 neatkarīgiem mērījumiem visā sezonas laikā katram parauglaukumam

Parauglaukums	Augšnes EC (dS m ⁻¹)	pH	Na (mg L ⁻¹)	N (mg L ⁻¹)	P (mg L ⁻¹)
A	0.40 ± 0.05	6.67 ± 0.07	18 ± 2	21 ± 2	85 ± 8
B	0.99 ± 0.11	6.32 ± 0.17	35 ± 2	68 ± 8	67 ± 8
C	1.15 ± 0.16	5.91 ± 0.06	381 ± 66	31 ± 1	134 ± 14
D	6.92 ± 2.02	5.96 ± 0.04	1765 ± 508	54 ± 14	60 ± 4
E	3.69 ± 0.82	6.22 ± 0.08	967 ± 185	39 ± 3	143 ± 12
F	5.24 ± 1.16	6.16 ± 0.12	1184 ± 194	40 ± 3	92 ± 13
G	3.67 ± 0.60	6.11 ± 0.09	1145 ± 214	40 ± 6	129 ± 25
H	3.88 ± 0.93	6.10 ± 0.10	872 ± 163	34 ± 4	107 ± 6

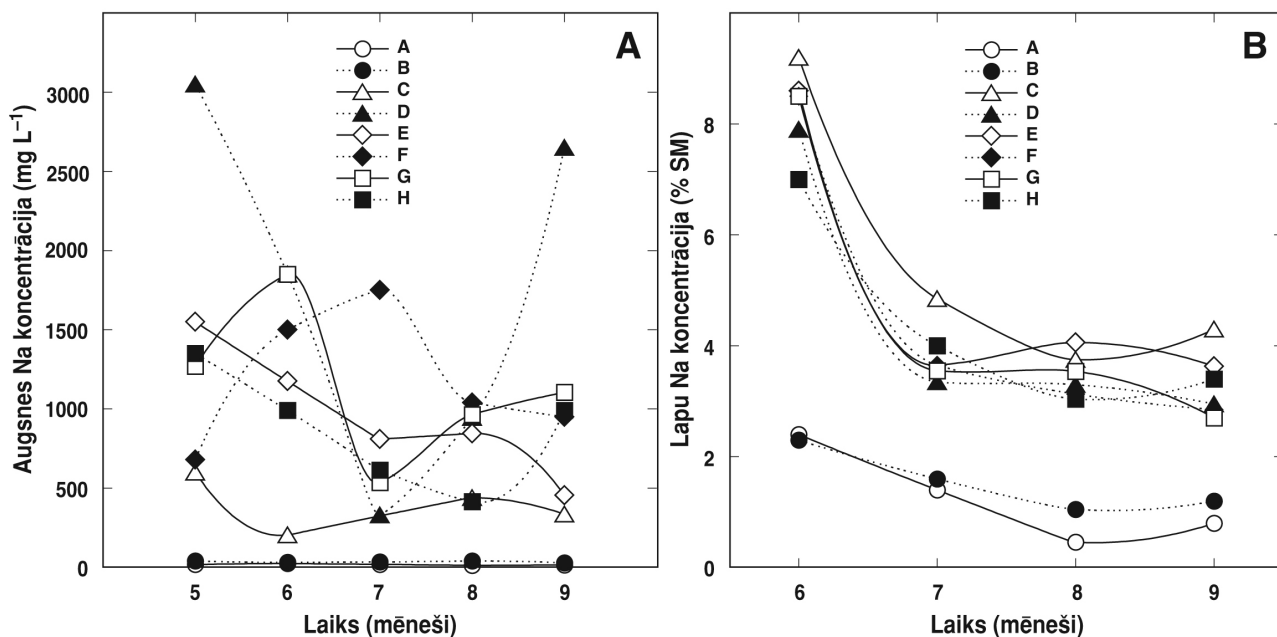
īpaši, to masas pieaugums, ir jutīgi arī pret citām vides apstākļu atšķirībām, domājams, augsnes sāļuma izmaiņām.

Abi Būšnieka ezera krastā izvietotie parauglaukumi (A un B) bija bez sālsūdens ietekmes un nedaudz atšķīrās tikai ar vidējo augsnes N saturu (3.2.-1. tabula). Mērsraga tuvumā izvietotie parauglaukumi bija izveidoti tā, ka tos dažādā pakāpē ietekmēja periodiska applūšana ar jūras ūdeni, kas izraisīja augsnes sāļuma izmaiņas veģetācijas sezonas laikā (3.2.-2. attēls, 3.2.-1. tabula). Mērsraga parauglaukums C bija ar viszemāko augsnes sāļumu, vidējs sāļums bija raksturīgs parauglaukumiem E, G un F, bet parauglaukumiem D un F bija raksturīgs vislielākais augsnes sāļums (3.2.-1. tabula). Atsevišķi Mērsraga parauglaukumi bija arī ar statistiski būtiski augstāku P saturu (C, E, G).

Kā redzams no augsnes elektrovadītspējas (3.2.-2. A attēls) un Na satura izmaiņām sezonas laikā



3.2.-2. attēls. Augšnes elektrovadītspējas (EC) un pH izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga liča piekrastē (C, D, E, F, G, H).



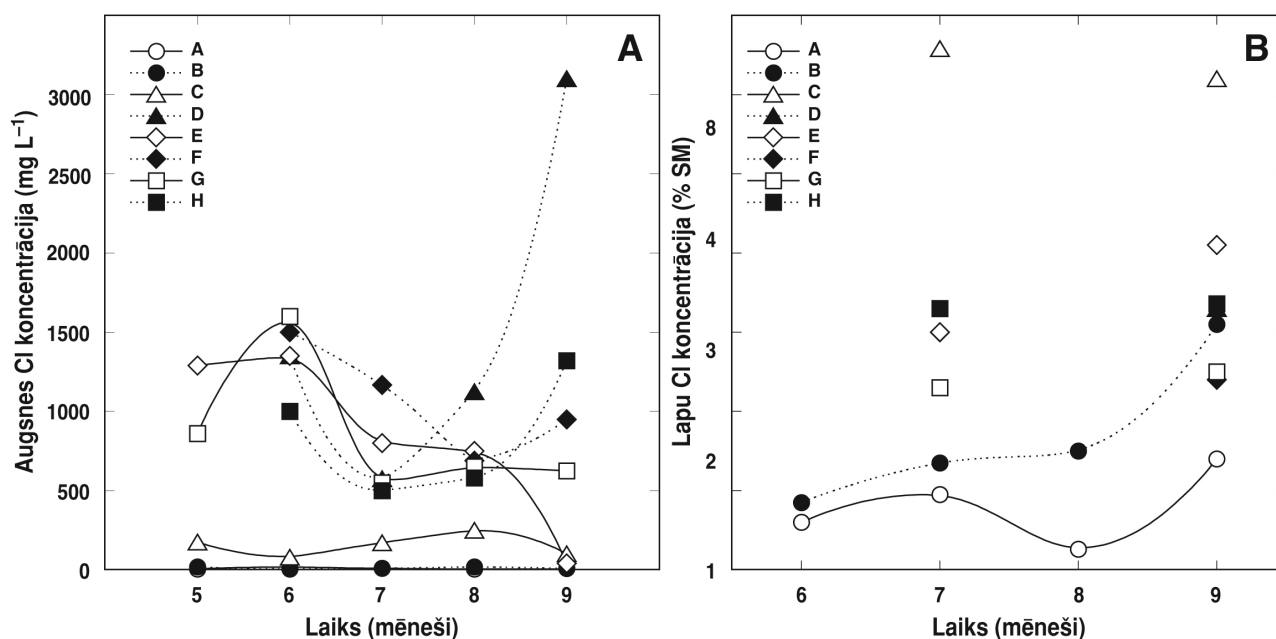
3.2.-3. attēls. Augsnes Na un lapu Na koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

(3.2.-3. A attēls), jūras ūdens ietekme tikai ziemas-pavasara sezonā bija parauglaukumos C un E, parauglaukos D un H tā bija arī veģetācijas sezonas beigās, bet parauglaukos F un G – arī veģetācijas sezonas sākumā un vidū. Jūlijā un septembrī pilnībā applūduši bija parauglaukumi D, F un H. Augsnes Na koncentrācijas izmaiņas liecina, ka tas vismaz daļēji bija saistīts ar jūras ūdens ietekmi.

Augsnes reakcijas (pH) izmaiņas parauglaukumos sezonas laikā bija salīdzinoši nelielas (3.2.-2. B attēls). Kontroles parauglaukumam B Būšnieka ezera krastā bija raksturīga statistiski būtiski atšķirīga sārmaināka augsnes reakcija.

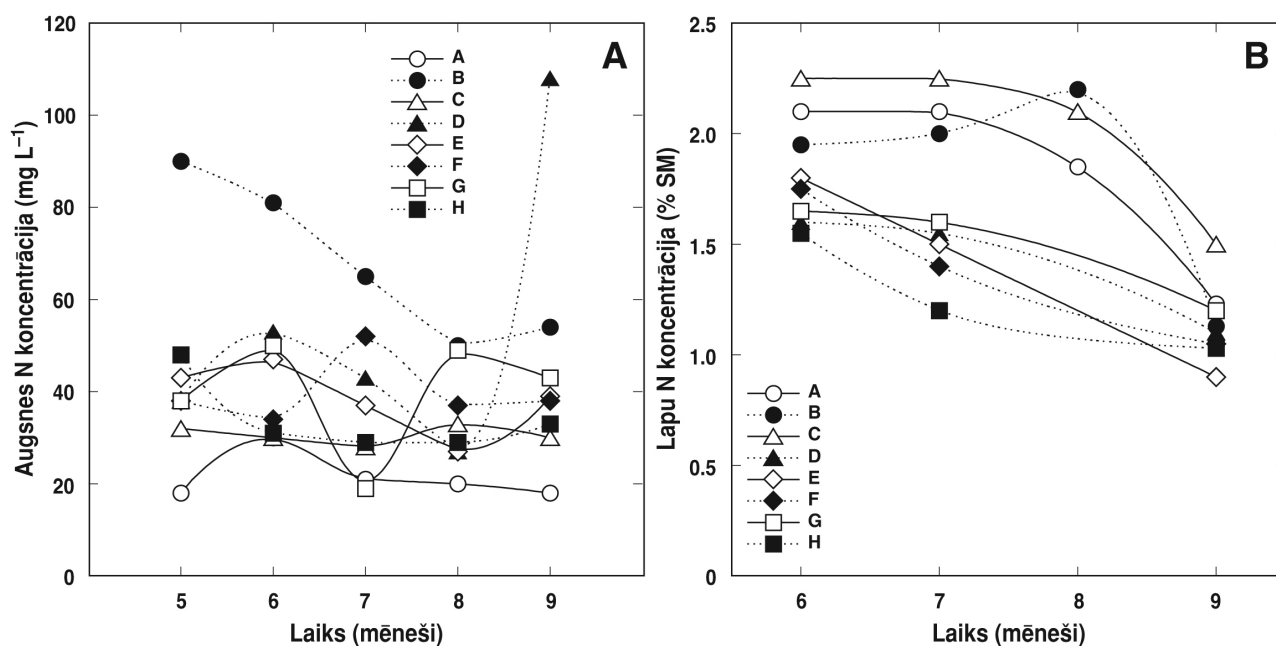
Lai arī augsnes Na koncentrācija jūras ietekmētajos parauglaukumos sezonas laikā bija mainīga un būtiski atšķirīga starp parauglaukumiem (3.2.-3. A attēls), Na koncentrācijas izmaiņas *H. vulgaris* lapās atšķirās tikai starp Būšnieku ezera (kontroles) un Mērsraga parauglaukumiem (3.2.-3. B attēls). Pretstatā kontroles augiem, kuru lapu Na stauris bija salīdzinoši neliels, Mērsraga parauglaukumos augošie *H. vulgare* sezonas sākumā bija novērojama būtiski augstāka Na koncentrācija, kas jau jūlijā samazinājās un palika nemainīgi augstā vienādā līmenī, neraugoties uz augsnes Na satursvārstībām un atšķirībām starp parauglaukumiem, parādot, ka Na uzņemšana bija piesātināma reakcija jau salīdzinoši zemā augsnes Na koncentrācijā (381 mg l⁻¹ parauglaukumā C).

Augsnes Cl koncentrācija sezonas laikā pa parauglaukumiem mainījās līdzīgi Na jonu koncentrācijai (3.2.-4. A attēls), bet *H. vulgaris* lapās Cl koncentrācijas izmaiņas bija lielākas (3.2.-4. B attēls). Tā piemēram, parauglaukumā C ar salīdzinoši zemu augsnes Cl saturu varēja novērot visaugstāko lapu Cl koncentrāciju, taču ierobežotā lapu paraugu apjoma dēļ nebija iespējams veikt šī elementa analīzes visos laika punktos.



3.2.-4. attēls. Augšnes Cl un lapu Cl koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

Lai arī augšnes N vidējais saturs pa parauglaukumiem būtiski atšķirās un pieauga virzienā $A < C < H < E < F, G < D < B$, tā izmaiņas atsevišķos parauglaukumos sezonas laikā bija salīdzinoši nelielas, izņemot kontroles parauglaukumu B un Mērsraga parauglaukumu D (3.2.-5. A attēls). Tomēr, novērotās krasās N satura izmaiņas atsevišķos laika punktos varētu būt saistītas ar nevienmabīgu paraugu ievākšanu. *H. vulgaris* lapu N koncentrācijas analīze parādīja divas pēc šī parametra izmaiņām atšķirīgas grupas, kuru ietvaros atšķirības nebija statistiski būtiskas – abos kontroles parauglaukumos un parauglaukumā

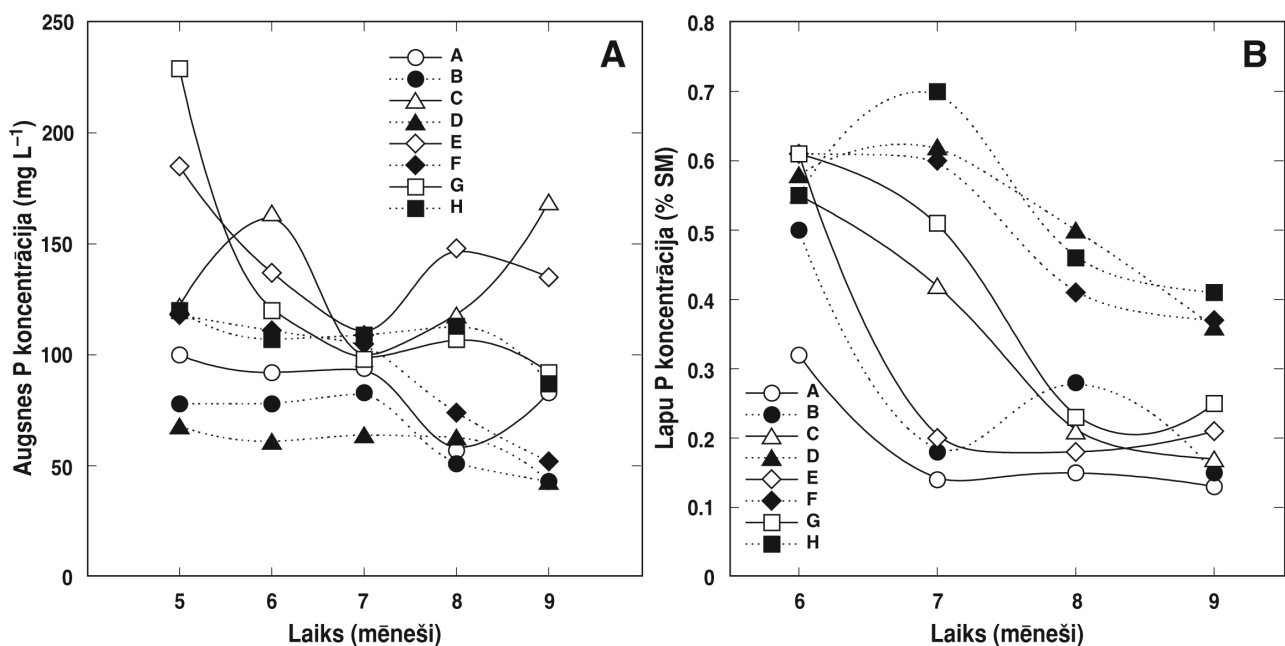


3.2.-5. attēls. Augšnes N un lapu N koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

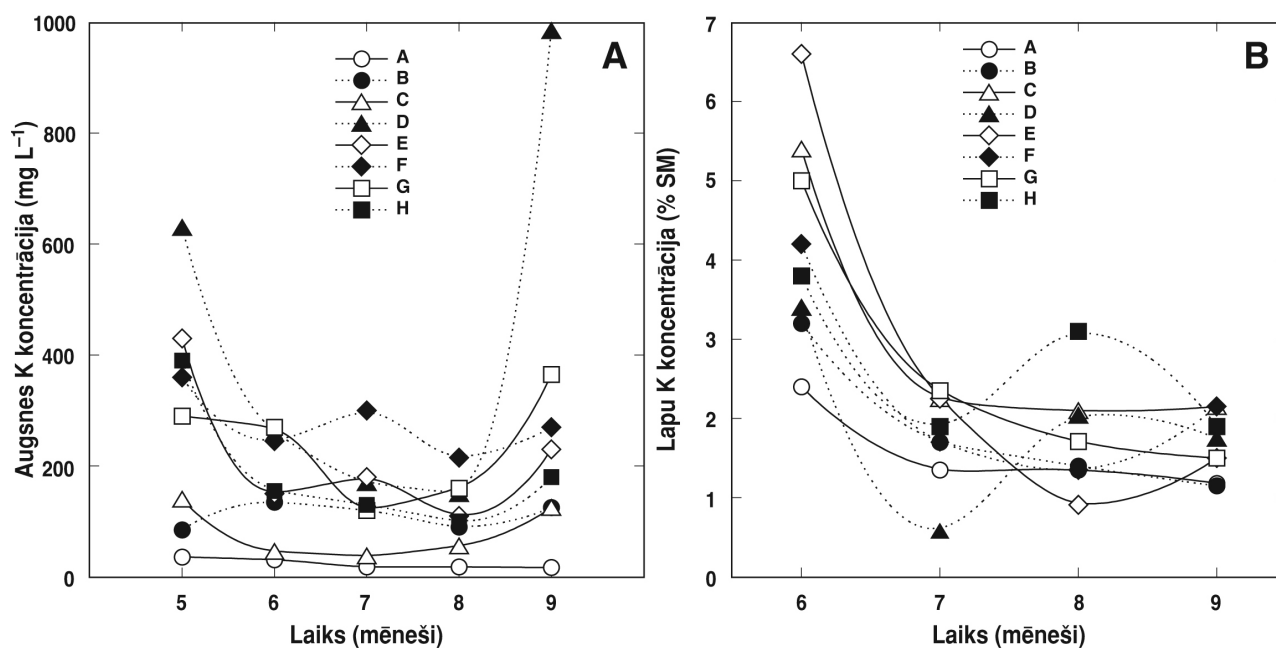
C ar vismazāko potenciālo sālsūdens ietekmi lapu N saturs bija stabili augstā līmenī veģetācijas laikā un būtiski samazinājās tikai septembrī, bet visos jūras ietekmē esošajos parauglaukumos ar palielinātu augsnes sāļumu N saturs lapās pakāpeniski samazinājās sezonas laikā (3.2.-5. B attēls).

Parauglaukiem C, E un G, kuri Mērsragā atradās vistālāk no jūras, bija statistiski būtiska paaugstināta augsnes P koncentrācija, ar izteiktu tās palielināšanos veģetācijas sezonas sākumā un beigās (3.2.-6. A attēls). Savukārt, atbilstoši *H. vulgaris* lapu P koncentrācijas izmaiņām sezonas laikā, varēja izdalīt trīs parauglaukumu grupas ar atšķirīgu P satura dinamiku (3.2.-6. B attēls). Visu parauglaukumu augiem jūnijā bija augsts lapu P saturs, bet kontroles parauglaukumiem A un B, kā arī Mērsraga parauglaukumam E (ar salīdzinoši nelielu jūras ietekmi) tas krasi samazinājās un saglabājās salīdzinoši zemā līmenī līdz sezonas beigām. Savukārt, augiem parauglaukumos C un G (ar nelielu jūras ietekmi), *H. vulgaris* lapu P saturs samazinājās lēnāk un saglabājās zemā līmenī tikai, sākot ar augustu. Visos jūras stipri ietekmētajos parauglaukumos (D, E, H) augsts P līmenis saglabājās arī jūlijā, ar nelielu sekojošu samazinājumu augustā un septembrī. Tātad, lapu P koncentrācija bija atkarīga nevis no augsnes P koncentrācijas, bet gan no tādu faktoru darbības, kas atkarīgi no jūras ietekmes. Interesanti, ka vidējais lapu P saturs parauglaukumos negatīvi lineāri korelēja ar lapu diametru ($R = 0.936$) un lapu masu ($R = 0.966$).

Augsnes K koncentrācijas izmaiņas sezonas laikā parādīja nelielu applūšanas ar jūras ūdeni ietekmi, jo atsevišķos Mērsraga parauglaukumos tas bija paaugstināts sezonas sākumā un beigās (3.2.-7. A attēls). *H. vulgaris* lapām bija raksturīga augstāka K koncentrācija veģetācijas sezonas sākumā, ar stabili K līmeni pārējā sezonas laikā (3.2.-7. B attēls). Lapu K koncentrācija sezonas pirmajā pusē (jūnijā un jūlijā) bija visaugstākā Mērsraga parauglaukumu augiem ar salīdzinoši mazu jūras ietekmi.



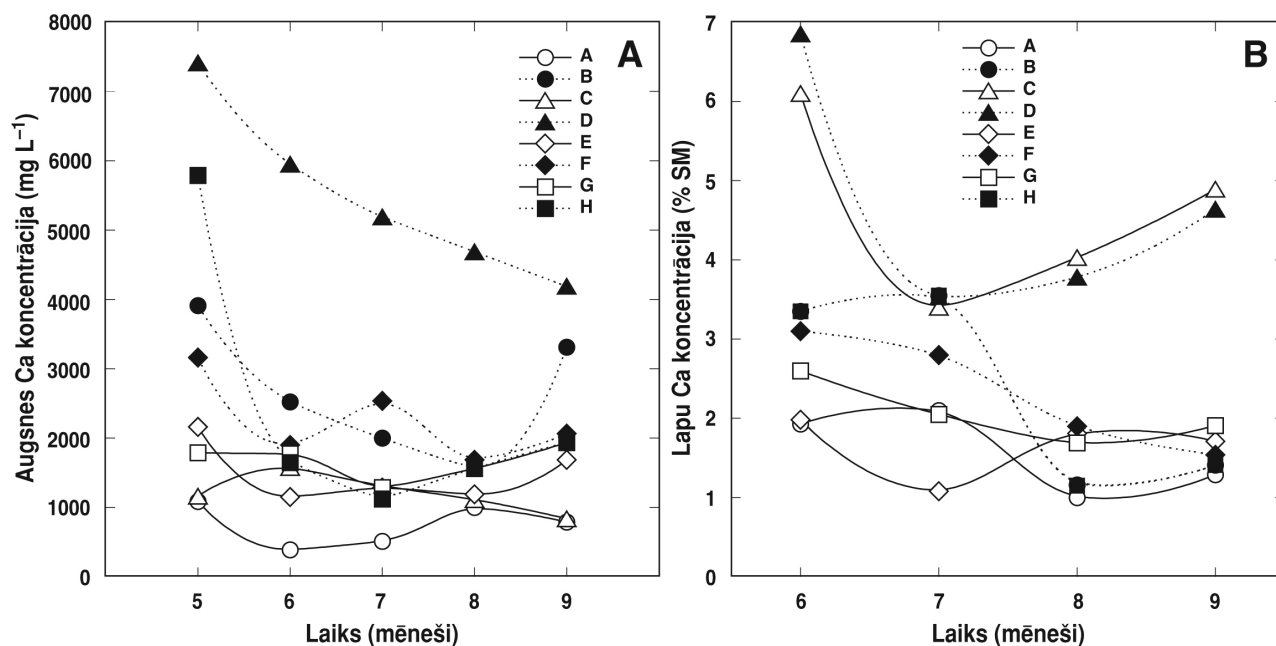
3.2.-6. attēls. Augsnes P un lapu P koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).



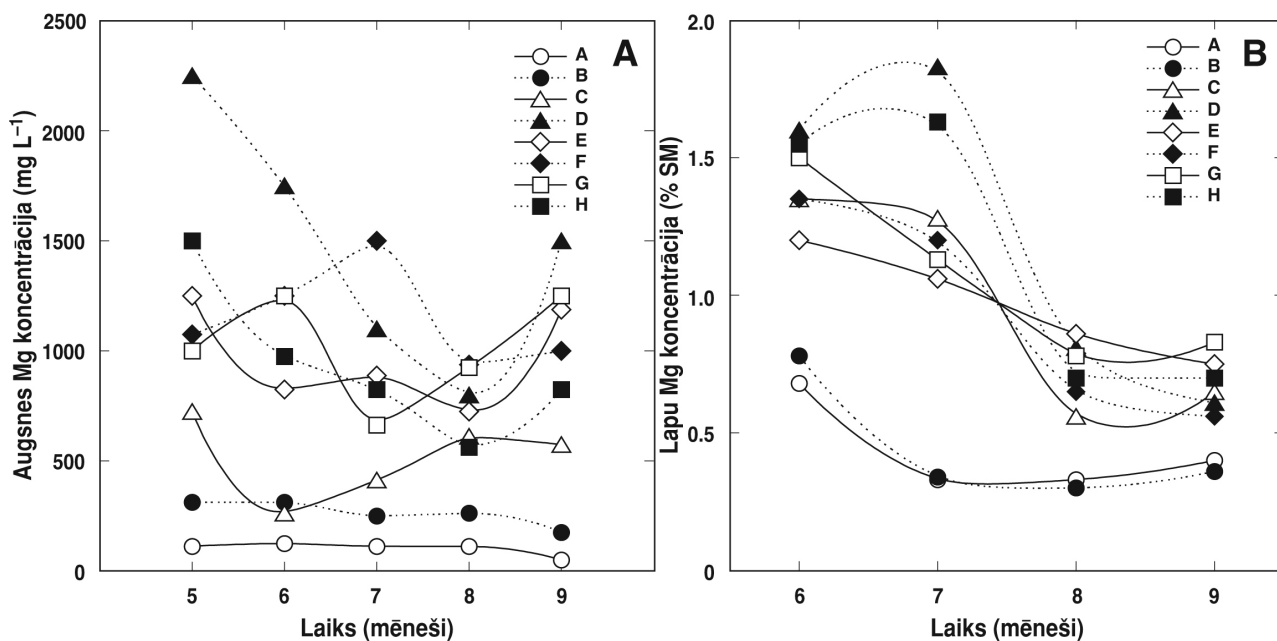
3.2.-7. attēls. Augsnes K un lapu K koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

Sezonas otrajā pusē šīs atšķirības izlīdzinājās.

Ca saturs augsnē bija viens no tiem parametriem, kas ievērojami atšķiras starp dažādiem parauglaukumiem (3.2.-8. attēls). Sezonas pirmajā pusē zems Ca līmenis bija parauglaukumos A, C, E un G (bez jūras ietekmes vai ar salīdzinoši mazu jūras ietekmi) un tas saglabājās nemainīgā līmenī visu sezonu. Izteikti augstāks augsnes Ca saturs bija kontroles parauglaukumā B, kā arī jūras ietekmētajos



3.2.-8. attēls. Augsnes Ca un lapu Ca koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

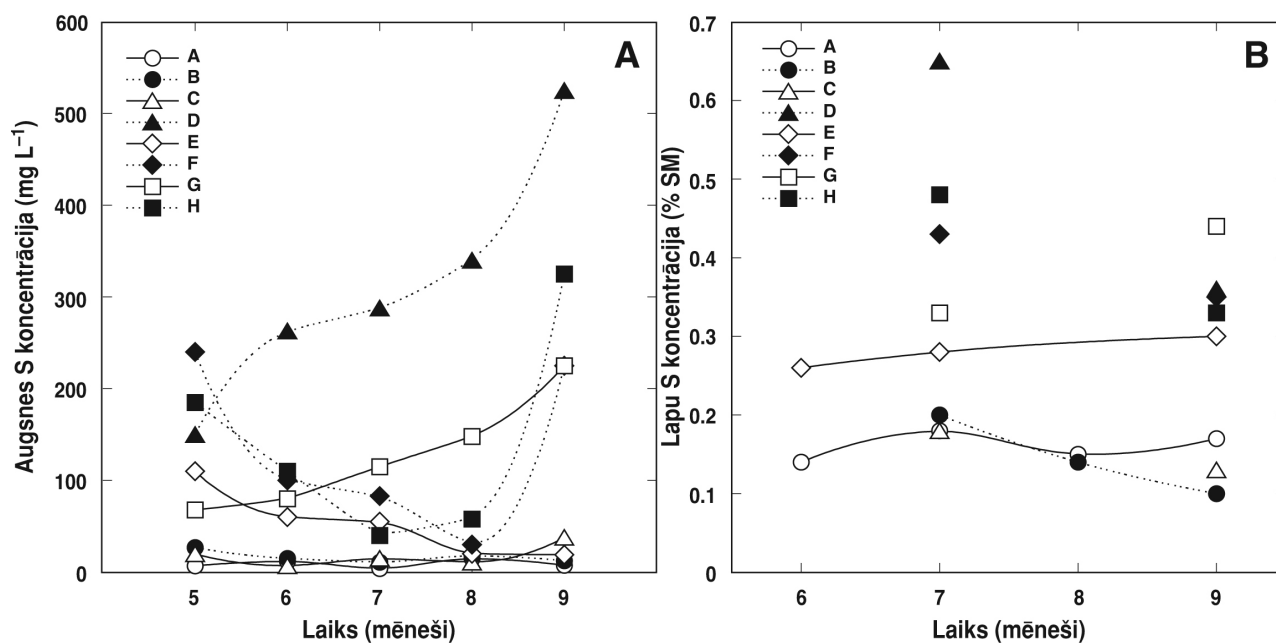


3.2.-9. attēls. Augsnes Mg un lapu Mg koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

parauglaukumos D, F un H, ar tendenci samazināties veģetācijas sezonas laikā. Jāatzīmē, ka vidējā augsnes Ca koncentrācija parauglaukumā D vairākkārtīgi pārsniedza citu parauglaukumu augsnes Ca koncentrācijas. Tomēr, H. vulgaris lapu Ca satura analīze parādīja, ka citi faktori, nevis augsnes Ca koncentrācija, ietekmē tā uzņemšanu un uzkrāšanu lapās (3.2.-8. B attēls). Tā piemēram, visaugstākā Ca koncentrācija ar raksturīgu tās dinamiku sezonas laikā bija parauglaukumu C un D augiem, kuri atradās vienā jūras krasta punktā, bet dažādos attālumos no tā. Paaugstināta Ca koncentrācija sezonas pirmajā pusē bija raksturīga arī *H. vulgaris* augiem no jūras būtiski ietekmētajiem parauglaukumiem F un H, vēlāk šīs atšķirības izlīdzinājās.

Augsnes Mg satura dinamika veģetācijas perioda laikā parādīja tās atkarību no applūšanas ar jūras ūdeni un augsnes EC, kā arī saistību ar Na un Cl jonu saturu (3.2.-9. A attēls). Korelācija starp augsnes Na un Mg saturu bija lineāra ($R = 0.9082$). Līdzīgi lapu Na jonu satura izmaiņām (3.2.-3. B attēls), viszemākās Mg koncentrācijas bija raksturīgas *H. vulgaris* augiem kontroles parauglaukumos (3.2.-9. B attēls). Tomēr, atšķirībā no Na, lapu Mg saturu ietekmēja vēl kāds papildus faktors, jo jūras ietekmētajos parauglaukumos D un H, Mg koncentrācija lapās jūlijā bija ievērojami paaugstināta, salīdzinot ar citiem parauglaukumiem. Korelācija starp lapu Na un Mg saturu bija lineāra ($R = 0.745$).

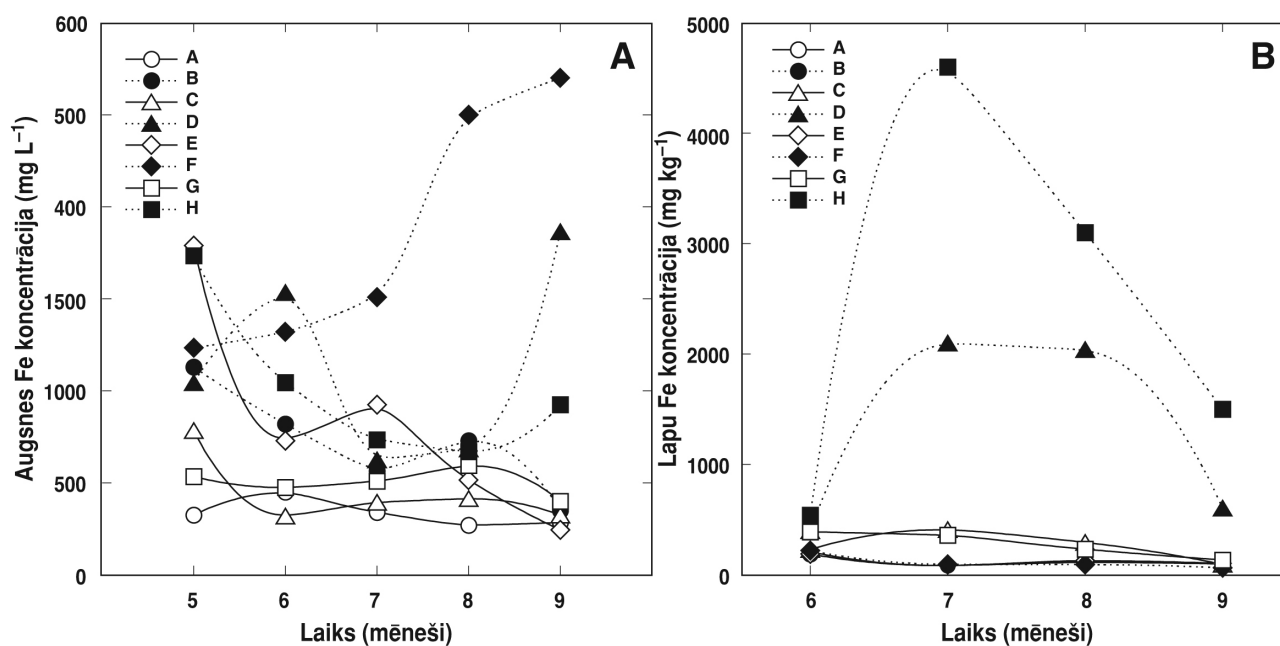
S saturs augsnē dažādos parauglaukumos un sezonas laikā bija salīdzinoši variabls (3.2.-10. A attēls). Kontroles parauglaukumos (A, B) un jūras vismazāk ietekmētajā Mērsraga parauglaukumā C bija novērojams arī viszemākais S saturs augsnē, kas liecināja par tā atkarību no jūras ietekmes. To apliecināja arī S satura krass pieaugums atsevišķos parauglaukumos applūšanas ietekmē septembrī. Parauglaukums D izcēlās citu starpā ar visaugstāko augsnes S saturu. Bez tam, S bija vienīgais no minerālelementiem, kura saturā varēja redzēt pozitīvu korelāciju starp augsnes (3.2.-10. A attēls) un



3.2.-10. attēls. Augšnes S un lapu S koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

lapu (3.2.-10. B attēls) koncentrācijām ($R = 0.940$).

Augšnes Fe stauris bija salīdzinoši zems kontroles un jūras maz ietekmētajos parauglaukumos, izņemot kontroles parauglaukumu B, kur tas bija būtiski augstāks (3.2.-11. A attēls). Visos jūras ievērojami ietekmētajos parauglaukumos septembrī novēroja Fe koncentrācijas pieaugumu, bet parauglaukumā F tas bija novērojams gan augustā, gan septembrī. *H. vulgaris* lapu Fe saturs lielākajā

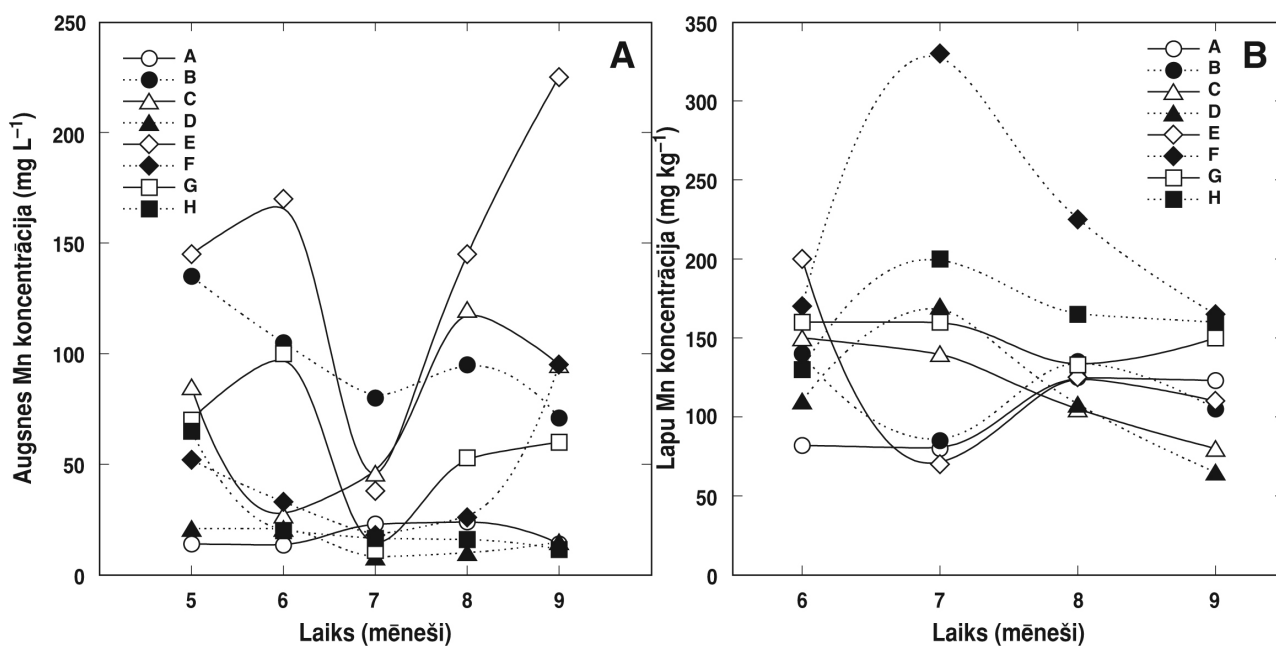


3.2.-11. attēls. Augšnes Fe un lapu Fe koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

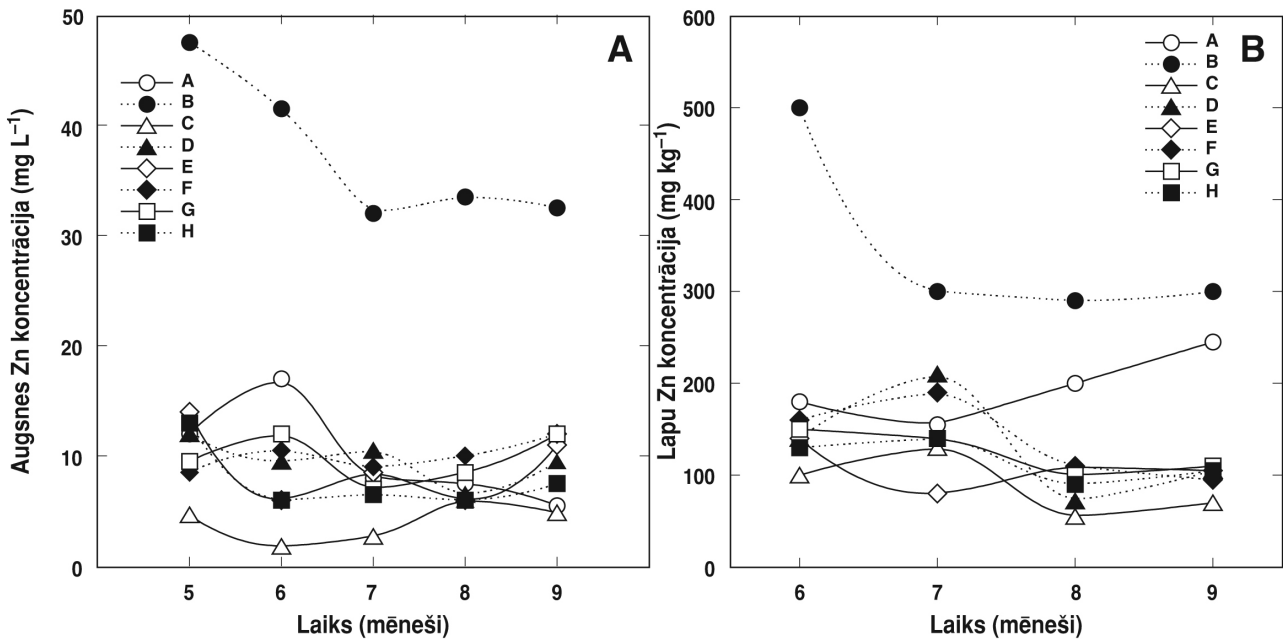
daļā parauglūkumu salīdzinoši maz mainījās sezonas laikā, izņemot jūras ietekmētos parauglūkus D un H, kur varēja novērot daudzkārtīgu Fe koncentrācijas pieaugumu jūlijā-septembrī (3.2.-11. B attēls). Acīmredzot, augsnes īpašību izmaiņas šajos parauglūkos palielināja tur esošā Fe pieejamību augiem.

Arī Mn saturs augsnē sezonas laikā un starp parauglūkiem bija salīdzinoši mainīgs (3.2.-12. A attēls). Nevarēja saskatīt likumsakarības Mn izmaiņās augsnē atkarībā no jūras ietekmes, jo arī kontroles parauglūkam B bija salīdzinoši augsts Mn saturs visā sezonas laikā. Jūras salīdzinoši mazietekmētajos parauglūkos C, E un G bija raksturīgs izteikti augsts Mn saturs sezonas sākumā un sezonas beigās. Pretstatā augsnes stauram, *H. vulgaris* lapu Mn koncentrācija mainījās mazāk un šajās izmaiņās varēja saskatīt konkrētas tendences (3.2.-12. B attēls). Kontroles parauglūkos un parauglūkam E bija salīdzinoši viszemākais Mn līmenis jūlijā ar būtisku pieaugumu vēlākajā laikā. Savukārt, jūras ietekmētajos parauglūkos D, F un G koncentrācijas maksimums bija novērojams jūlijā ar sekojošu būtisku samazinājumu vēlākajā laikā. Šajos parauglūkos augošajiem augiem bija arī visaugstākais vidējais Mn saturs lapās.

Augsnes Zn satura izmaiņas parauglūkos sezonas laikā un atšķirības starp parauglūkiem bija salīdzinoši nelielas un nevarēja novērot skaidras sakarības ar citiem faktoriem (3.2.-13. A attēls). Tomēr, daudzkārtīgi paaugstināts augsnes Zn saturs bija raksturīgs kontroles parauglūkam B. *H. vulgaris* augi šajā parauglūkam arī uzkrāja vislielāko Zn koncentrāciju lapās (3.2.-13. B attēls). Citu parauglūku augu lapu Zn saturs būtiski atšķirās tikai jūlijā, kā arī augustā un septembrī augiem kontroles parauglūkam A bija būtiski palielināts Zn saturs.

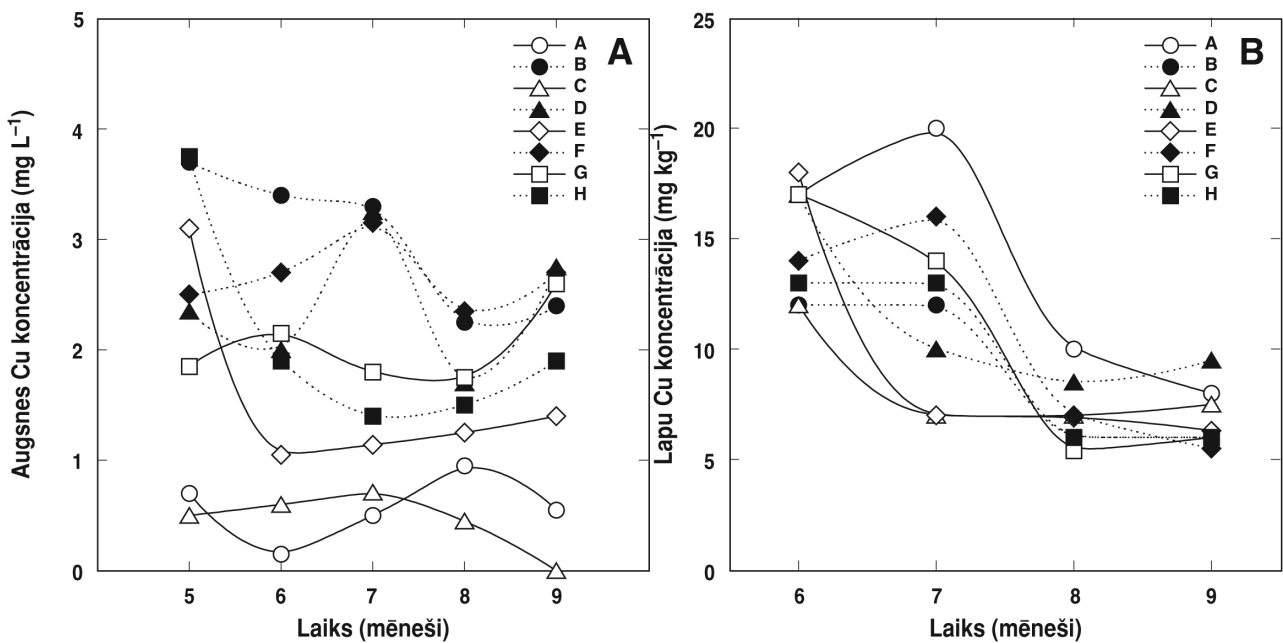


3.2.-12. attēls. Augsnes Mn un lapu Mn koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglūkos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

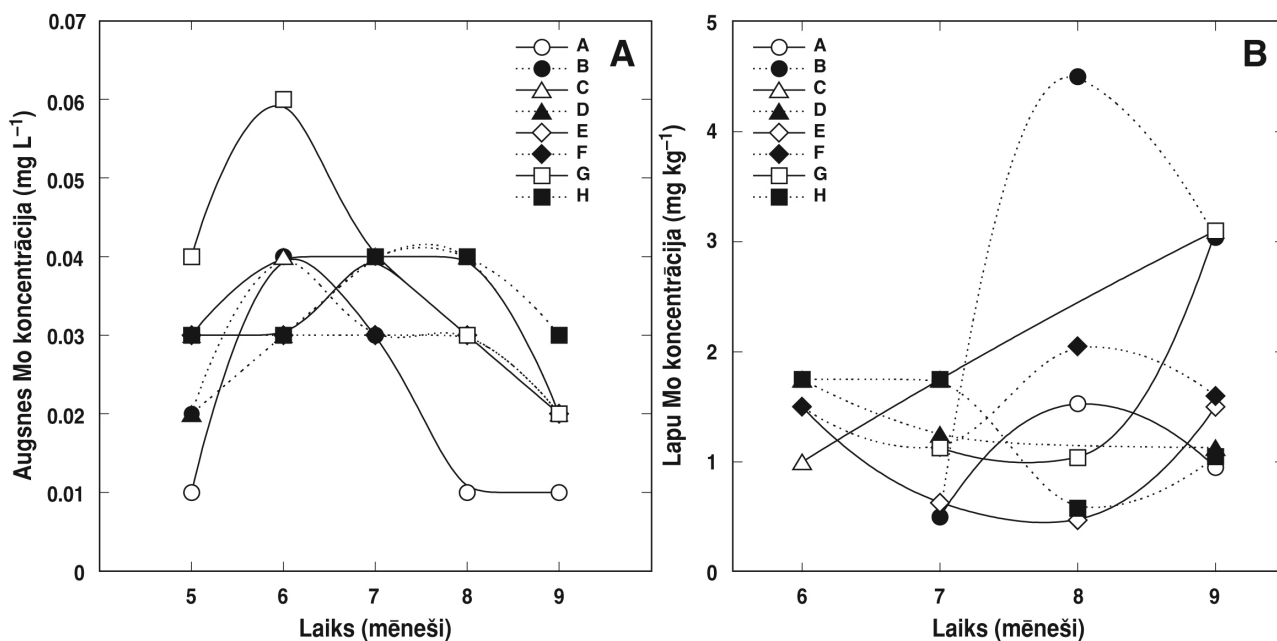


3.2.-13. attēls. Augšnes Zn un lapu Zn koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

Pretstatā augšnes Zn saturam, Cu saturs augsnē bija izteikti variabls gan starp parauglaukumiem, gan veģetācijas sezonas laikā (3.2.-14. A attēls). Visaugstākais, kā arī viens no zemākajiem vidējiem Cu daudzumiem augsnē bija novērojams abos kontroles parauglaukumos. Salīdzinot pārējos parauglaukumus pēc šī parametra, jūras ietekmētajiem parauglaukumiem bija raksturīgs augstāks vidējais augšnes Cu saturs, nekā neietekmētajiem. Tomēr, augšnes Cu satura atšķirības neparādījās



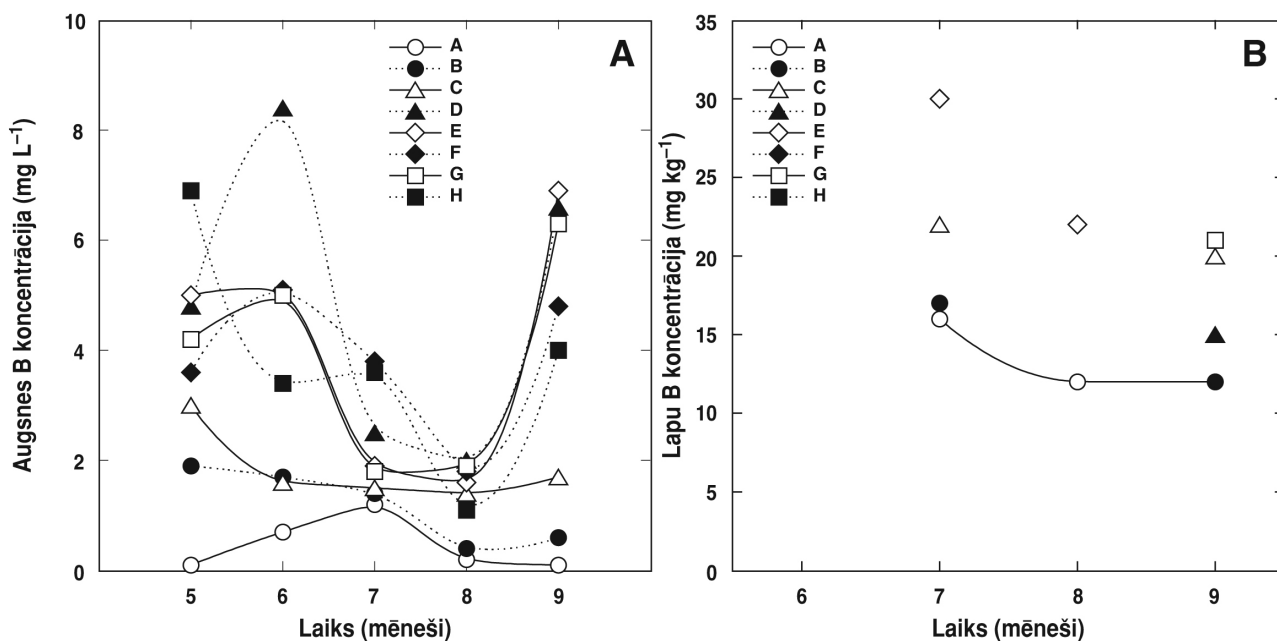
3.2.-14. attēls. Augšnes Cu un lapu Cu koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).



3.2.-15. attēls. Augsnes Mo un lapu Mo koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

H. vulgaris lapu Cu koncentrācijā (3.2.-14. B attēls). Sezonas pirmajā pusē bija raksturīgs ausgtāks Cu līmenis un salīdzinoši lielākas atšķirības starp parauglaukumiem, bet sezonas otrajā pusē, Cu koncentrācijai samazinoties, atšķirības kļuva nebūtiskas.

Augsnes Mo koncentrācija bija salīdzinoši zemāka maijā, palielinājās jūnijā vai jūlijā, bet sezonas beigās atkal samazinājās (3.2.-15. A attēls). Atšķirības starp parauglaukumiem bija nelielas. *H. vulgaris*



3.2.-16. attēls. Augsnes B un lapu B koncentrācijas izmaiņas augsnē sezonas laikā parauglaukumos pētījumā ar *Hydrocotyle vulgaris* augiem pie Būšnieka ezera (A, B) un Mērsraga Baltijas jūras Rīga līča piekrastē (C, D, E, F, G, H).

lapu Mo koncentrācija neatspoguļoja attiecīgās koncentrācijas izmaiņas augsnē (3.2.-15. B attēls).

Augsnes B koncentrācija uzrādīja zināmu atkarību no applūšanas ar jūras ūdeni, jo varēja novērot palielinātu B saturu sezonas sākumā un sezonas beigās jūras ietekmētajos parauglaukumos (3.2.-16. A attēls). Arī B koncentrācija *H. vulgaris* lapās viszemākajā līmenī bija kontroles augiem (3.2.-16. B attēls).

3.3. Applūšanas ietekme uz minerālvielu nodrošinājumu mitrāja sugu kompleksam

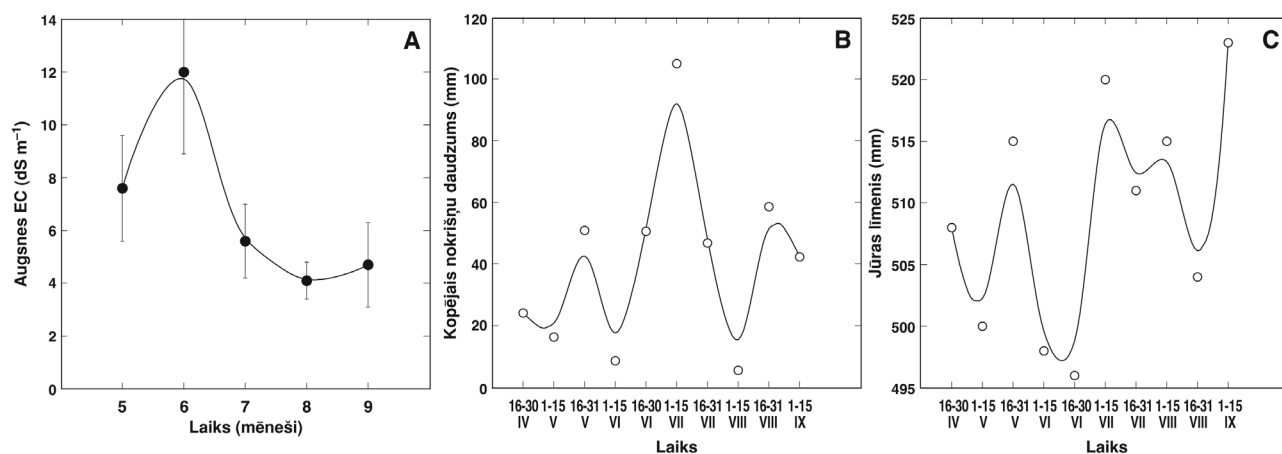
Periodiski ar ezera iesāļo ūdeni applūstošās pļavās Liepājas ezera krastā pētīja augsnes minerālelementu izmaiņas veģetācijas sezonas laikā un tās ietekmi uz tipisko sāļā mitrāja sugu – *Aster tripolium*, *Glaux maritima*, *Plantago maritima*, *Trifolium fragiferum* un *Triglochin palustre* – minerālo barošanos.

Augsnes minerālelementu saturam Liepājas ezera piekrastes sāļajā mitrāja bija raksturīga izteikta heterogenitāte laikā un telpā (3.3.-1. tabula). Vismazākā variabilitāte bija raksturīga Mg (33%) un Mo (46%) koncentrācijai augsnē. Vidēja variabilitāte (55 līdz 63%) bija novērojama N, Ca, Cu koncentrācijām, bet paaugstināta (71 līdz 76%) – K, P, B, Zn. Augsta variabilitāte (90 līdz 105%) atrasta Fe, Cl, Na, Mn, bet visaugstākā – S (121%). Augsnes sāļums arī bija variabla īpašība (81%), kas lielā mērā atspoguļoja Na un Cl koncentrācijas izmaiņas.

Augsnes applūšana veģetācijas sezonas sākumā maija beigās sakrita ar kopējo nokrišņu daudzuma pīķi un izraisīja augsnes sāļuma pieaugumu jūnijā (3.3.-1. attēls). Turpretī, nokrišņu daudzuma pieaugums jūlija sākumā, lai arī izraisīja augsnes applūšanu, nebija saistīts ar augsnes sāļuma paaugstināšanos.

3.3.-1. tabula. Minerālelementu nodrošinājums Liepājas ezera piekrastes sāļajā mitrājā. Parādīti rezultāti no četriem parauglaukumiem visā veģetācijas sezonas laikā

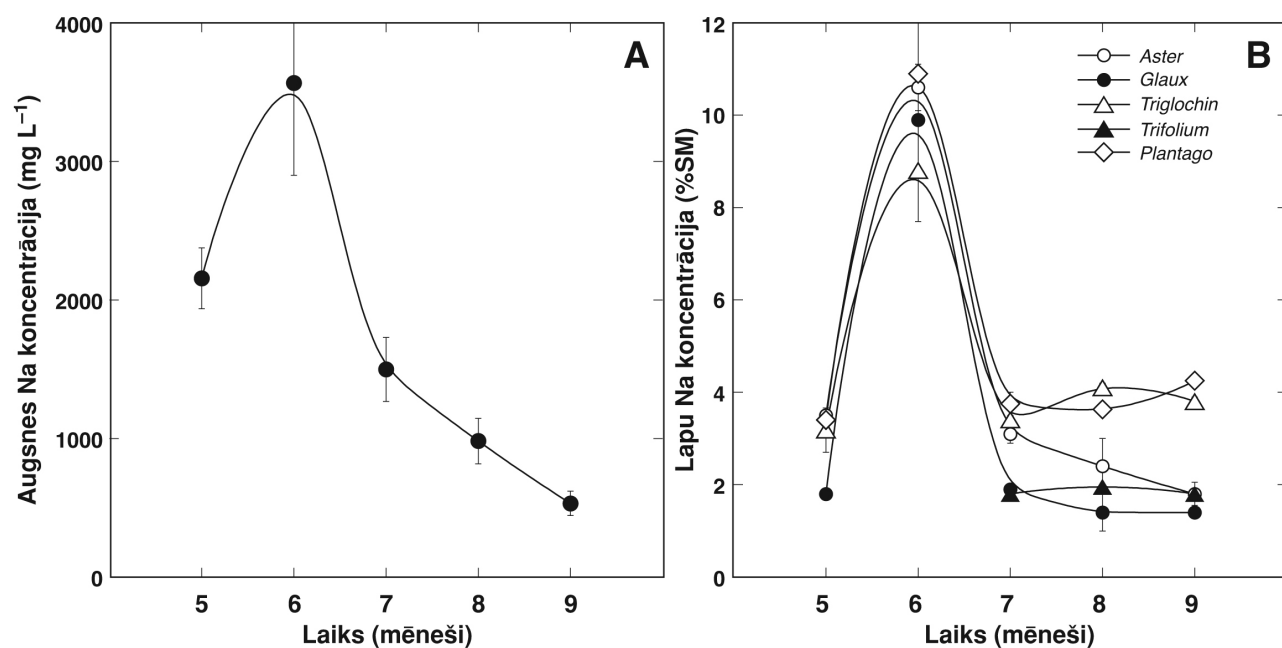
Parametrs	Vidējā vērtība	Diapazons	Variācijas koeficients (%)
N	45 ± 4	14 ÷ 108	55
P	224 ± 27	92 ÷ 916	74
K	98 ± 11	17 ÷ 270	71
Ca	8564 ± 800	1313 ÷ 22938	58
Mg	1799 ± 06	650 ÷ 2875	33
S	510 ± 99	40 ÷ 2400	121
Fe	1740 ± 252	300 ÷ 8350	90
Mn	94 ± 16	8 ÷ 400	105
Zn	29 ± 4	4 ÷ 90	77
Cu	3.0 ± 0.3	0.5 ÷ 7.5	63
Mo	0.039 ± 0.003	0.01 ÷ 0.09	46
B	4.6 ± 0.6	0.2 ÷ 13.2	76
Na	1200 ± 184	225 ÷ 5150	96
Cl	1357 ± 202	275 ÷ 6300	92
pH _{KCl}	7.0 ± 0.2	4.2 ÷ 8.5	14
EC (dS m ⁻¹)	6.4 ± 0.9	1.3 ÷ 25.5	81



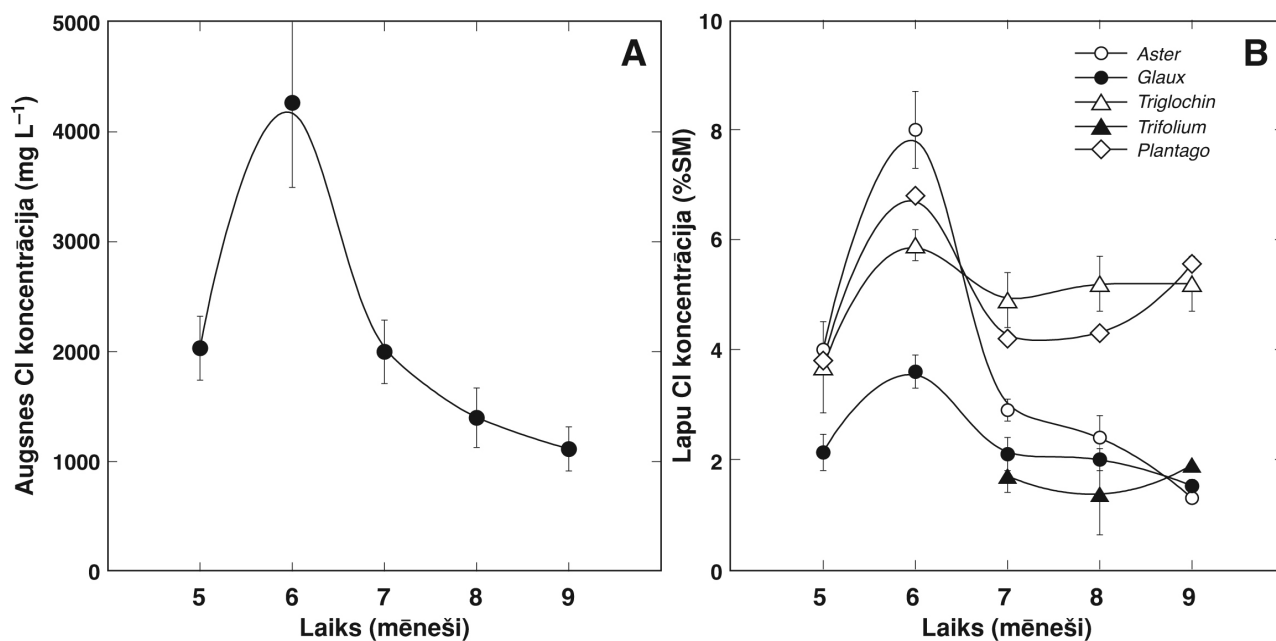
3.3.-1. attēls. Kopējā augsnes sāļuma (elektrovadītspējas) (A), kopējā nokrišņu daudzuma (B) un jūras līmeņa (C) izmaiņas Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.

Izteiktie Na un Cl audu koncentrācijas pīķi, kas bija novērojami visām pētītajām sugām jūnijā (3.3.-2. B un 3.3.-3 B attēls), bija saistīti ar atbilstošo elementu augsnes koncentrāciju pīķiem (3.3.-2. A un 3.3.-3. A attēls). Interesanti, ka visu sugu augiem jūnijā Na līmeņi statistiski būtiski neatšķīrās, toties veģetācijas sezonas beigās, kad Na saturs augsnē bija ievērojami nokrities, *Triglochin* un *Plantago* lapas uzkrāja Na ievērojami lielākā koncentrācijā. Līdzīga parādība bija vērojama arī attiecībā uz Cl koncentrāciju lapās, izņemot to, ka *Glaux* Cl saturs jūnijā bija būtiski zemāks, nekā citu sugu augiem.

Vidējās augiem nepieciešamo minerālelementu sezonālās izmaiņas parauglaukumos salīdzināja ar atbilstošo minerālelementu koncentrācijas dinamikām visas veģetācijas sezonas laikā piecām pētītajām augu sugām. N koncentrācijai augsnē bija raksturīgs augstāks līmenis sezonas sākumā



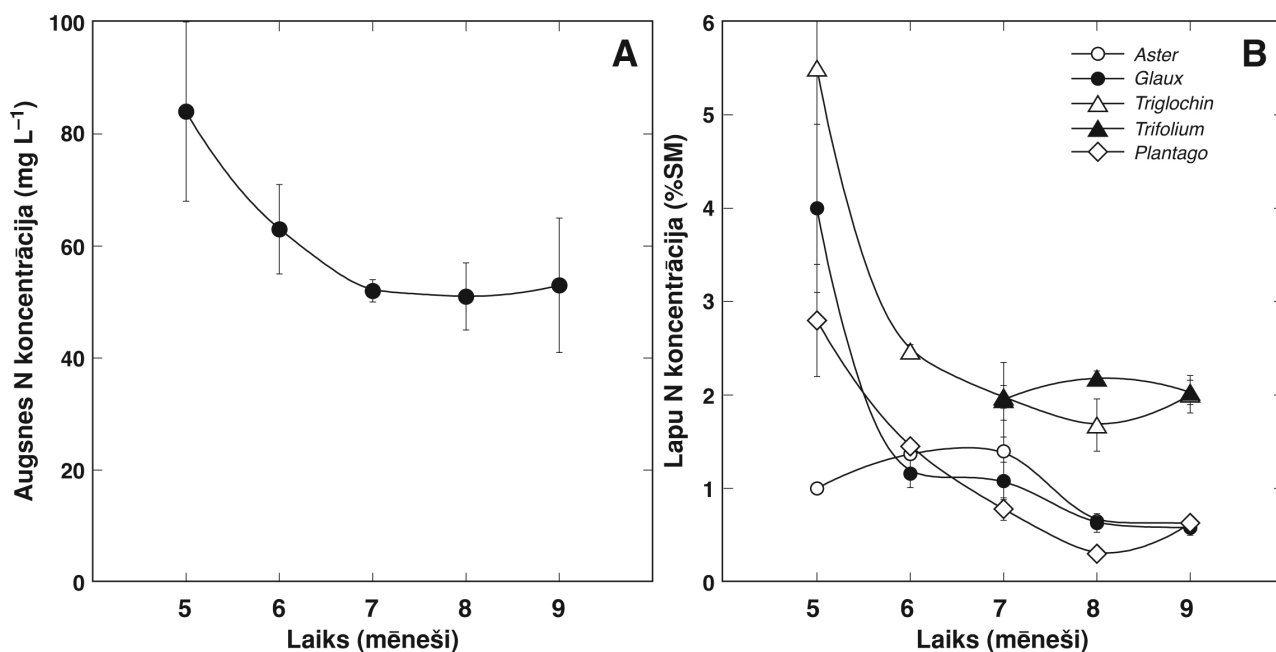
3.3.-2. attēls. Vidējās augsnes Na koncentrācijas (A) un lapu Na koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.



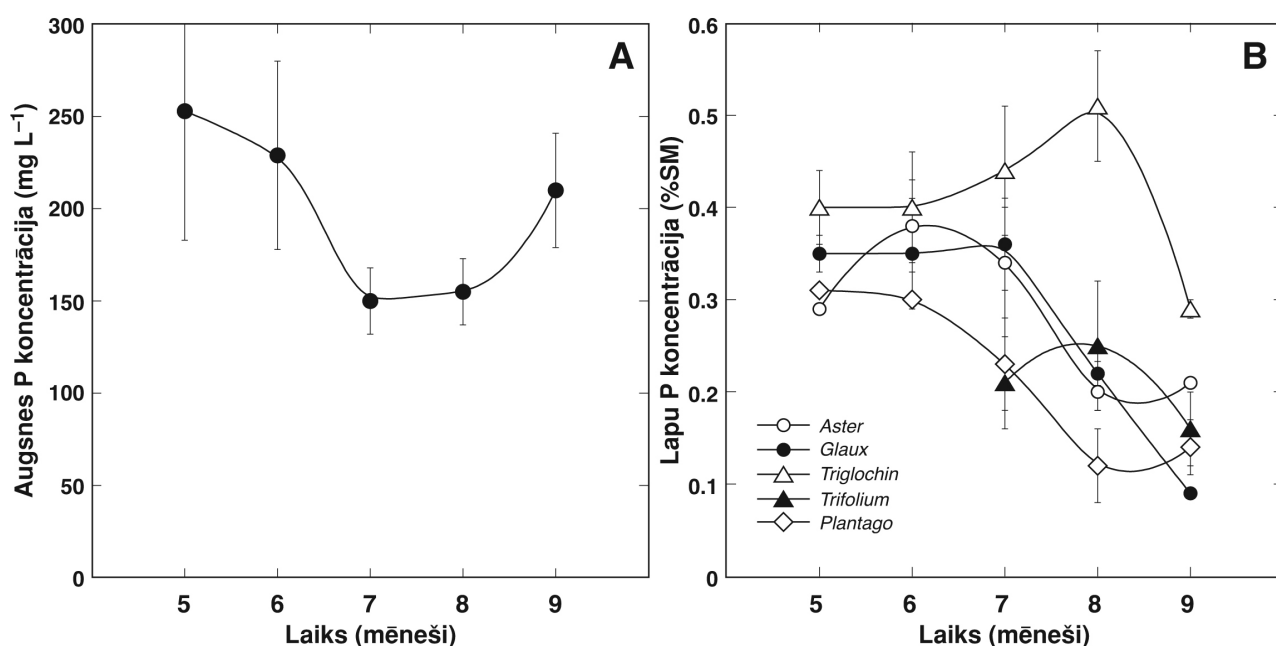
3.3.-3. attēls. Vidējās augsnes Cl koncentrācijas (A) un lapu Cl koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.

(3.3.-4. A attēls). Šī īpatnība bija raksturīga arī lapu N satura dinamikai *Glaux*, *Triglochin* un *Plantago* augiem (3.3.-4. B attēls). *Trifolium* un *Triglochin* vidēji uzkrāja lielāku N koncentrāciju, kas bija īpaši izteikts sezonas beigās, kad N koncentrācija šo augu lapās vairāk nekā trīskārtīgi pārsniedza citu augu sugu lapu N koncentrāciju.

P koncentrācija augsnē bija visai variabla, ar īpaši lielām atšķirībām starp parauglaukumiem veģetācijas sezonas pirmajā pusē, ko var skaidrot ar lokālām izmaiņām applūšanas ietekmē (3.3.-5.



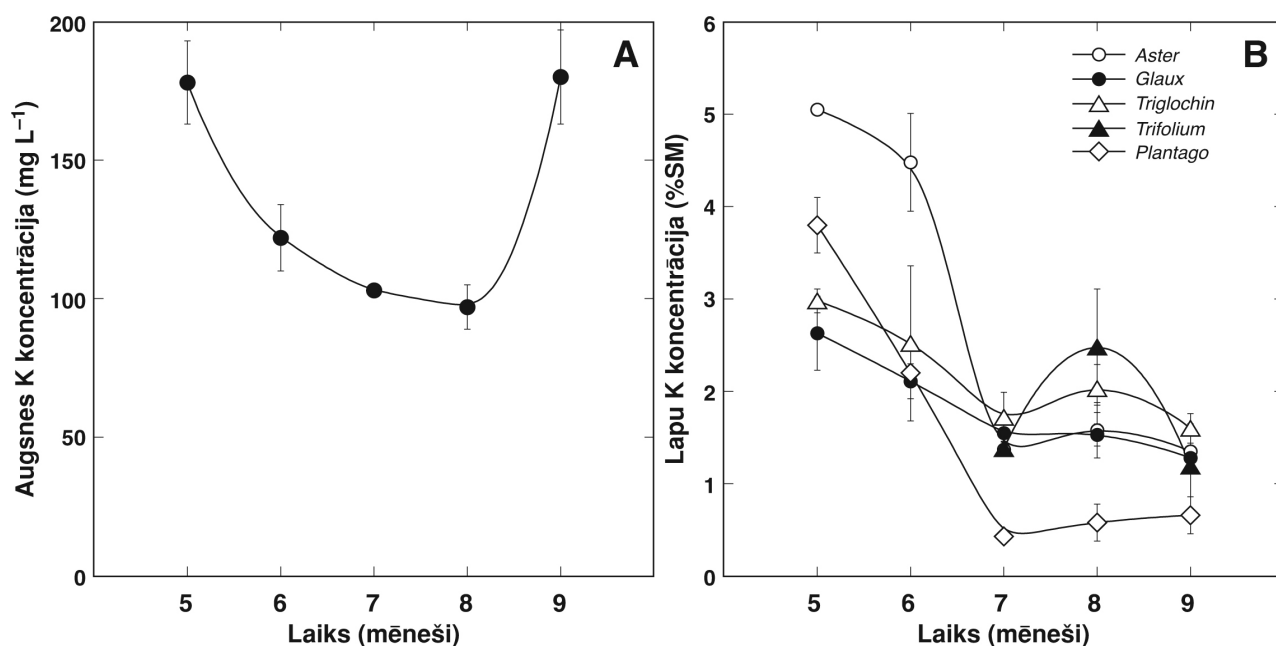
3.3.-4. attēls. Vidējās augsnes N koncentrācijas (A) un lapu N koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.



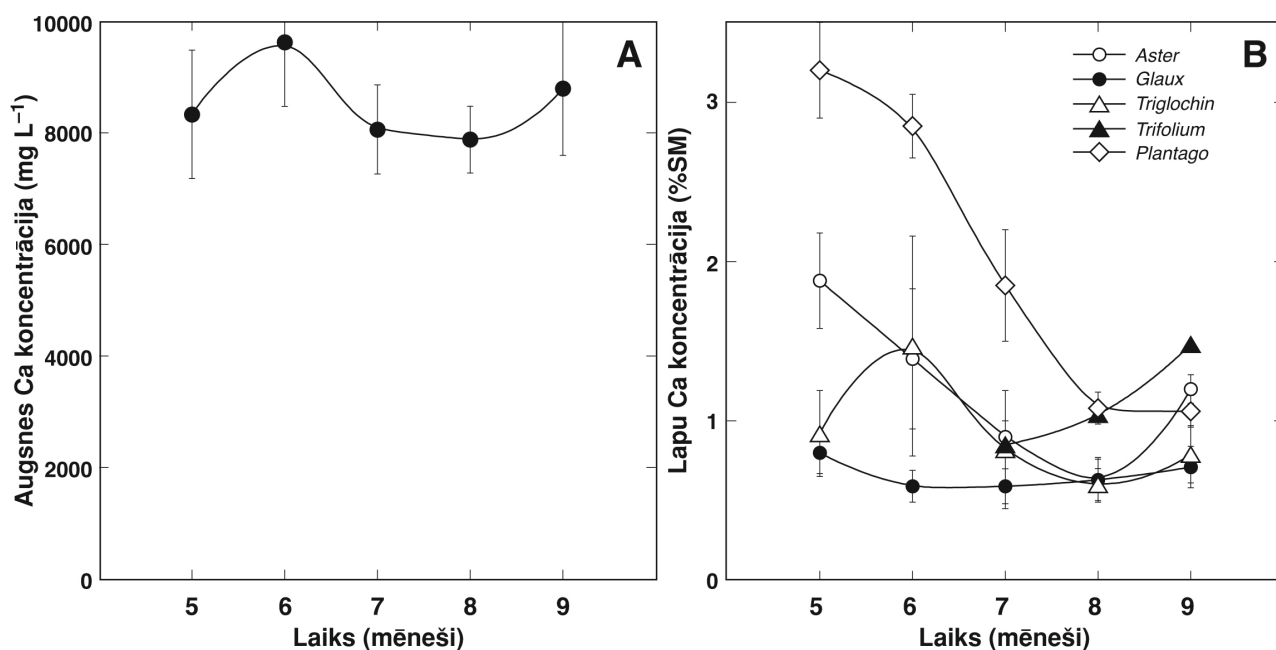
3.3.-5. attēls. Vidējās augsnes P koncentrācijas (A) un lapu P koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.

A attēls). Neraugoties uz šīm atšķirībām, visām pētītajām augu sugu bija raksturīgs salīdzinoši augsts audu P līmenis veģetācijas sezonas pirmajā pusē, kas lielākajai daļai sugu, izņemot *Triglochin*, būtiski samazinājās sezonas otrajā pusē un beigās (3.3.-5. B attēls).

Augsnes vidējā K koncentrācija bija salīdzinoši augstā līmenī veģetācijas sezonas sākumā (maijā) un beigās (septembrī), sezonas vidū saglabājās nemainīgs K līmenis (3.3.-6. A attēls). K saturs izmaiņas sezonas laikā pētāmo augu sugu lapās bija līdzīgas N saturs izmaiņām (3.3.-6. B attēls). *Aster* uzkrāja ievērojami vairāk K sezonas sākumā, salīdzinot ar citām augu sugām, bet *Plantago* bija



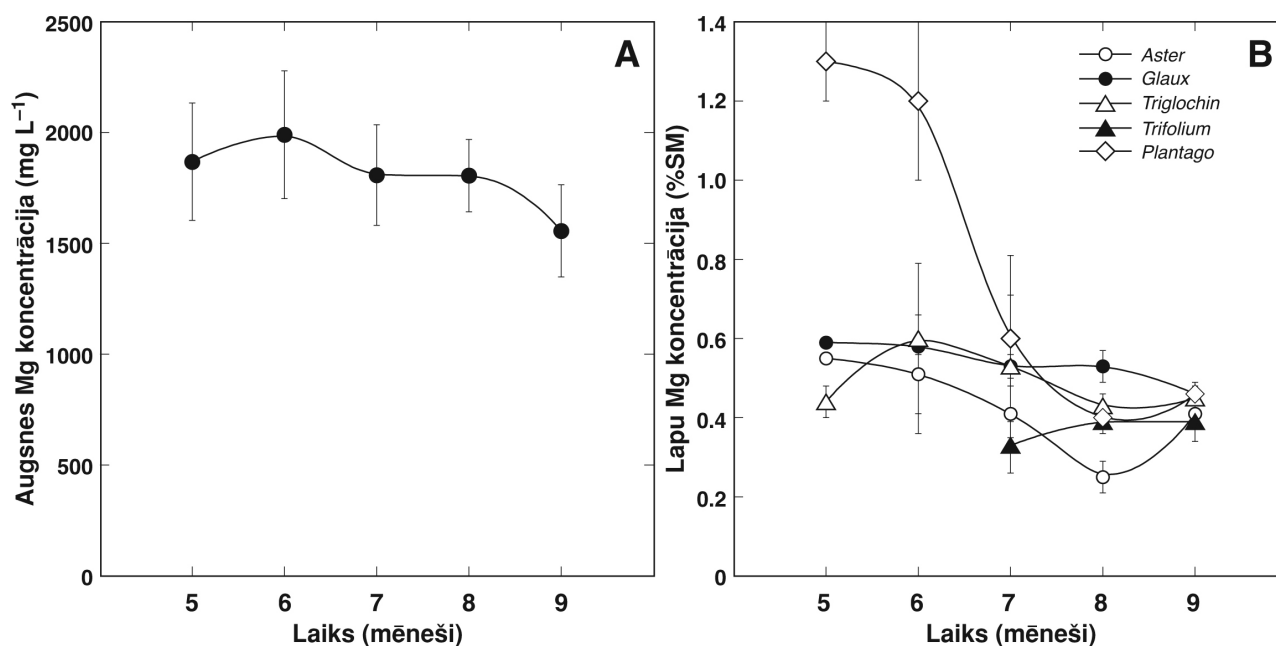
3.3.-6. attēls. Vidējās augsnes K koncentrācijas (A) un lapu K koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.



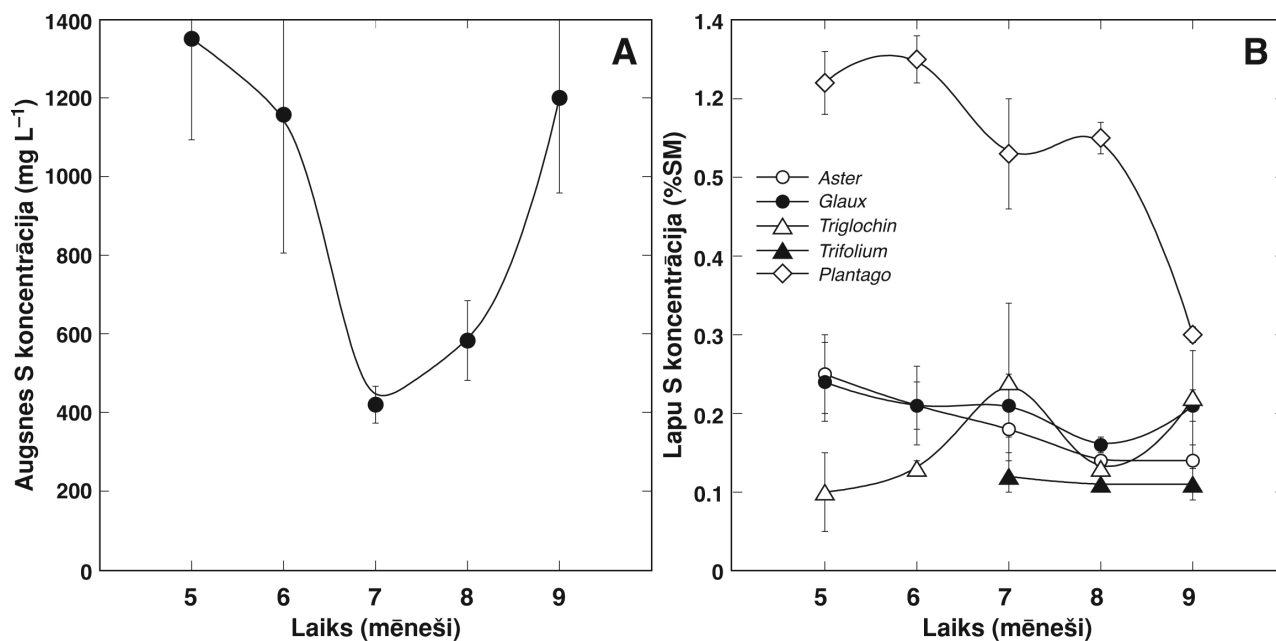
3.3.-7. attēls. Vidējās augsnes Ca koncentrācijas (A) un lapu Ca koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.

raksturīgs būtiski zemāks šī minerālelementa saturs jūlijā, augustā un septembrī.

Vidējais augsnes Ca saturs būtiski nemainījās veģetācijas sezonas laikā, bet varēja novērot samērā lielas atšķirības satura ziņā starp atsevišķiem parauglaukumiem (3.3.-7. A attēls). Līdzīgi tam, augsnes Mg koncentrācija būtiski nemainījās veģetācijas sezonas laikā (3.3.-8. A attēls). Pretēji Ca un Mg, S koncentrācija augsnē bija visvariablākā no visiem elementiem, un tas izpaudās gan telpā, gan laikā (3.3.-9. A attēls). *Plantago* lapas uzkrāja palielinātas koncentrācijas Ca, Mg un S, salīdzinot ar citām sugām. Ca gadījumā šis efekts bija novērojams maijā, jūnijā un jūlijā (3.3.-7. B attēls), Mg



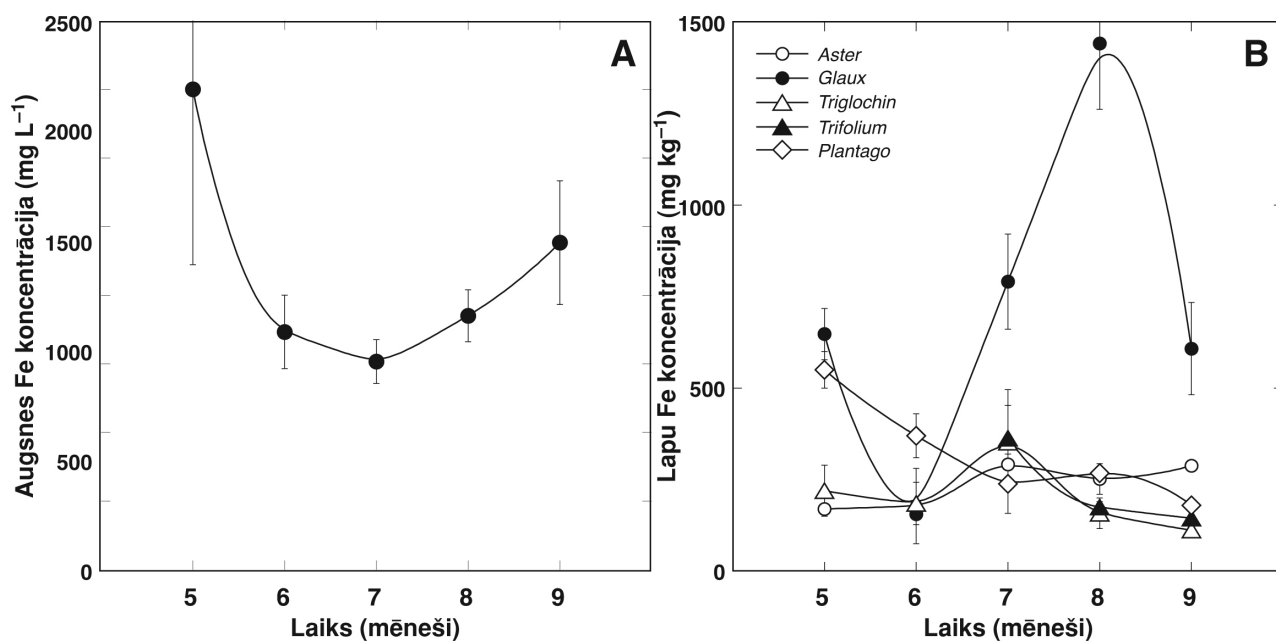
3.3.-8. attēls. Vidējās augsnes Mg koncentrācijas (A) un lapu Mg koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.



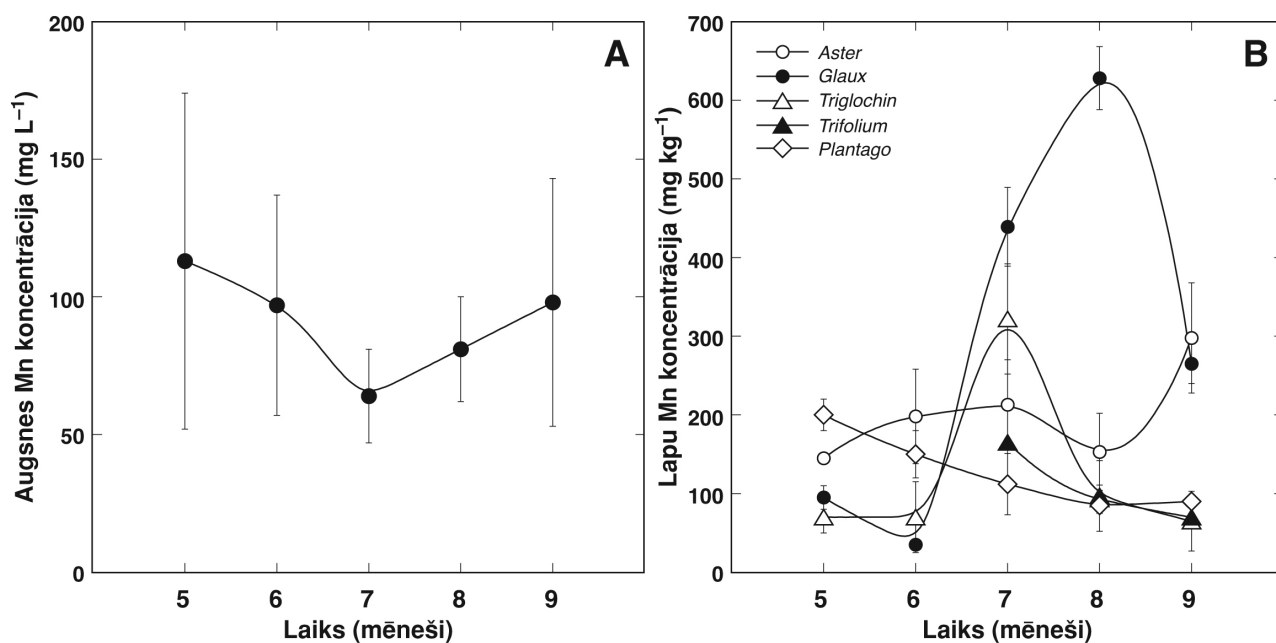
3.3.-9. attēls. Vidējās augsnes S koncentrācijas (A) un lapu S koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.

gadījumā – maijā un jūnijā (3.3.-8. B attēls), bet S gadījumā – no maija līdz augustam (3.3.-9. B attēls).

Augsnes Fe koncentrācija bija augsta maijā, saglabājās zemā līmenī no jūnija līdz augustam un nedaudz palielinājās atkal septembrī (3.3.-10. A attēls). Savukārt, Mn koncentrācija augsnē bija ļoti variabla pa parauglaukumiem, ar tendenci samazināties jūlijā (3.3.-11. A attēls). *Glaux* uzkrāja ievērojami palielinātas koncentrācijas Fe un Mn no jūlija līdz septembrim, salīdzinot ar citām sugām (3.3.-10. B un 3.3.-11. B attēls). Maksimālās koncentrācijas augustā bija septiņas un sešas reizes augstākas nekā vidējās vērtības citu sugu augiem, attiecīgi Fe un Mn gadījumā. Neliels



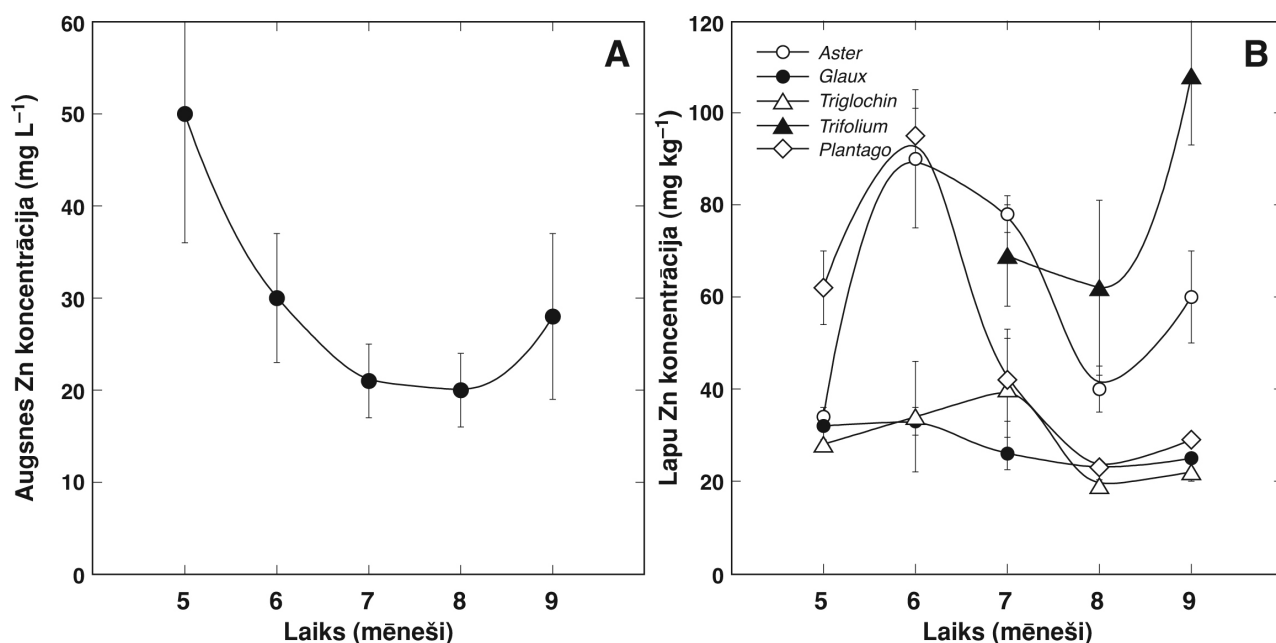
3.3.-10. attēls. Vidējās augsnes Fe koncentrācijas (A) un lapu Fe koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.



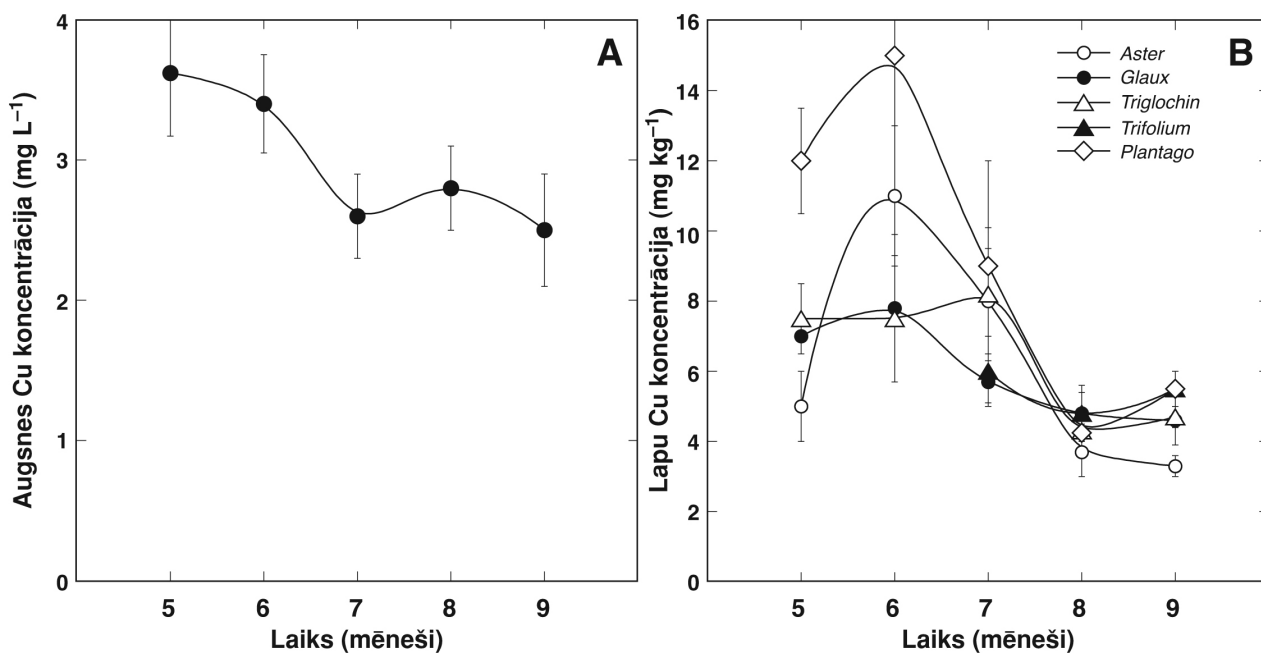
3.3.-11. attēls. Vidējās augsnes Mn koncentrācijas (A) un lapu Mn koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.

Fe koncentrācijas pieaugums bija vērojams arī *Plantago* augu lapās maijā un jūnijā (3.3.-10 B attēls). Pārējām sugām būtiskas Fe satura atšķirības netika novērotas. Pretstatā tam, palielināta Mn koncentrācija bija novērojama *Triglochin* jūlijā, kā arī *Aster* no jūlija līdz septembrim (3.3.-11. B attēls).

Augsnes Zn koncentrācijas dinamikai veģetācijas sezonas laikā varēja vērot līdzīgu tendenci, kā K un Fe gadījumā (3.3.-12. A attēls). Augu lapu Zn satura izmaiņas veģetācijas perioda laikā ievērojami atšķirās dažādām augu sugām (3.3.-12. B attēls). *Aster* un *Trifolium* bija raksturīgs augsts Zn līmenis



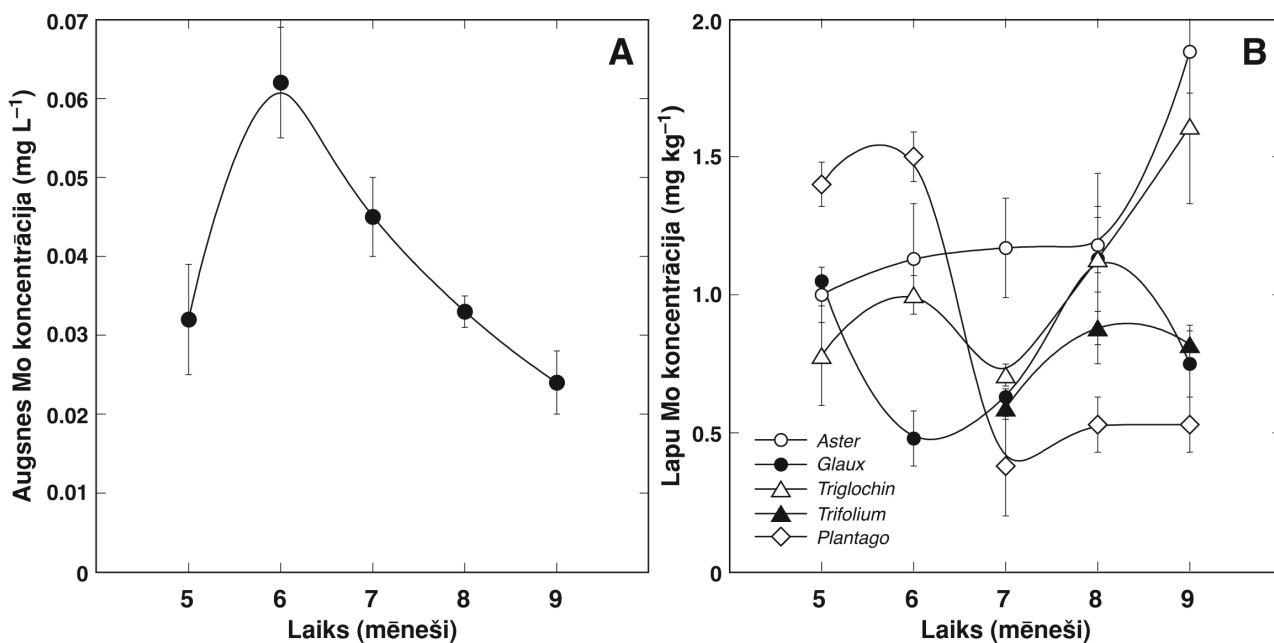
3.3.-12. attēls. Vidējās augsnes Zn koncentrācijas (A) un lapu Zn koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.



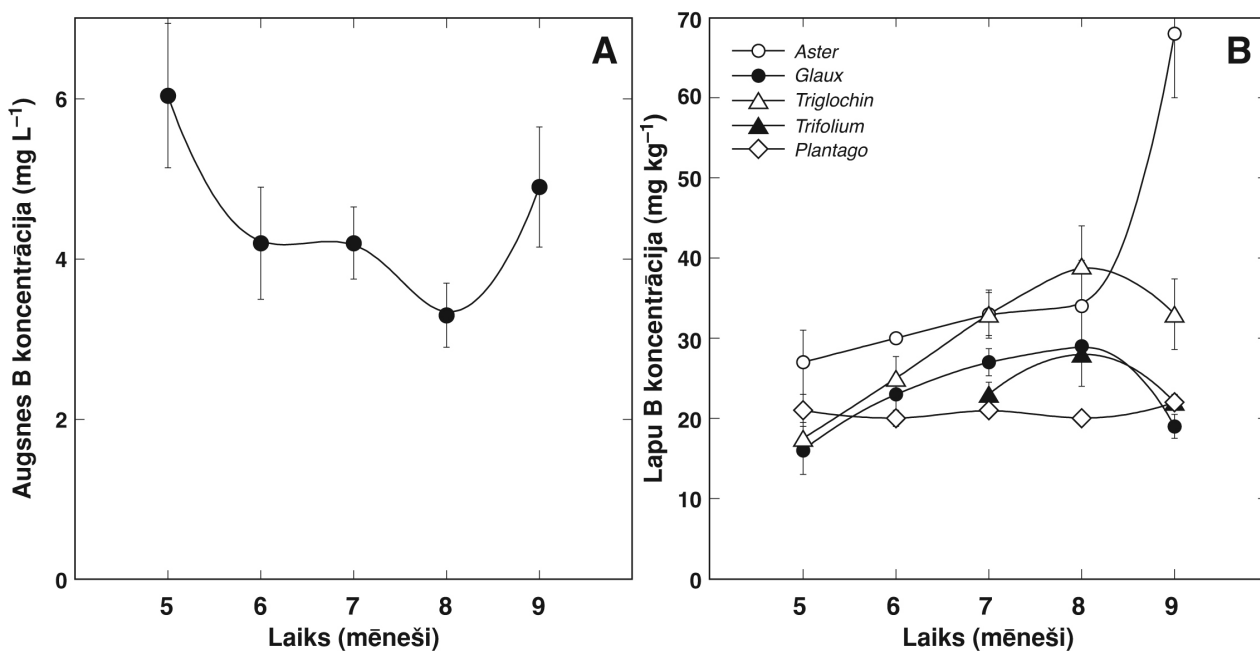
3.3.-13. attēls. Vidējās augsnes Cu koncentrācijas (A) un lapu Cu koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.

jūnijā - augustā, ar palielinājumu septembrī. Savukārt, *Plantago* gadījumā salīdzinoši augstajai Zn koncentrācijai maijā un jūnijā sekoja kritums jūlijā līdz pārējo divu sugu (*Glaux* un *Triglochin*) līmenim.

Mo koncentrācija augsnē bija zema maijā un pieauga jūnijā ar sekojošu pakāpenisku samazināšanos līdz septembrim (3.3.-14. A attēls). Augu lapu Mo koncentrācija bija visai variabla (3.3.-14. B attēls). Savukārt, augsnes B koncentrācijas izmaiņas sezonas laikā bija līdzīgas K, Fe un Zn



3.3.-14. attēls. Vidējās augsnes Mo koncentrācijas (A) un lapu Mo koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.

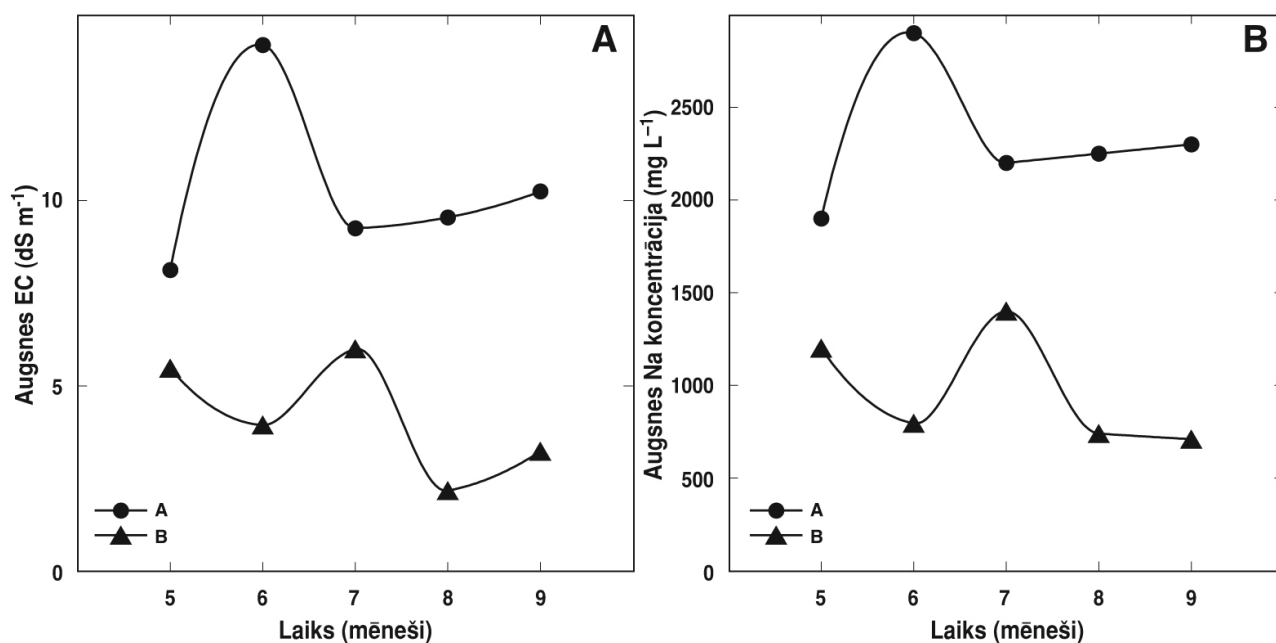


3.3.-15. attēls. Vidējās augsnes B koncentrācijas (A) un lapu B koncentrācijas izmaiņas dažādiem augiem (B) Liepājas ezera parauglaukumos veģetācijas sezonas laikā.

dinamikai (3.3.-15. A attēls). Augu lapu B saturs mainījās salīdzinoši maz, augstāka B koncentrācija bija raksturīga *Aster* un *Triglochin* augiem, ar īpaši krasu koncentrācijas pieaugumu *Aster* lapās septembrī (3.3.-15. B attēls).

Atsevišķā pētījumā noskaidroja augsnes sāļuma un minerālelementu sastāva izmaiņas divos *Glaux maritima* parauglaukumos ar dažādu jūras ietekmi Baltijas jūras Rīgas jūras līča krastā Mērsragā.

Parauglaukumiem bija atšķirīgs augsnes sāļums un tā izmaiņas veģetācijas perioda laikā (3.3.-



3.3.-16. attēls. Augsnes elektrovadītspējas (A) Na koncentrācijas (B) *Glaux maritima* parauglaukumos Mērsragā veģetācijas sezonas laikā.

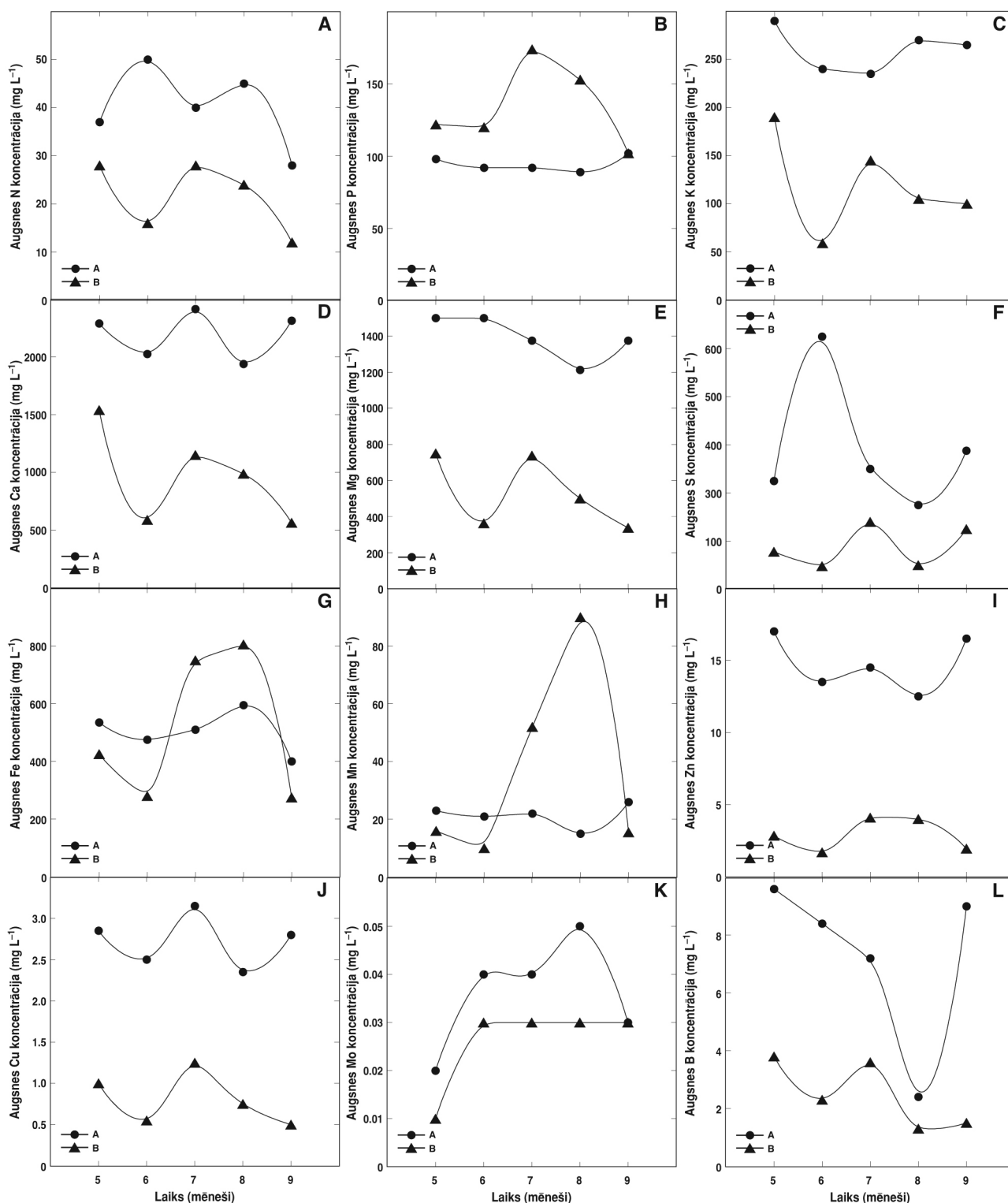
16. A attēls), ko atspoguļoja arī Na satura izmaiņas augsnē (3.3.-16. B attēls). Būtiski atšķirās arī makroelementu un mikroelementu koncentrācijas augsnē. Salīdzinoši vairāk jūras ietekmētajā parauglaukumā A līdztekus augstākam augsnes sāļumam bija arī augstākas gandrīz visu elementu koncentrācijas, izņemot P, Fe un Mn (3.3.-2. tabula). Vislielākās atšķirības bija Mg (mazāk nekā 3 reizes), Zn (5 reizes), Cu (vairāk nekā 3 reizes), B (3 reizes) saturā. Vidējās Na un Cl koncentrācijas parauglaukumā A bija 2.4 un 2.5 reizes lielākas, atbilstoši, nekā parauglaukumā B. Augstāko jonu saturu parauglaukumā A atspoguļoja arī 2.6 reizes augstākā elektrovadītspēja un skābāka augsnes reakcija. Sezonas laikā augsnes sāļums parauglaukumos būtiski mainījās, ko parādīja gan augsnes elektrovadītspējas, gan Na un Cl jonu izmaiņas.

Sezonālās dinamikas analīzes 12 minerālelementu saturam divos *Glaux maritima* parauglaukumos parādīja būtisku sezonālo heterogenitāti līdztekus jau iepriekš novērotajai telpiskajai heterogenitātei (3.3.-17. attēls). Varētu domāt, ka augstāks N, K, Ca, Mg, S, Zn, Cu un B līmenis parauglaukumā A, salīdzinot ar parauglaukumu B, varētu būt saistīts ar jūras ūdens applūšanas ilglaicīgo ietekmi. Savukārt, parauglaukumā B īslaicīgā jūras ietekme bija redzama N un S (visizteiktāk) augsnes satura dinamikās, kur īslaicīgi maksimumi sakrita ar augsnes sāļuma maksimumiem. Savukārt, parauglaukumā B principiāli līdzīgās dinamikas vairākiem minerālelementiem augsnē (N, K, Ca, Mg, S, Cu, B) ar izteiktu maksimumu jūlijā, kas sakrita ar augsnes sāļuma un Na koncentrācijas palielināšanos, norāda uz iespējamo īslaicīgo applūšanas ar jūras ūdeni ietekmi.

Fe un Mn satura dinamikas parauglaukumos būtiski atšķirās no citu minerālelementu dinamikām (3.3.-17. G un H attēls). Pirmkārt, abiem elementiem parauglaukumā B bija raksturīga augstāka

3.3.-2. tabula. Augsnes īpašības un makroelementu un mikroelementu, kā arī Cl un Na koncentrācijas (mg l^{-1}) divos Mērsraga parauglaukumos ar *Glaux maritima*. Rezultāti ir vidējie no piecām neatkarīgām analīzēm katrā parauglaukumā sezonas laikā \pm SE. *, statistiski būtiskas atšķirības ($P = 0.05$)

Parametrs	A	B
pH*	6.2 \pm 0.1	6.5 \pm 0.1
Elektrovadītspēja (dS m^{-1})*	10.8 \pm 1.1	4.2 \pm 0.7
N*	40 \pm 3.7	21.6 \pm 3.3
P*	94.6 \pm 2.4	134.2 \pm 12.9
K*	260 \pm 10	120 \pm 22
Ca*	2195 \pm 91	965 \pm 183
Mg*	1393 \pm 53	538 \pm 89
S*	293 \pm 61	88 \pm 19
Fe	503 \pm 32	507 \pm 114
Mn	21.4 \pm 1.8	36.7 \pm 15.3
Zn*	14.8 \pm 0.9	2.9 \pm 0.5
Cu*	2.7 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1
Mo*	0.04 \pm 0.00	0.03 \pm 0.0
B*	7.3 \pm 1.3	2.5 \pm 0.5
Na*	2310 \pm 163	969 \pm 139
Cl*	2838 \pm 280	1132 \pm 200



3.3.-17. attēls. Augsnes N (A), P (B), K (C), Ca (D), Mg (E), S (F), Fe (G), Mn (H), Zn (I), Cu (J), Mo (K) un B (L) koncentrācijas *Glaux maritima* parauglaukumos Mērsragā veģetācijas sezonas laikā.

koncentrācija, salīdzinot ar parauglaukumu A. Otrkārt, Fe un Mn parauglaukumā B bija novērojams izteikts koncentrācijas pieaugums jūlijā un augustā, ar sekojošu samazinājumu septembrī. Bez tam, šiem elementiem parauglaukumā A nebija raksturīgas ar augsnes sāļuma pieaugumu saistāmas koncentrācijas izmaiņas. Atšķirīgas koncentrāciju dinamikas parauglaukumā A bija novērojamas arī Mg, Mo un B gadījumā (3.3.-17. E, K un L).

3.4. NaCl ietekme uz *Aster tripolium* un *Hydrocotyle vulgaris* minerālo barošanas

Laboratorijas eksperimentā ar *Aster tripolium* un *Hydrocotyle vulgaris* kontrolējamās apstākļos konstatēja, ka augiem augot kontroles variantā (bez NaCl pievienošanas laistīšanas ūdenim) *H. vulgaris* uzkrāja ievērojami augstākas N, Ca, Mg, Fe Mn un Zn koncentrācijas lapu plātnēs, salīdzinot ar *A. tripolium* lapu audiem (3.4.-1. tabula). Minerālelementu koncentrācijas *H. vulgaris* audos samazinājās virzienā lapu plātnes > lapu kāti > stoloni tādiem elementiem kā N, Ca, Mg, S, Fe, Mn, un Zn. Turpretī, K koncentrācija bija augstāka *H. vulgaris* stolonos un lapu kātos, salīdzinot ar lapu plātnēm. Pretēji tam, *A. tripolium* lapu audi visu elementu koncentrācijas bija augstākas, salīdzinot ar saknēm, izņemot Mg, Fe, Zn un Cu.

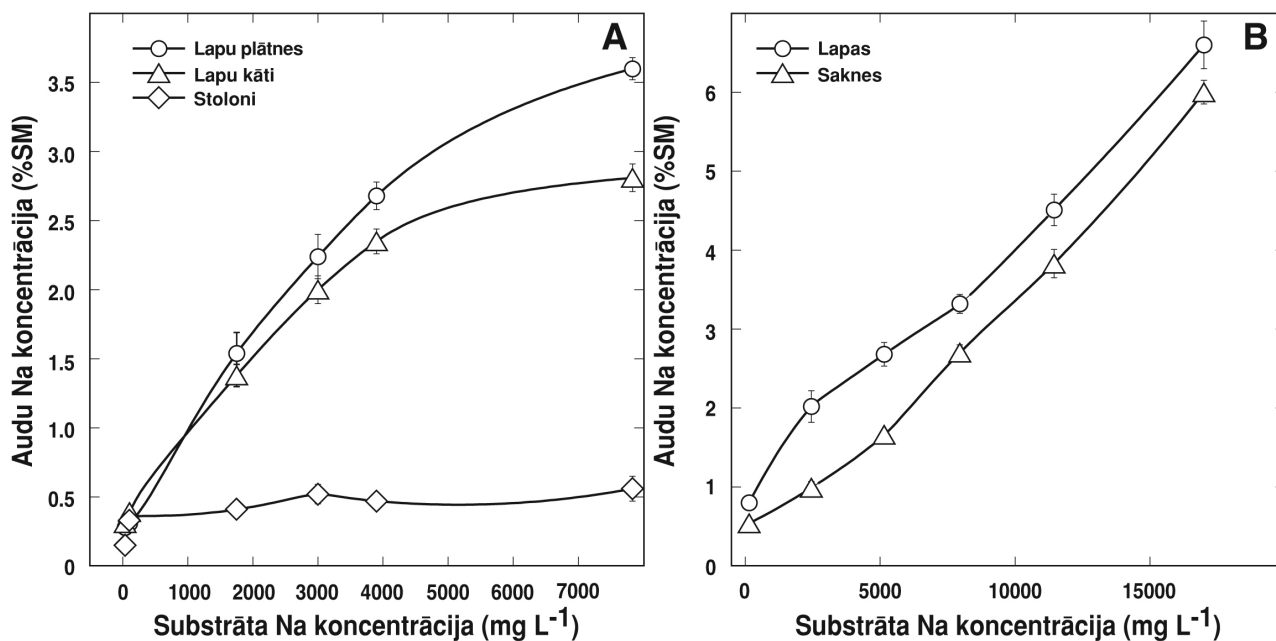
Augu laistīšana ar NaCl šķīdumu izraisīja paaugstinātu substrāta sāļainību, kas lineāri pieauga, palielinoties laistīšanai izmantotā šķīduma NaCl koncentrācijai. Substrāta sāļainības pieaugums izsauca Na (3.4.-1. attēls) un Cl (3.4.-2. attēls) jonu uzkrāšanos abu pētāmo sugu audos. Tomēr, bija novērojamas būtiskas atšķirības jonu uzņemšanas specifiskā dažādos *A. tripolium* un *H. vulgaris* audos. *H. vulgaris* augiem gan lapu plātnēs, gan lapu kātos Na un Cl jonu koncentrācija sasniedza piesātinājumu, substrāta jonu koncentrācijai esot aptuveni 4000 mg l⁻¹ (3.4.-1. A, 3.4.-2. A attēls). Savukārt, *H. vulgaris* stolonos Na un Cl jonu koncentrācija bija ievērojami zemākās koncentrācijās, tām pieaugot salīdzinoši nedaudz līdz ar jonu koncentrācijas substrātā pieaugumu.

Pretēji *H. vulgaris* gadījumam, *A. tripolium* sakņu un lapu audos novēroja lineāru Na un Cl jonu koncentrācijas pieaugumu, substrāta sāļainībai palielinoties līdz 17 000 mg l⁻¹ Na (3.4.-1. B attēls) un 22 000 mg l⁻¹ Cl (3.4.-2. B attēls) gadījumā.

Sāļainības paaugstināšanās substrātā izraisīja gandrīz lineāru pētāmās sugas *H. vulgaris* lapu plātņu, lapu kātu un stolonu sausās masas samazināšanos (3.4.-3. A attēls). Savukārt, neliela Na un Cl jonu koncentrācija laistīšanas šķīdumā (līdz 100 mM) neatstāja būtisku iespaidu uz *A. tripolium* lapu sausās masas veidošanos, bet augstākas koncentrācijas (virs 100 mM) ievērojami samazināja lapu sauso masu (3.4.-3. B attēls) līdzīgi kā *H. vulgaris* gadījumā. Turpretī, zema NaCl koncentrācija (līdz

3.4.-1. tabula. Minerālelementu koncentrācijas dažādos *Aster tripolium* un *Hydrocotyle vulgaris* orgānos kontroles apstākļos audzētiem augiem. Rezultāti izteikti attiecībā pret sauso masu

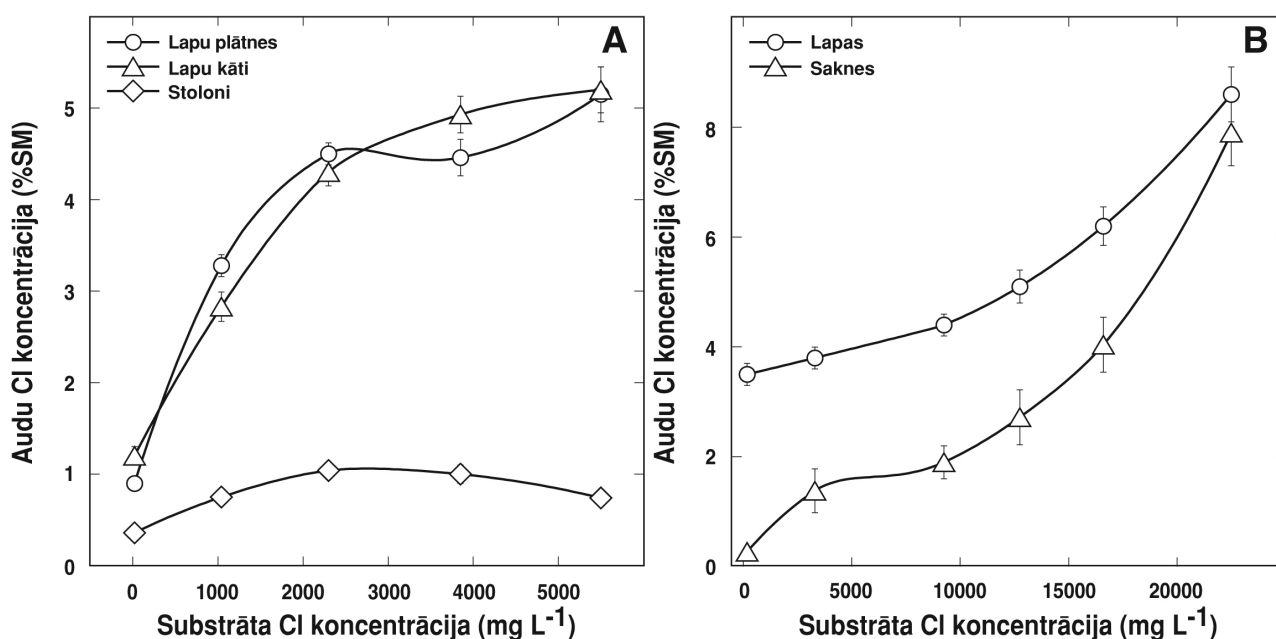
Minerālelementi	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>			<i>Aster tripolium</i>	
	Lapu plātnes	Lapu kāti	Stoloni	Lapas	Saknes
Makroelementi (%)					
N	2.00 ± 0.06	1.35 ± 0.08	1.00 ± 0.09	1.25 ± 0.03	0.90 ± 0.02
P	0.32 ± 0.03	0.40 ± 0.02	0.36 ± 0.02	0.39 ± 0.04	0.29 ± 0.03
K	2.14 ± 0.15	6.40 ± 0.16	3.98 ± 0.10	3.24 ± 0.10	0.90 ± 0.03
Ca	4.10 ± 0.11	1.90 ± 0.14	0.39 ± 0.02	0.96 ± 0.04	0.37 ± 0.02
Mg	0.65 ± 0.03	0.28 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.35 ± 0.01	0.29 ± 0.02
S	0.34 ± 0.02	0.07 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.43 ± 0.02	0.21 ± 0.01
Mikroelementi (mg kg ⁻¹)					
Fe	142 ± 3	56 ± 6	44 ± 4	60 ± 2	225 ± 3
Mn	90 ± 3	19 ± 1	8 ± 1	32 ± 2	11 ± 1
Zn	150 ± 4	48 ± 4	24 ± 3	26 ± 1	30 ± 2
Cu	6.2 ± 0.4	3.4 ± 0.2	4.8 ± 0.2	6.8 ± 0.2	9.0 ± 0.3
Mo	2.2 ± 0.1	0.3 ± 0.0	0.3 ± 0.0	2.7 ± 0.2	1.3 ± 0.2
B	30 ± 2	10 ± 1	14 ± 1	28 ± 2	7 ± 1



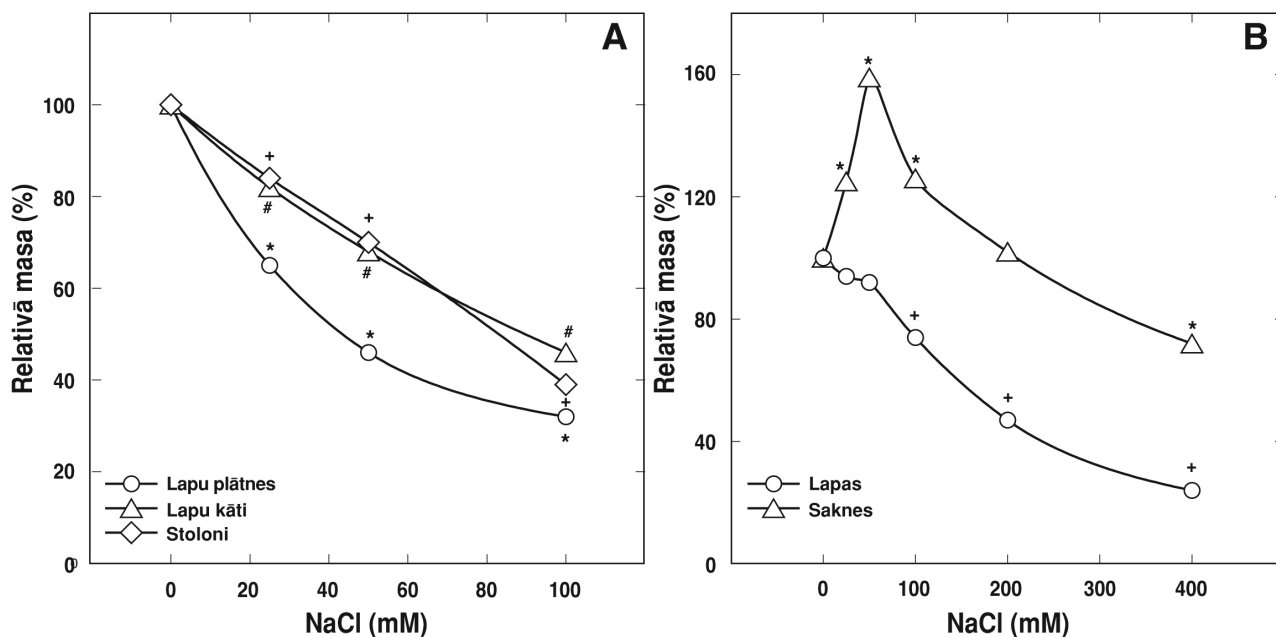
3.4.-1. attēls. Na koncentrācijas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, pieaugot Na koncentrācijai substrātā.

100 mM) stimulēja *A. tripolium* sakņu sausās masas veidošanos, būtiskam masas samazinājumam parādoties tikai 400 mM NaCl koncentrācijā laistīšanas šķīdumā.

Slāpekļa koncentrācija palielinājās visos *H. vulgaris* orgānos, NaCl koncentrācijai sasniedzot 100 mM (3.4.-4. A attēls). Turpretī, tikai 100 mM NaCl apstrādes variantā konstatēja N koncentrācijas palielināšanos *A. tripolium* lapās (3.4.-4. B attēls). Savukārt, pretēji lapām, saknēs novēroja N koncentrācijas samazināšanos *A. tripolium* augiem, kam augsnē pievadīts 25 līdz 200 mM NaCl šķīdums.



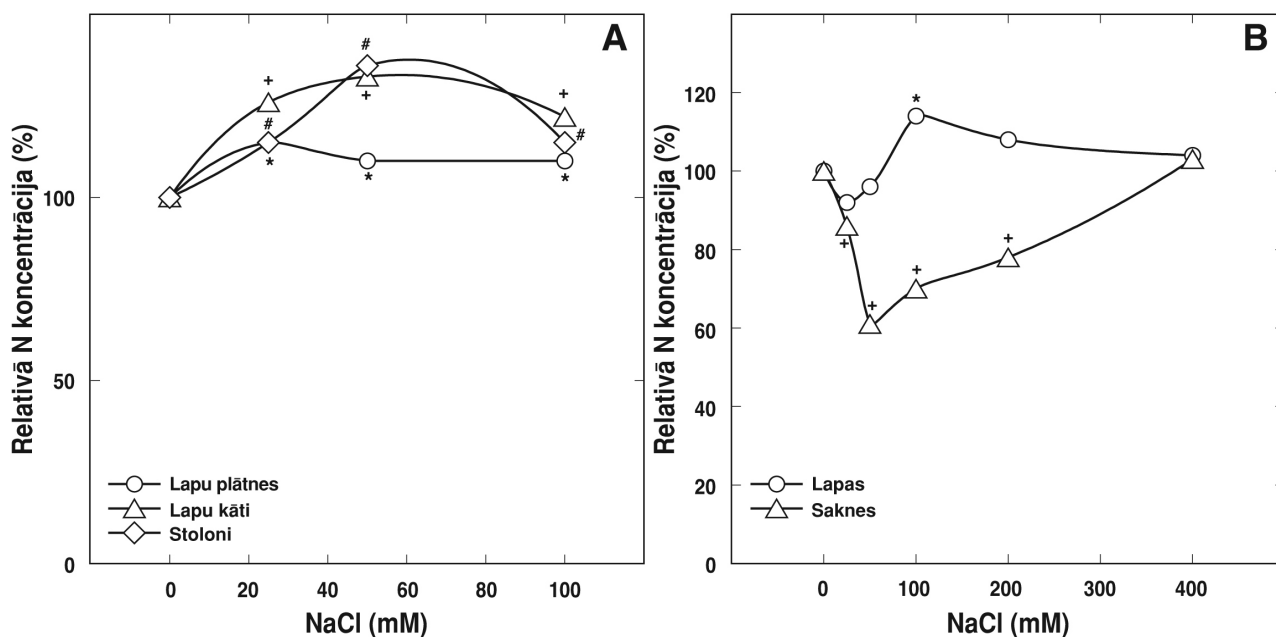
3.4.-2. attēls. Cl koncentrācijas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, pieaugot Cl koncentrācijai substrātā.



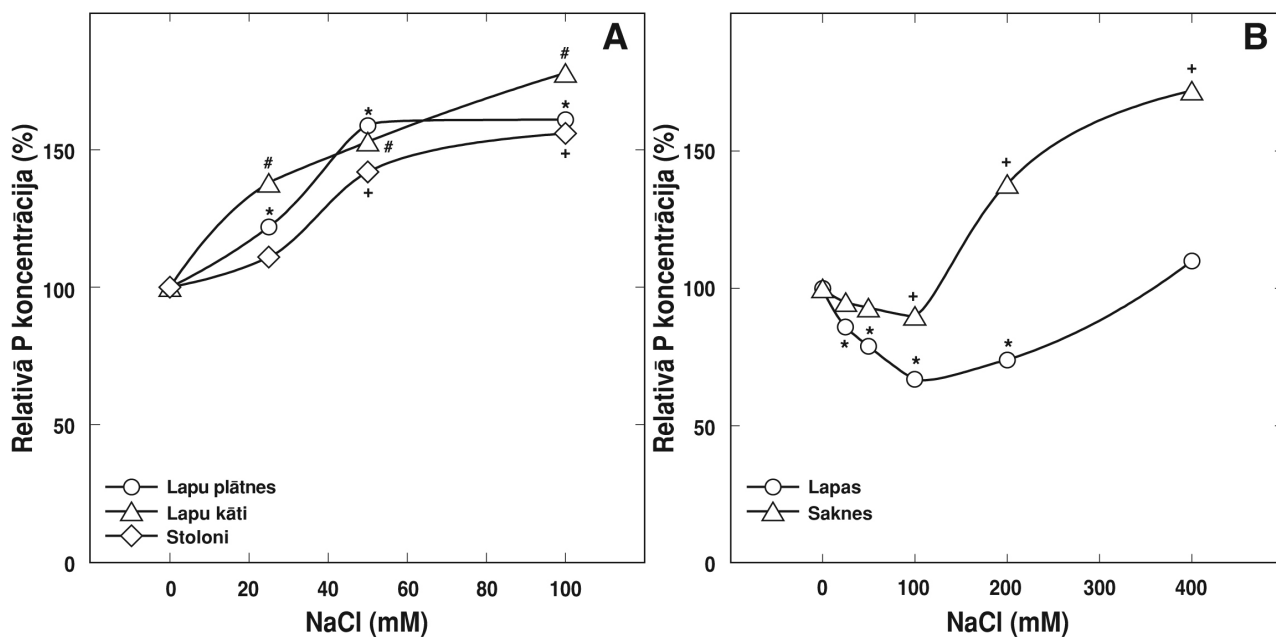
3.4.-3. attēls. Sausās masas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, laistīšanai izmantojot šķīdumu ar dažādu NaCl koncentrāciju. *, #, +, statistiski nozīmīgas atšķirības, salīdzinot ar kontroles variantu ($P < 0.01$).

Palielinoties substrāta NaCl koncentrācijai konstatēja statistiski būtisku P satura pieaugumu visos *H. vulgaris* orgānu audos (3.4.-5. A attēls). Turpretī, *A. tripolium* lapās P koncentrācija samazinājās apstrādes variantos no 25 līdz 200 mM NaCl, kamēr saknēs novēroja P satura pieaugumu no 200 līdz 400 mM NaCl (3.4.-5. B attēls).

Kālija satura izmaiņas *H. vulgaris* augā pie augošanas substrāta sāļainības mainījās atkarībā no analizējamā auga orgāna. K satura samazināšanos paaugstinātas substrāta sāļainības ietekmē konstatēja *H. vulgaris* lapu plātnēs, bet palielināšanos – auga lapu kātos, savukārt, stolonos nebija novērojamas



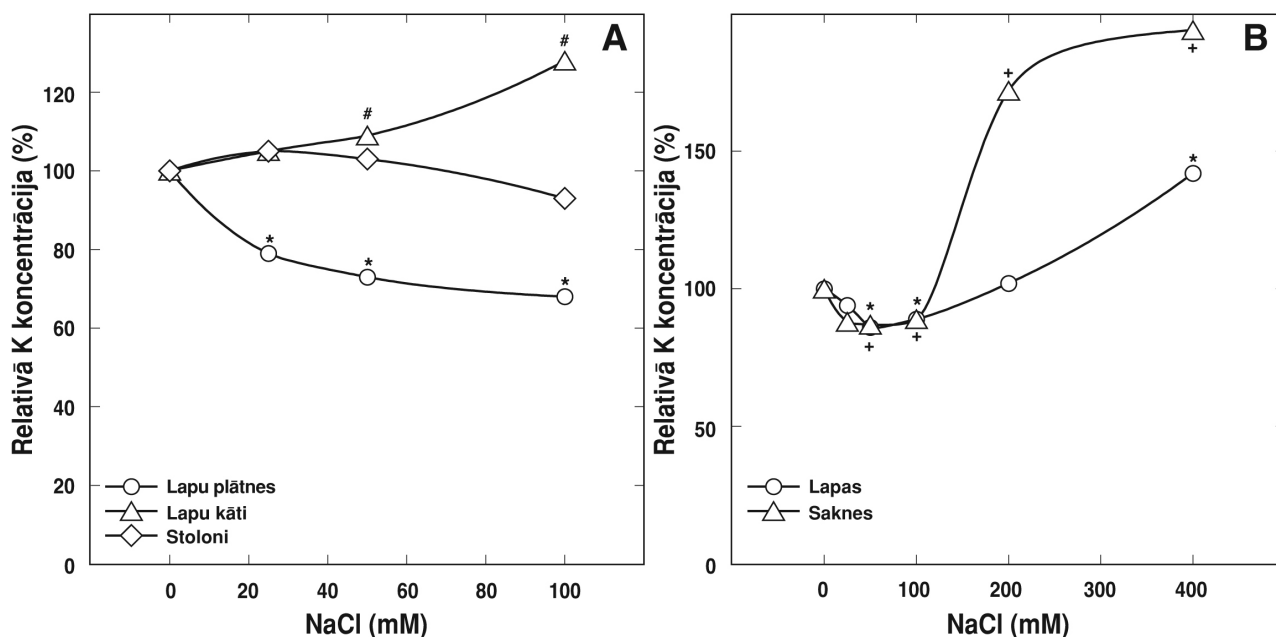
3.4.-4. attēls. N koncentrācijas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, laistīšanai izmantojot šķīdumu ar dažādu NaCl koncentrāciju. *, #, +, statistiski nozīmīgas atšķirības, salīdzinot ar kontroles variantu ($P < 0.01$).



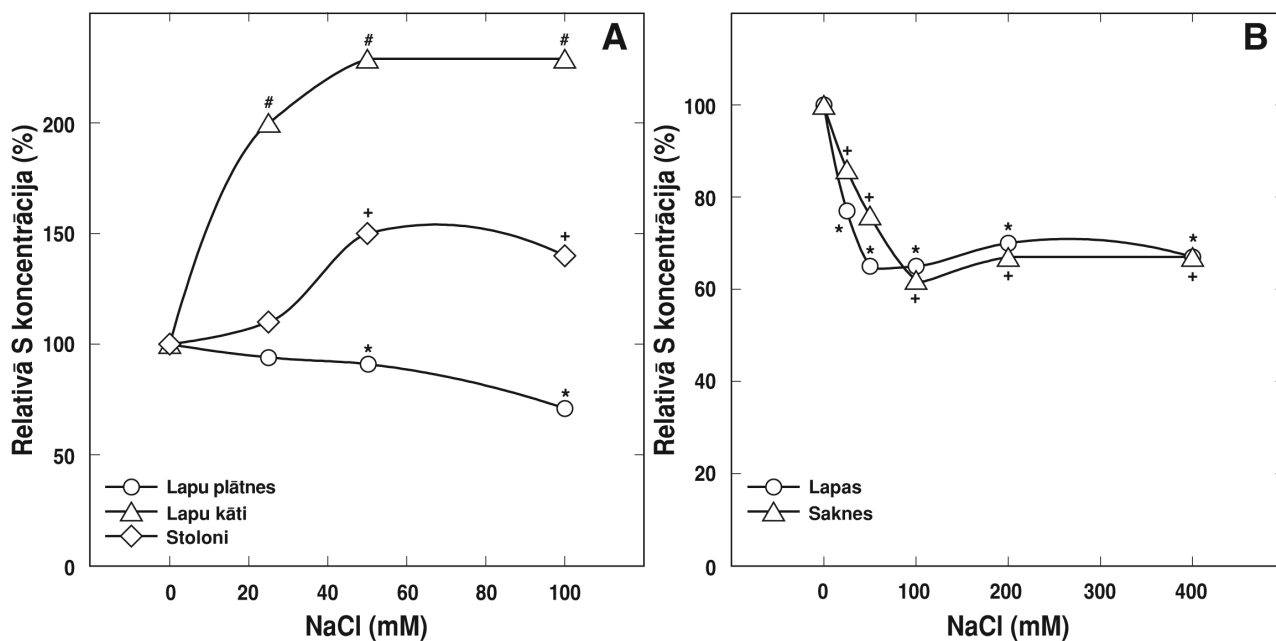
3.4.-5. attēls. P koncentrācijas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, laistīšanai izmantojot šķīdumu ar dažādu NaCl koncentrāciju. *, #, +, statistiski nozīmīgas atšķirības, salīdzinot ar kontroles variantu ($P < 0.01$).

būtiskas K koncentrācijas izmaiņas (3.4.-6. A attēls). Turpretī, gan *A. tripolium* lapās, gan saknēs pie Na Cl koncentrācijas laistīšanas šķīdumā no 50 līdz 100 mM novēroja nelielu, bet būtisku K satura samazinājumu, savukārt, substrāta sāļainībai tālāk paaugstinoties, K koncentrācija pētītajos augu orgānos palielinājās (3.4.-6. B attēls).

Paaugstināta substrāta sāļainība izraisīja nelielu, bet statistiski būtisku Ca koncentrācijas samazināšanos *H. vulgaris* lapu plātnēs un tās palielināšanos lapu kātos (rezultāti nav parādīti). Turpretī, *A. tripolium* lapās un saknēs netika konstatētas būtiskas izmaiņas Ca koncentrācijā (rezultāti



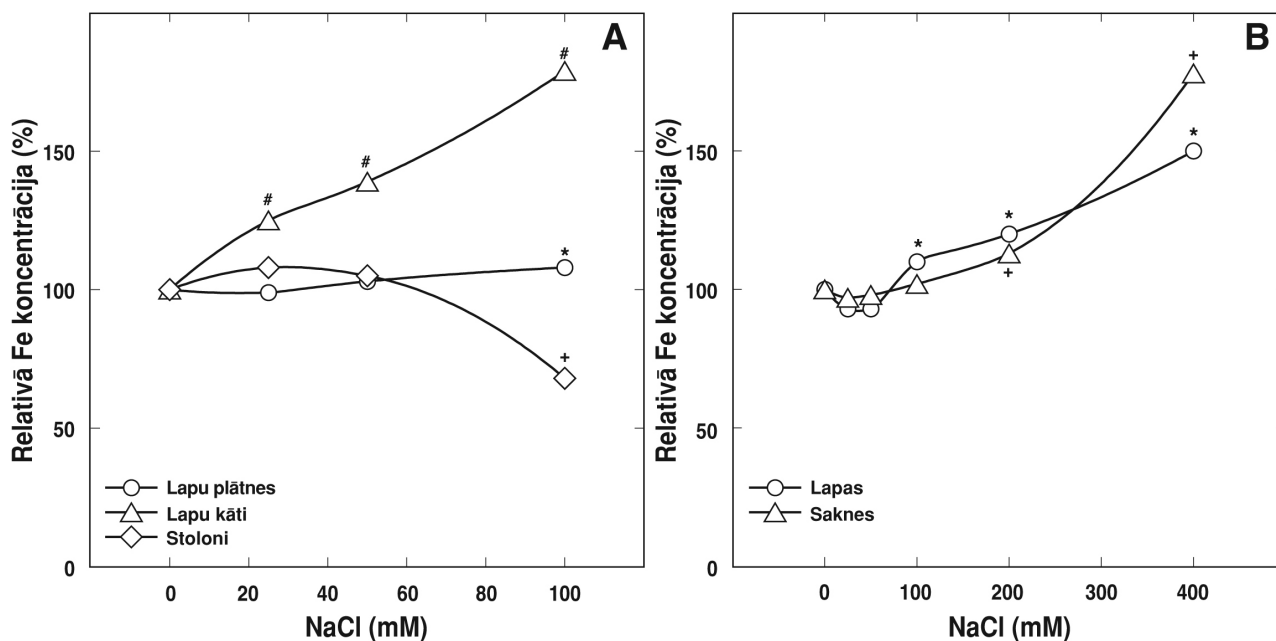
3.4.-6. attēls. K koncentrācijas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, laistīšanai izmantojot šķīdumu ar dažādu NaCl koncentrāciju. *, #, +, statistiski nozīmīgas atšķirības, salīdzinot ar kontroles variantu ($P < 0.01$).



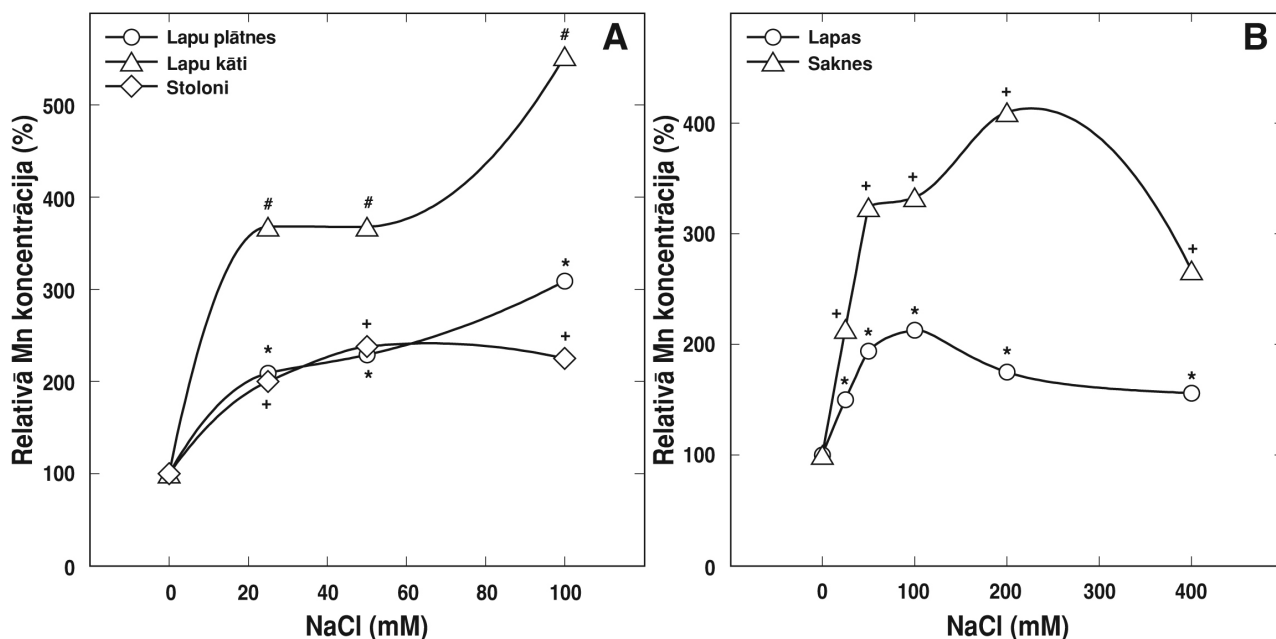
3.4.-7. attēls. S koncentrācijas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, laistīšanai izmantojot šķīdumu ar dažādu NaCl koncentrāciju. *, #, +, statistiski nozīmīgas atšķirības, salīdzinot ar kontroles variantu ($P < 0.01$).

nav parādīti). Arī Mg saturs *H. vulgaris* lapu kātos un stolonos, kā arī *A. tripolium* lapās un saknēs būtiski nemainījās (rezultāti nav parādīti). Vienīgā būtiskā atšķirība bija Mg satura samazinājums *H. vulgaris* lapu plātnēs paaugstinātas NaCl koncentrācijas ietekmē.

Vislielākās no sugas atkarīgās minerālās barošanās īpatnības novēroja S koncentrācijas izmaiņas augu audos NaCl ietekmē. *H. vulgaris* lapu plātnēs bija raksturīga S satura samazināšanās apstrādes variantos no 50 līdz 100 mM NaCl, bet lapu kātos šāda apstrāde izraisīja vairāk nekā divkārtēju S satura palielināšanos (4.-7. A attēls). Pretēji novērojumi attiecas uz *A. tripolium*, kur, paaugstinoties



3.4.-8. attēls. Fe koncentrācijas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, laistīšanai izmantojot šķīdumu ar dažādu NaCl koncentrāciju. *, #, +, statistiski nozīmīgas atšķirības, salīdzinot ar kontroles variantu ($P < 0.01$).



3.4.-9. attēls. Mn koncentrācijas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, laistīšanai izmantojot šķīdumu ar dažādu NaCl koncentrāciju. *, #, +, statistiski nozīmīgas atšķirības, salīdzinot ar kontroles variantu ($P < 0.01$).

augšnes sāļainībai, S koncentrācija būtiski samazinājās gan augu lapās, gan saknēs (4.-7. B attēls).

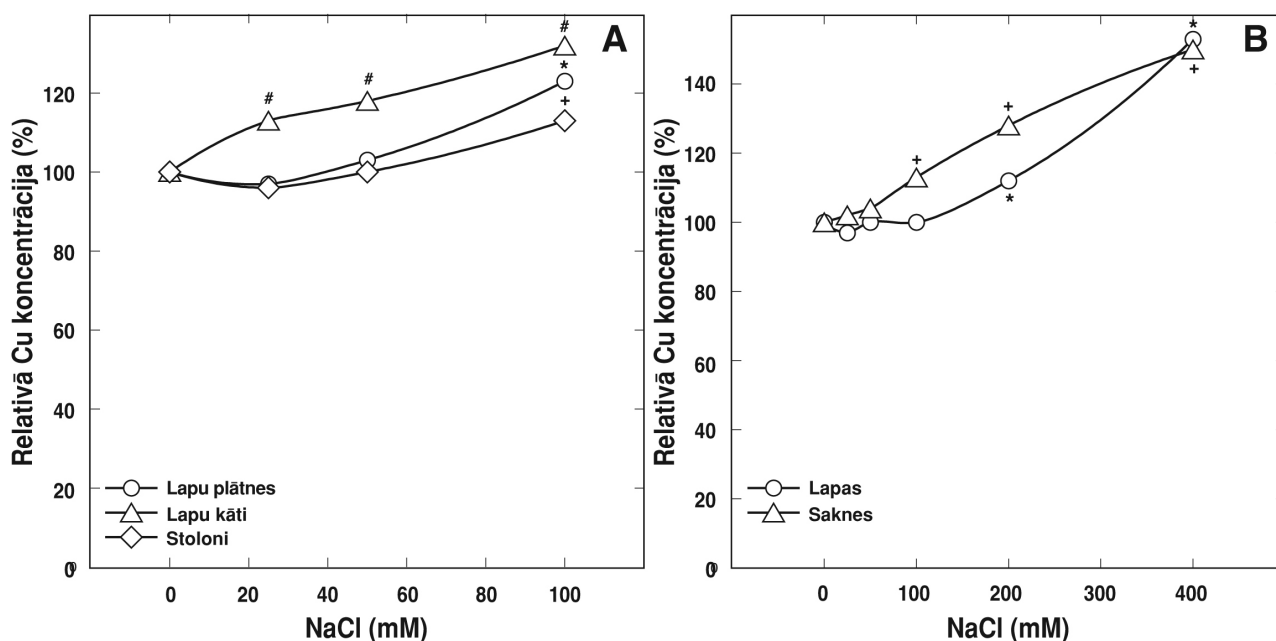
Līdzīgi makroelementiem, paaugstināta augšnes sāļainībai izraisīja būtiskas izmaiņas mikroelementu uzņemšanā pētāmajās augu sugās *H. vulgaris* un *A. tripolium*.

NaCl apstrādes ietekmē konstatēja visai nelielas Fe koncentrācijas izmaiņas *H. vulgaris* lapu plātnēs un stolonos, kur NaCl koncentrācija 100 mM salīdzinoši maz veicināja Fe uzņemšanu lapu plātnēs, bet samazināja to stolonos (4.-8. A attēls). Savukārt, *H. vulgaris* lapu kātos NaCl ietekmē bija novērojams lineārs Fe koncentrācijas pieaugums līdz ar laistīšanai izmantotā NaCl šķīduma koncentrācijas palielināšanos. Arī *A. tripolium* gadījumā pieaugoša NaCl koncentrācija izsauca Fe koncentrācijas palielināšanos gan auga saknēs, gan lapās (4.-8. B attēls). Šis efekts gan nebija novērojams līdz 50 mM NaCl koncentrācijai lapās un līdz 100 mM – saknēs.

No mikroelementiem vislielākā NaCl ietekme bija novērojama uz Mn uzņemšanu pētāmo sugu audos. NaCl ietekmē Mn koncentrācija palielinājās abu augu sugu visos pētāmajos orgānos (4.-9. A un B attēls). Vislielākais Mn koncentrācijas pieaugums bija *H. vulgaris* lapu kātos 100 mM NaCl apstrādes variantā – Mn koncentrācija palielinājās piecas reizes, salīdzinot ar kontroles variantu (bez NaCl) (4.-9. A attēls). Savukārt, *A. tripolium* gadījumā lielākais Mn koncentrācijas pieaugums (četras reizes) konstatēts auga saknēs NaCl koncentrācijā 200 mM (4.9B attēls), bet, NaCl koncentrācijai tālāk palielinoties, Mn koncentrācijas pieaugums saknēs samazinājās.

Abu pētāmo sugu orgānos nenovēroja statistiski būtiskas Zn koncentrācijas izmaiņas NaCl ietekmē. NaCl ietekmē palielinājās Cu saturs abu augu sugu visu orgānu audos (4.-10. A un B attēls). Tomēr, izmaiņas *H. vulgaris* lapu plātnēs un stolonos no 25 līdz 50 mM NaCl un *A. tripolium* lapās (25 līdz 100 mM) un saknēs (25 līdz 50 mM) nebija statistiski būtiskas.

A. tripolium lapās konstatēja nelielu B koncentrācijas paaugstināšanos, kad laistīšanai izmantotā NaCl koncentrācijas šķīdumā bija 200 līdz 400 mM (rezultāti nav parādīti). *A. tripolium* audos



3.4.-10. attēls. Cu koncentrācijas izmaiņas *Hydrocotyle vulgaris* (A) un *Aster tripolium* (B) augu orgānos, laistīšanai izmantojot šķīdumu ar dažādu NaCl koncentrāciju. *, #, +, statistiski nozīmīgas atšķirības, salīdzinot ar kontroles variantu ($P < 0.01$).

nenovēroja būtiskas Mo izmaiņas NaCl ietekmē, pretēji *H. vulgaris*, kur konstatēja molibdēna koncentrācijas paaugstināšanos lapu kātos un stolonos (rezultāti nav parādīti).

3.5. NaCl un minerālelementu ietekme uz *Triglochin* augšanu un minerālo barošanu

Lai noteiktu minerālelementu sastāvu augsnē *Triglochin maritimum* dabiskajās atradnēs, analizēja augsnes paraugus 12 šādās vietās (3.5.-1. tabula). Galvenās augsnes īpatnības *T. maritimum* dabiskajās

3.5.-1. tabula. Augšņu minerālais sastāvs, pH un EC dabiskajās *Triglochin maritimum* atradnēs (1M HCl izvilkumā, mg l⁻¹). Ar sarkanu apzīmētos neņēma vērā vidējo vērtību aprēķinā 3.-3. tabulā

Parametrs	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
N	60	40	63	19	83	48	58	17	50	20	54	16
P	171	116	218	164	534	218	251	150	300	138	382	202
K	225	130	150	64	190	56	145	39	51	17	71	28
Ca	4525	1138	2013	13888	12638	10950	13025	8650	10930	9438	8563	9813
Mg	1500	738	1150	2500	2125	2250	2000	2250	2000	2125	1375	2000
S	575	275	300	425	1650	195	275	53	150	48	288	55
Fe	4050	720	1550	1300	4000	1035	2350	445	2000	430	1600	380
Mn	45	13	55	85	355	80	160	50	125	44	126	42
Zn	-	6	8	20	75	20	35	8	32	4	39	7
Cu	-	1.35	2.45	1.75	6.50	2.50	3.60	0.85	4.40	0.60	3.15	0.50
Mo	-	0.03	0.04	0.03	0.03	0.05	0.06	0.03	0.03	0.04	0.04	0.01
B	-	4.6	4.4	3.0	12.5	1.9	7.8	1.6	5.6	0.4	9.2	1.1
Na	-	1135	1250	650	1900	1700	1030	365	845	60	435	235
Cl	2110	1517	1910	880	2225	2180	1150	525	1025	375	350	325
pH	6.69	5.35	5.91	7.56	7.10	7.55	7.31	8.00	7.35	8.52	7.35	7.81
EC (dS m ⁻¹)	9.75	6.39	7.72	5.46	12.55	8.28	5.90	2.33	5.70	2.11	3.14	1.61

3.5.-2. tabula. Vidējās vērtības un intervāli minerālelementu saturam, pH, EC augsnē *Triglochin maritimum* dabiskajās atradnēs un ekeperimentā izmantoto variantu substrātos (mg l^{-1}). Iegūtie dati ir vērtības no 12 paraugiem trīs atkārtojumos

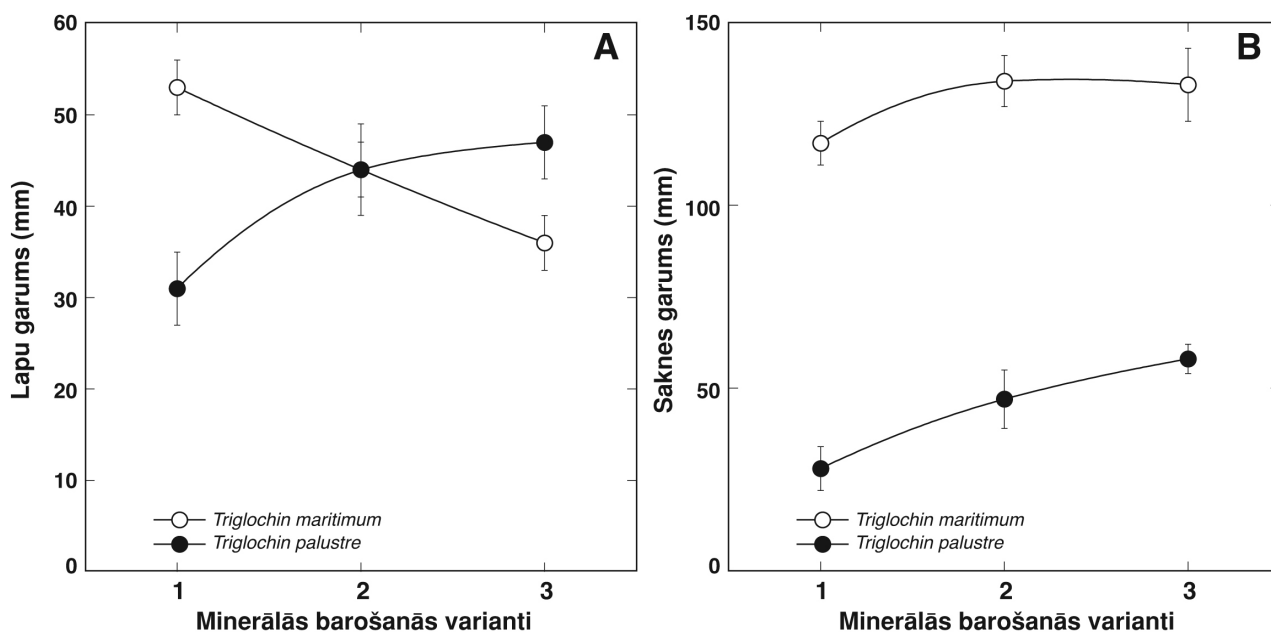
Parametrs	Vidējais dabiskajās atradnēs	Diapazons dabiskajās atradnēs	Variācijas koeficients (%)	Kontrole (1)	Kontrole / dabiskais (2)	Dabiskais (3)
Na	955 ± 177	235 ÷ 1900	59	0	500	900
Cl	1214 ± 217	325 ÷ 2225	62	0	700	1300
pH	7.2 ± 0.3	5.4 ÷ 8.5	12	-	-	-
EC	5.9 ± 1.0	1.6 ÷ 12.6	56	-	-	-
Makroelementi						
N	44 ± 6	16 ÷ 63	50	130	100	60
P	237 ± 35	116 ÷ 534	50	80	150	250
K	97 ± 20	17 ÷ 225	71	170	125	120
Ca	8798 ± 1207	4525 ÷ 13888	48	1100	5000	9000
Mg	1834 ± 152	738 ÷ 2500	29	200	1200	2200
S	357 ± 126	48 ÷ 1650	122	60	150	250
Mikroelementi						
Fe	1655 ± 368	380 ÷ 4050	77	60	800	1600
Mn	98 ± 26	13 ÷ 355	93	3.5	40	80
Zn	23 ± 7	6 ÷ 75	93	1.5	10	20
Cu	2.5 ± 0.6	0.5 ÷ 6.5	73	0.7	1.5	2.5
Mo	0.040 ± 0.004	0.01 ÷ 0.06	32	0.03	0.03	0.05
B	5 ± 1	0,4 ÷ 12.5	76	0.3	2.5	4.5

atradnēs bija zems N (46%) un P saturs (71%), kā arī ievērojams augsnes sāļums (Na un Cl saturs), salīdzinot ar optimālo minerālelementu saturu augsnē vairumam kultūraugu (3.5.-2. tabula). Turklāt, vairāku minerālelementu koncentrācijas salīdzinoši raksturojamas kā visai augstas, ieskaitot fosforu (313%), sēru (417%), varu (357%) un molibdēnu (167%). Svarīgi arī, ka atsevišķu elementu koncentrācijas starp atsevišķām atradnēm svārstījās ļoti lielās robežās (3.5.-2. tabula). Tā piemēram, variācijas koeficients tuvu 100% vai pat pāri tam bija raksturīgs S, Mn un Zn saturam augsnē. Vismazākās variācijas starp paraugiem (ap 30%) bija novērojamas Mg un Mo.

Savukārt vairāku elementu saturs, salīdzinot ar optimālo, konstatēts īpaši augsts (kalcijs – vairāk nekā 8 reizes, magnijs – 11 reizes, dzelzs – vairāk nekā 26 reizes, mangāns – vairāk nekā 22 reizes, bors – 15 reizes, cinks – vairāk nekā 13 reizes; 3.5.-2. tabula).

Bez tam, augstais Na (vidēji $955 \pm 177 \text{ mg l}^{-1}$) un Cl (vidēji $1214 \pm 217 \text{ mg l}^{-1}$) līmenis dabisko atradņu augsnēs norāda uz jūras ūdens nozīmīgo ietekmi uz pētāmo biotopu augsnes sastāvu. Pie tam, jāuzsver augstā minerālelementu koncentrācijas heterogenitāte pētāmās sugas dabisko atradņu augsnēs.

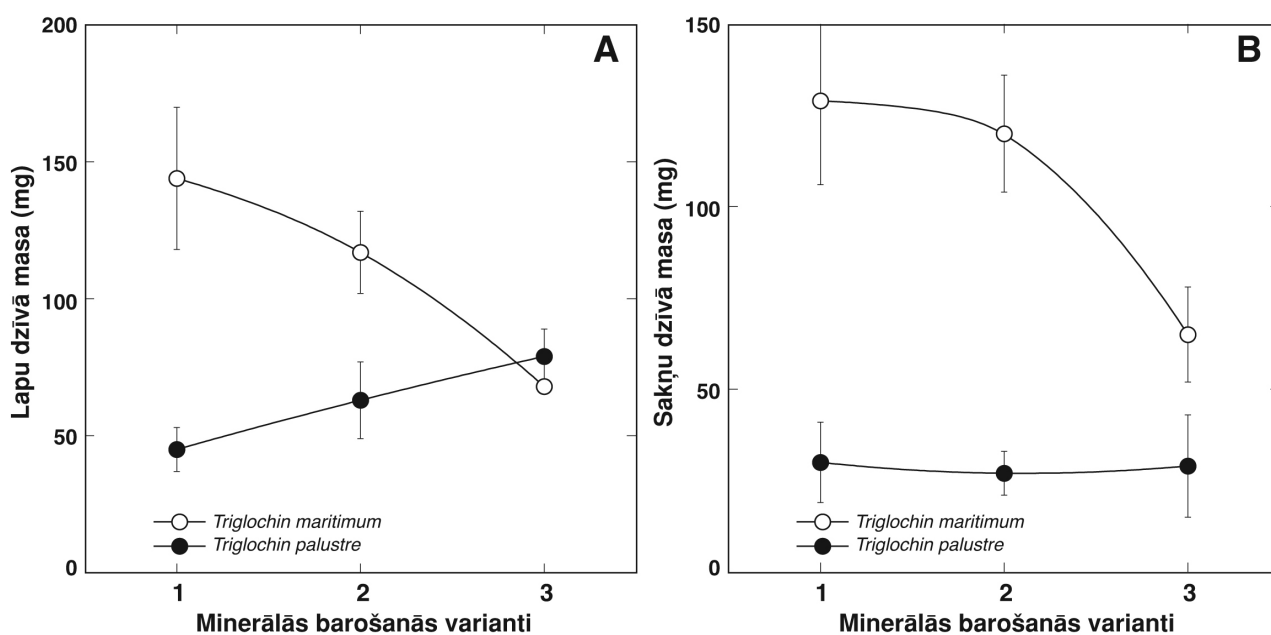
Tālākajā pētījumā ar divām *Triglochin* ģints sugām *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* kontrolētos apstākļos izmantoja trīs augsnes sastāvus, kas atšķīrās pēc minerālvielu satura tajos. Kā kontroli izmantoja vairumam kultūraugu optimālo minerālelementu sastāvu, bet divi eksperimentālie varianti bija dabiskajam minerālajam sastāvam līdzīgs variants, kā arī vidējais variants starp kontroles un šo sastāvu (3.5.-2. tabula).



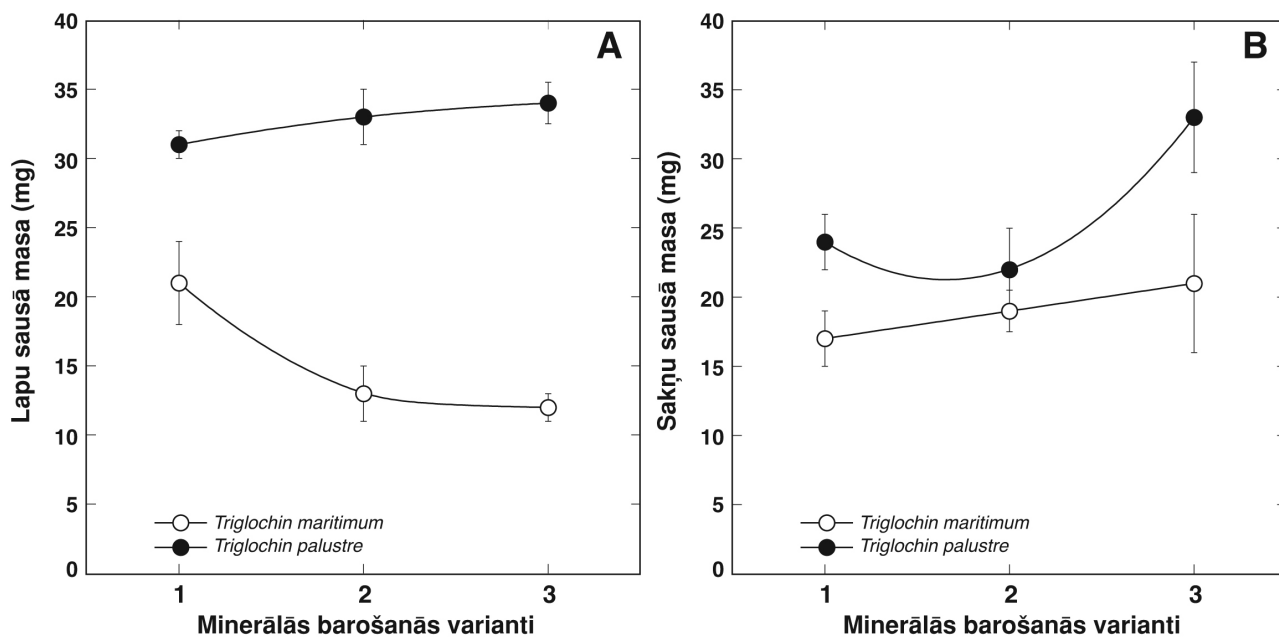
3.5.-1. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* lapu (A) un sakņu (B) garuma izmaiņas, audzējot augus substrātā ar dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

Visintensīvāko *T. maritimum* lapu augšanu novēroja 1. eksperimentālajā variantā, un tai bija tendence lineāri samazināties 3. variantā (dabisko apstākļu) virzienā (3.5.-1. A attēls). Savukārt, *T. palustre* gadījumā novēroja pretēju sakarību, visīsākās lapas konstatēja 1. variantā, bet visgarākās – 3. variantā. Pie tam, ka starp 2. un 3. variantu nenovēroja būtisku atšķirību. Izmēģinājumā novēroja, ka augsnes minerālais sastāvs minimāli ietekmē *T. maritimum* sakņu augšanu, ar nelielu sakņu augšanas pieaugumu 3. variantā, salīdzinot ar 1. variantu (3.5.-1. B attēls). Līdzīgu, bet krasāk izteikta tendenci novēroja arī *T. palustre*, kur sakņu garums palielinājās virzienā no 1. uz 3. variantu.

Pētāmajām sugām novēroja atšķirīgas lapu svaigās un sausās masas izmaiņas atkarībā no

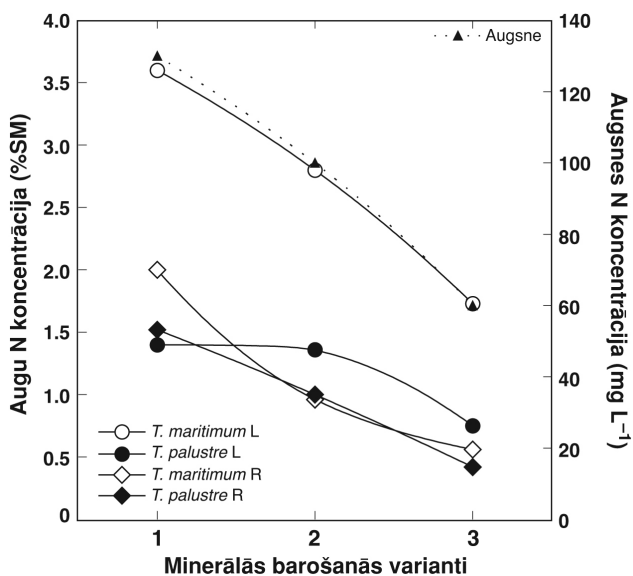


3.5.-2. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* lapu (A) un sakņu (B) svaigās masas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

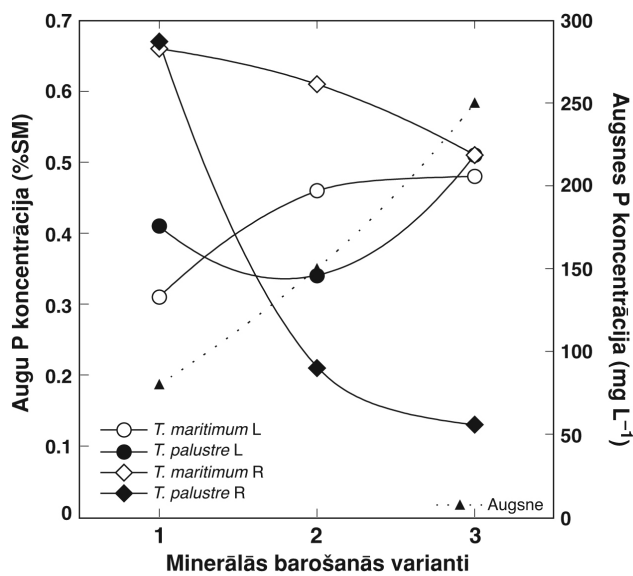


3.5.-3. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* lapu (A) un sakņu (B) sausās masas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

minerālelementu nodrošinājuma augsnē. *T. maritimum* visaugstāko lapu svaigo masu novēroja 1. variantā (optimālais), un tā lineāri samazinājās 2. un 3. variantā. (3.5.-2. A attēls). Turpretī, lapu sausā masa samazinājās tikai salīdzinot 1. un 2. variantu, bet būtiskas atšķirības nenovēroja starp 2. un 3. variantu (3.5.-3. B attēls). Savukārt, *T. palustre* gadījumā novēroja nelielu tendence palielināties lapu svaigajai masai dabisko apstākļu virzienā (3.5.-2. A attēls), bet minerālelementu nodrošinājuma izmaiņas neatstāja būtisku iespaidu uz lapu sauso masu (3.5.-3. A attēls), kā arī sakņu svaigo (3.5.-2. B) vai sauso masu (3.5.-3. B attēls).



3.5.-4. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* audu N koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu N saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.



3.5.-5. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* audu P koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu P saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

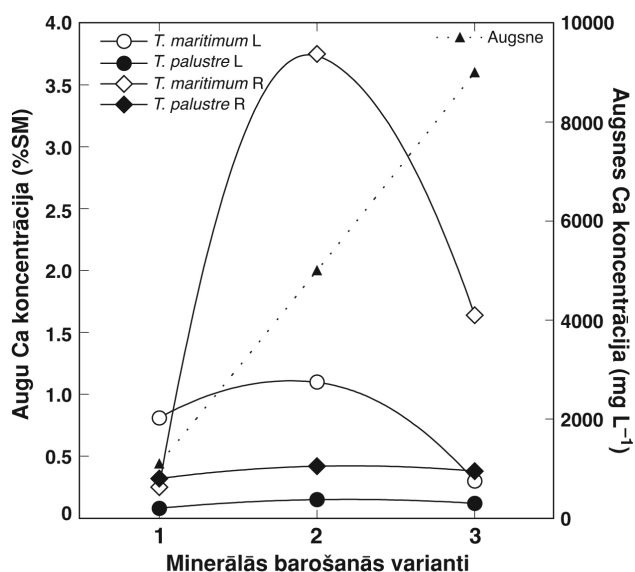
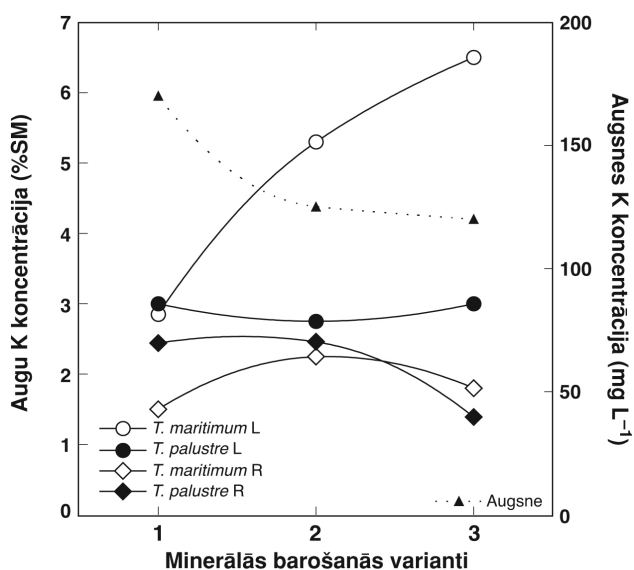
Samazinoties N koncentrācijai, augsnē proporcionāli samazinājās arī N koncentrācija abu pētāmo sugu augu lapās un saknēs (3.5.-4. attēls). Kopumā visos eksperimentālajos variantos *T. maritimum* uzkrāja ievērojami vairāk N (1.73 līdz 3.60 mg kg⁻¹ lapās un 0.56 līdz 2.00 mg kg⁻¹ saknēs), salīdzinot ar *T. palustre* (0.75–1.40 mg kg⁻¹ lapās un 0.42–1.52 mg kg⁻¹ saknēs).

Augoša P koncentrācija augsnē uz citu minerālelementu satura izmaiņu fona izraisīja visai krasu P satura samazinājumu *T. palustre* saknēs (no 0.67 līdz 0.13 mg kg⁻¹), salīdzinot ar visai nelielām izmaiņām (no 0.66 līdz 0.51 mg kg⁻¹) *T. maritimum* gadījumā (3.5.-5. attēls). Savukārt, abu pētīto sugu lapās novēroja nelielu P koncentrācijas palielināšanos, pieaugot P saturam augsnē.

Nenovēroja būtiskas K satura izmaiņas *T. palustre* orgānos, kā arī *T. maritimum* saknēs, substrāta minerālelementu sastāvam mainoties no optimālā uz dabisko (3.5.-6. attēls). Turpretī, K koncentrācija *T. maritimum* lapās virzienā no optimāliem uz dabiskiem apstākļiem būtiski palielinājās (no 2.85 līdz 6.50 mg kg⁻¹), ņemot vērā, ka K saturs izmantotajos substrātos samazinājās attiecīgi no 170 līdz 120 mg l⁻¹.

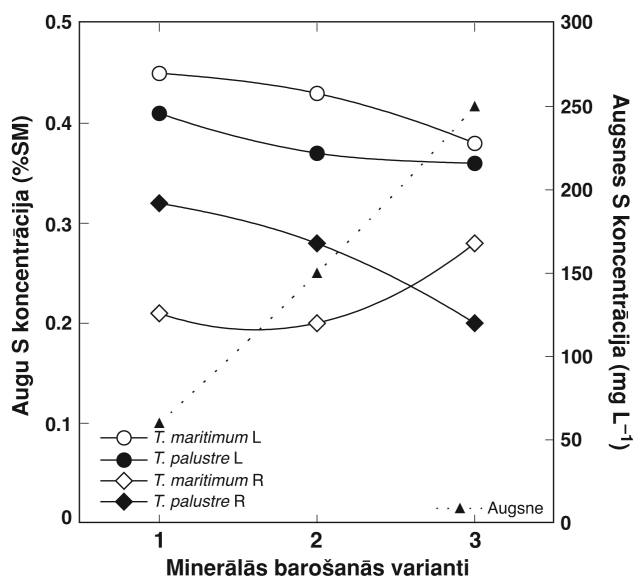
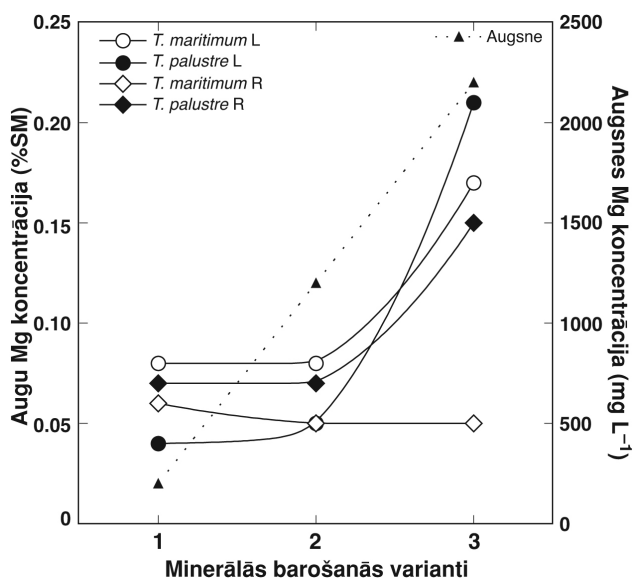
Krasi mainoties Ca nodrošinājumam augsnē (tam pieaugot no 1100 līdz 9000 mg l⁻¹) nenovēroja būtiskas Ca koncentrācijas izmaiņas *T. palustre* saknēs un lapās (3.5.-7. attēls). Savukārt, augšana 2. varianta substrātā izraisīja dramatisku Ca satura palielinājumu *T. maritimum* saknēs, kā arī ievērojamu pieaugumu 3. (dabiskā) varianta apstākļos.

Palielinoties Mg koncentrācijai augsnē uz citu minerālelementu satura izmaiņu fona abu pētāmo sugu augu orgānos attiecīgi palielinājās šī elementa uzņemšanas aktivitāte un uzkrāšana, izņemot *T. maritimum* saknes, kur audu Mg līmenis neatkarīgi no koncentrācijas augsnē saglabājās līdzīgs visos eksperimentālajos variantos (3.5.-8. attēls).



3.5.-6. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* audu K koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu K saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

3.5.-7. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* audu Ca koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu Ca saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

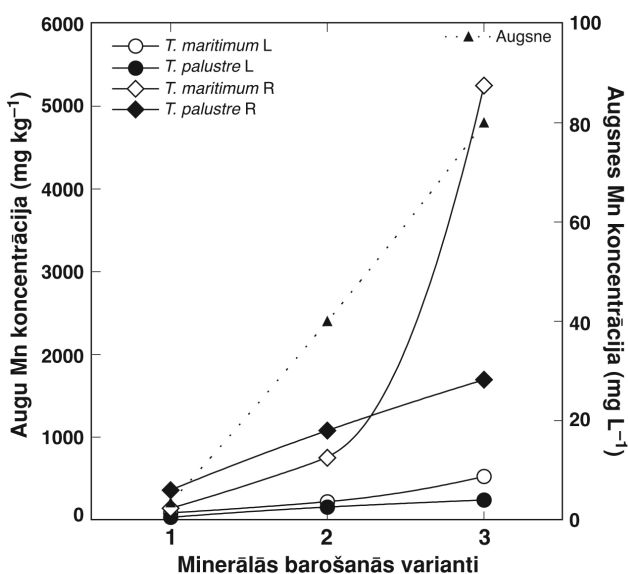
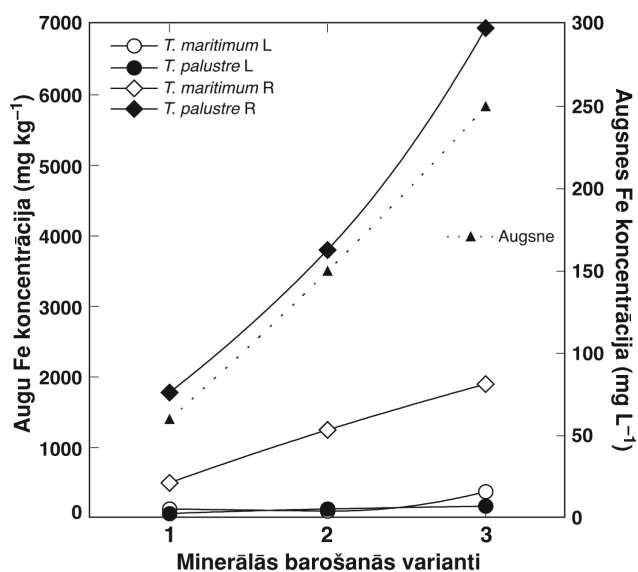


3.5.-8. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* augu Mg koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu Mg saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

3.5.-9. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* augu S koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu S saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

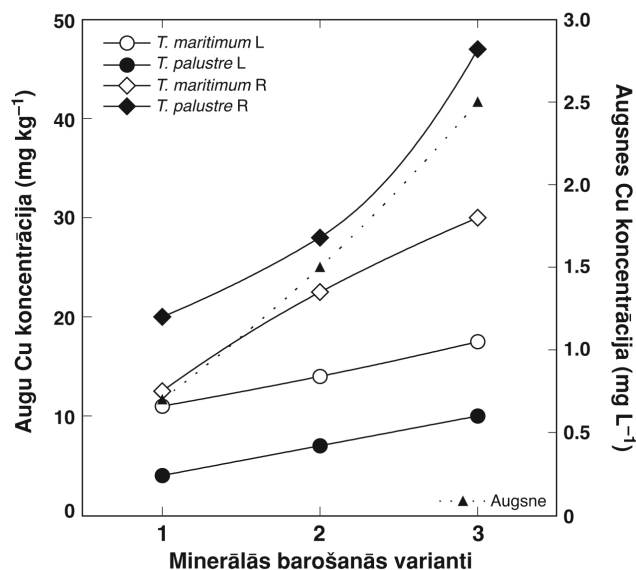
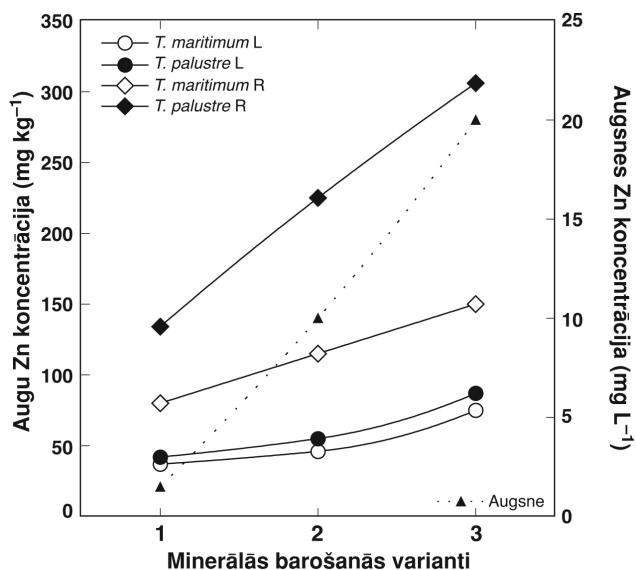
Lai arī S nodrošinājums augsnē pētāmajos variantos variēja visai plašās robežās (no 60 līdz 250 mg l⁻¹ attiecīgi 1. un 3. variantā), abu *Triglochin* ģints sugu augu orgānos nenovēroja būtiskas S koncentrācijas izmaiņas (3.5.-9. attēls). Tomēr, bija novērojama tendence S līmenim abu sugu orgānos samazināties virzienā no optimālā nodrošinājuma uz dabisko vidi, izņemot *T. maritimum* saknes, kur bija S koncentrācijas paaugstināšanās 3. variantā.

Pretstatā makroelementiem, kur N un K koncentrācija substrātā samazinājās virzienā no optimālā (1. variants) uz dabisko (3. variants) eksperimentālo variantu, bet pārējo elementu koncentrācijas



3.5.-10. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* augu Fe koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu Fe saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

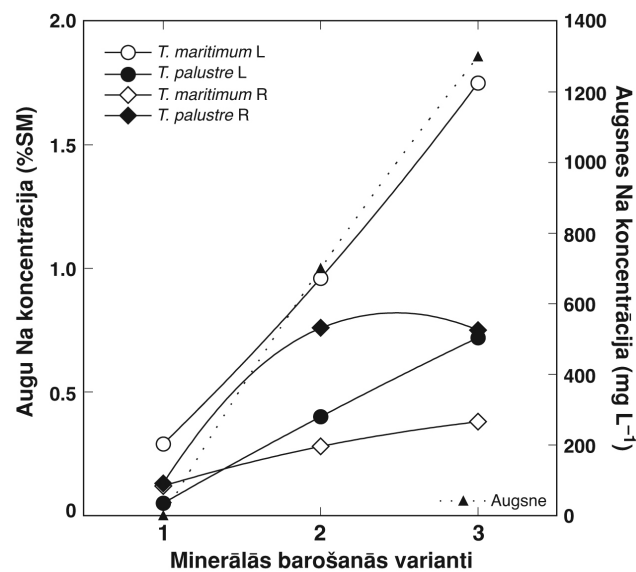
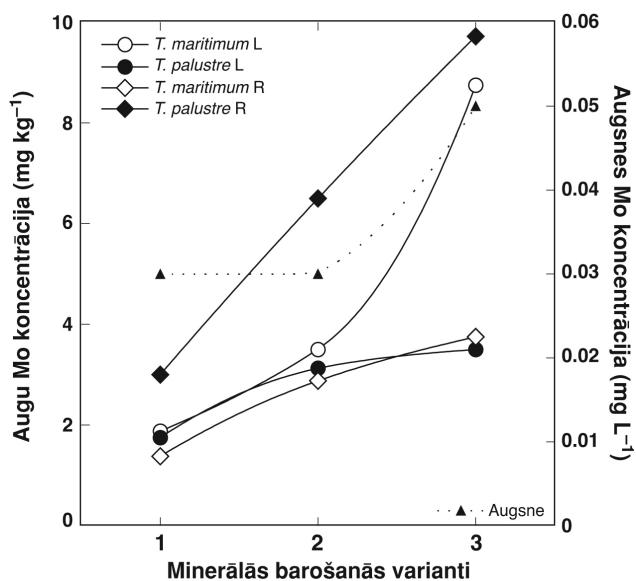
3.5.-11. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* augu Mn koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu Mn saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.



3.5.-12. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* augu Zn koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu Zn saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

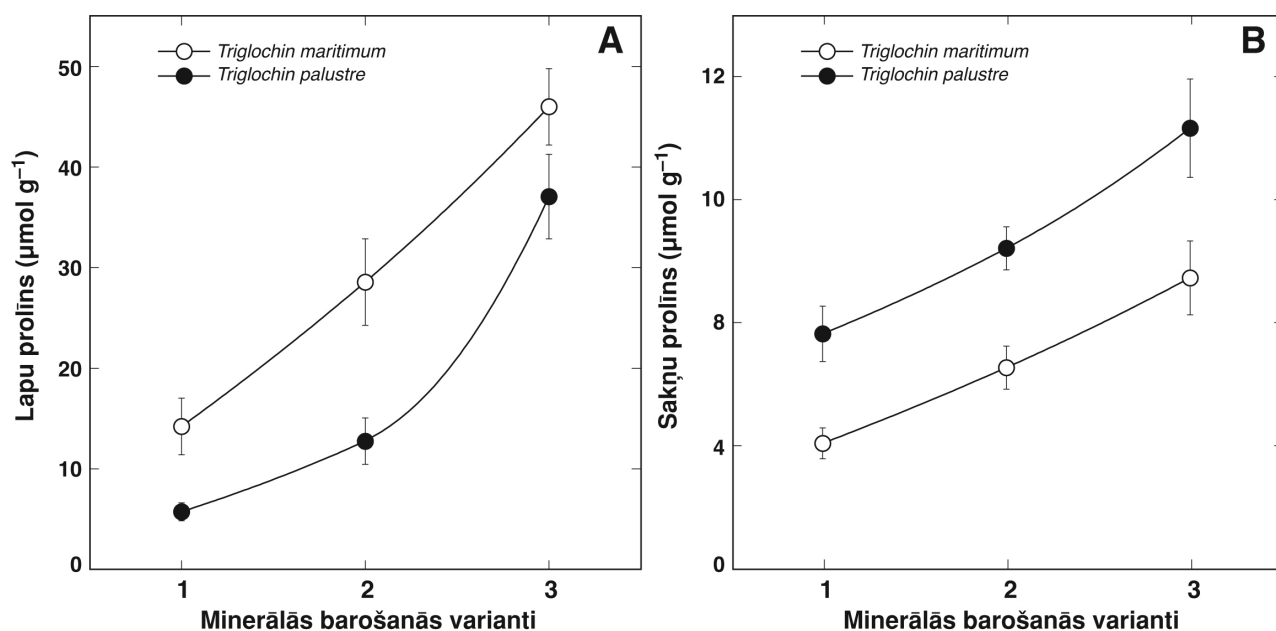
3.5.-13. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* augu Cu koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu Cu saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

pieauga, visu mikroelementu koncentrācijas substrātā būtiski palielinājās virzienā no optimālā uz dabisko variantu. Analizējot mikroelementu saturu abu *Triglochin* ģints sugu augu orgānos konstatēja vispārīgu likumsakarību, ka augu saknes uzkrāja mikroelementus ievērojami augstākā koncentrācijā, nekā to saknes. Minētā tendence bija īpaši izteikta Fe, Mn, Zn un Cu koncentrāciju izmaiņām *T. palustre* saknēs, kur elementu līmenis audos ir tieši atkarīgs no to nodrošinājuma augsnē (3.5.-10., 3.5.-11., 3.5.-12., 3.5.-13. attēls). Kā izņēmumu var minēts Mn saturu *T. maritimum* saknēs, kur dabisko apstākļu variantā (3. variants) konstatēja ievērojami augstāku elementa koncentrāciju saknēs (5250 mg kg⁻¹),



3.5.-14. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* augu Mo koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu Mo saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

3.5.-15. attēls. *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* augu Na koncentrācijas izmaiņas, audzējot augus substrātā ar mainīgu Na saturu un dažādu minerālelementu nodrošinājumu.



3.5.-16. attēls. Prolīna saturs izmaiņas *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* lapu (A) un sakņu (B) audos, audzējot augus substrātā ar dažādu minerālelementu nodrošinājumu.

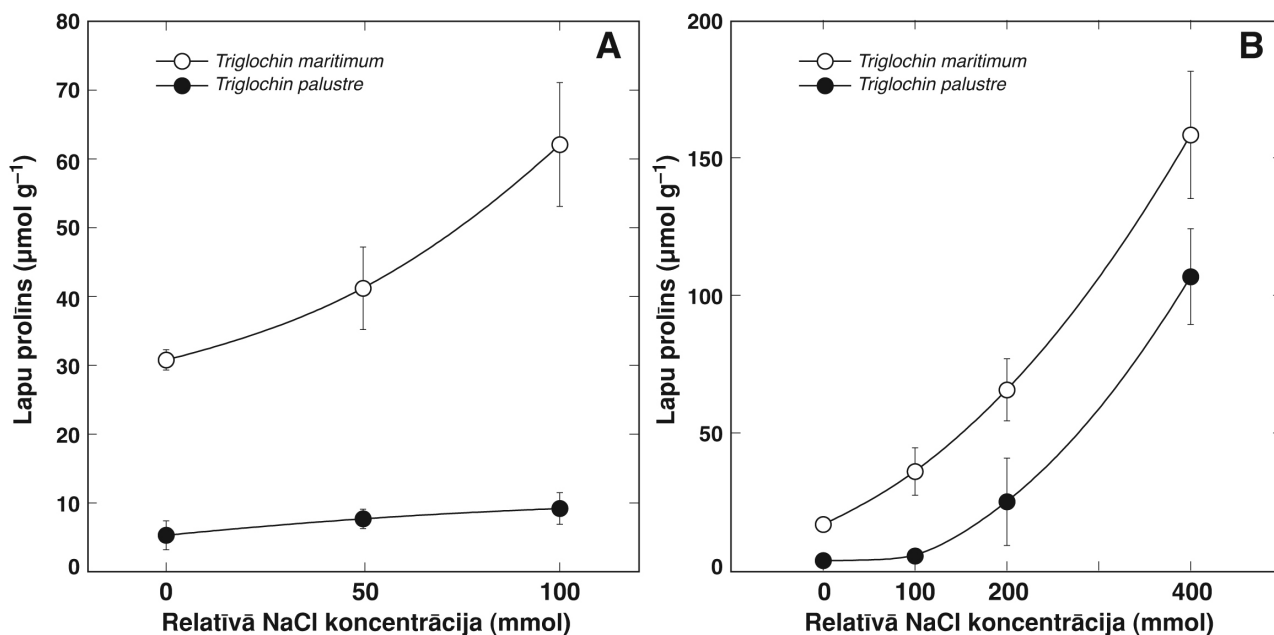
salīdzinot ar *T. palustre* (1694 mg kg⁻¹) (3.5.-11. attēls).

Abu pētāmo sugu lapās visos eksperimentālajos variantos konstatēja samērā līdzīgas Fe, Mn, Zn un Mo koncentrācijas ar tendenci tām palielināties, attiecīgā elementa saturam paaugstinoties augsnē (3.5.-10., 3.5.-11., 3.5.-12., 3.5.-13., 3.5.-14. attēls). Izņēmums bija *T. maritimum* lapas Cu gadījumā, kas uzkrāja ievērojami augstākas šī elementa koncentrācijas, paaugstinoties tā saturam augsnē (3.5.-13. attēls).

Palielinoties Na koncentrācijai augsnē, apstrādes variantos novēroja lineāru Na koncentrācijas palielināšanās gan *T. maritimum* (no 0.35 līdz 1.75%) gan *T. palustre* lapās (no 0.05 līdz 0.72% no sausās masas) (3.5.-14. attēls). Kā redzams, *T. maritimum* vienādā Na koncentrācijā substrātā (3. variantā) lapās uzkrājās par 60% augstāka Na koncentrācija (3.5.-15. attēls). Arī abu sugu augu saknēs Na koncentrācija palielinājās, Na līmenim paaugstinoties augsnē, bet, pretēji lapām, *T. maritimum* saknēs dabiskos apstākļos (3. variantā) uzkrājās apmēram uz pusi zemāka Na koncentrācija, nekā *T. palustre* saknēs.

Triglochin ģints divu sugu augiem augot augsnē ar dažādu minerālelementu nodrošinājumu, konstatēja izteiktu aminoskābes prolīna koncentrācijas paaugstināšanos abu sugu lapās un saknēs, apstākļiem mainoties no optimāliem uz dabiskiem (3.5.-16. attēls). *T. maritimum* lapās bija augstākas prolīna koncentrācijas visos eksperimentālajos variantos, salīdzinot ar *T. palustre*. Savukārt, saknēs konstatēja pretēju sakarību – visos variantos *T. palustre* uzkrājās vairāk prolīna nekā *T. maritimum* saknēs. Būtiski arī, ka lapu prolīna koncentrācija ievērojami pārsniedza sakņu prolīna koncentrāciju, šī atšķirība bija mazāk izteikta *T. palustre* gadījumā. Vēl vairāk, šīs sugas augu saknes 1. eksperimentālajā variantā uzkrāja vairāk prolīna nekā lapas.

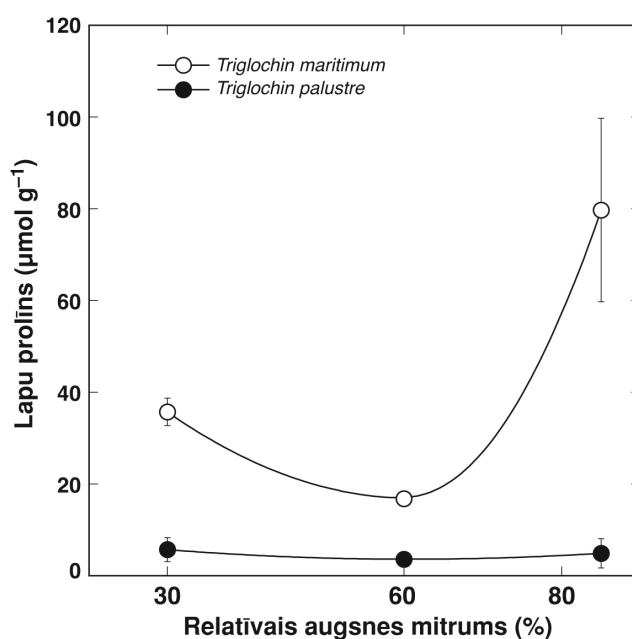
Atsevišķus eksperimentus veica, lai noskaidrotu paaugstinātas NaCl koncentrācijas ietekmi bez



3.5.-17. attēls. Prolīna koncentrācijas izmaiņas *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* lapu audos, augus audzējot pie dažādām NaCl koncentrācijām substrātā (A) un laistāmajā ūdenī (B).

pārējo minerālelementu satura izmaiņām uz prolīna uzkrāšanos pētāmo sugu augu lapās. Konstatēja līdzīgu sakarību kā iepriekšējā eksperimentā, kad, paaugstinoties augsnes sāļainībai, prolīna līmenis palielinājās abu sugu lapu audos (3.5.-17. A un B attēls). Būtiski, ka *T. maritimum* uzkrāja ievērojami augstākas prolīna koncentrācijas, salīdzinot ar *T. palustre*. Šī atšķirība bija lielāka zemās NaCl koncentrācijās, bet, tām pieaugot, proporcionāli palielinājās arī *T. palustre* lapās uzkrātā prolīna daudzums.

Audzējot *T. maritimum* augus substrātā ar optimāli nodrošinātu minerālelementu saturu, bet mainīgu augsnes mitrumu, konstatēja, ka prolīna saturs krasi pieaug audzējot augus gan samazināta



3.5.-18. attēls. Prolīna koncentrācijas izmaiņas *Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre* lapu audos, augus audzējot dažādā augsnes mitrumā optimāla minerālelementu nodrošinājuma apstākļos..

augšnes mitruma (30%), gan palielināta augšnes mitruma (85%) apstākļos, salīdzinot ar optimālo augšnes mitruma (60%) (3.5.-18. attēls). Savukārt, mainīgs augšnes mitrums neizraisīja būtiskas prolīna satura izmaiņas *T. palustre* lapās.

4. Diskusija

4.1. Minerālā nodrošinājuma īpatnības kāpu augiem

Izvērtēt barības elementu koncentrāciju absolūtās vērtības grūtības rada apstākļi, ka savvaļas augiem, protams, nav izstrādātas optimālās koncentrācijas pretēji lauksaimniecībā izmantojamiem kultūraugiem. Tāpēc, lai raksturotu kāpu augsnē konstatēto barības elementu saturus izmantoti standarti, kas lietoti pētnieciskajās modeļkultūrās eksperimentos ar dažādiem kultūraugiem (4.1.-1. tabula). Salīdzinājumu korektāku dara fakts, ka kā substrāts modeļsistēmās izmantotas kvarca smiltis ar ļoti zemu organiskās vielas saturu, kas samazina substrāta fizikālo un ķīmisko ietekmi uz barības vielu pieejamību augiem (Osvalde, 2011).

Izvērtējot barības elementu saturu pētītajos piekrastes biotopos redzams, ka kāpās augošie augi visliktāk nodrošināti ar N, kurš vidēji konstatēts 30.7 mg l⁻¹. Savukārt, maksimālā slāpekļa koncentrācija visos analizētajos augsnes paraugos sasniedz tikai 108 mg l⁻¹. Vidējais konstatētais P līmenis – 174.5 mg l⁻¹ uzskatāms par visai labu nodrošinājumu, pat zemākā atrastā koncentrācija (43.0 mg l⁻¹) nav uzskatāma par kritiski zemu augu augšanai. Kālijs augsnēs konstatēts vidēji 161.7 mg l⁻¹. Lai arī vidējā K koncentrācija ir visai optimāla, tomēr augstā kālija nodrošinājuma izkliede (160 reizes) norāda, ka augi daudzos parauglaukumos aug izteikti suboptimālā K nodrošinājumā. Makroelementu Ca un Mg koncentrācija, svārstoties plašā amplitūdā (96.8 reizes – Ca; 31.0 reize – Mg) uzskatāma par samērā augstu.

Lai arī S koncentrācija pētītajās augsnēs svārstās par 143.8 reizēm, vidējais tā nodrošinājums 95 mg l⁻¹ uzskatāms par samērā optimālu augu augšanai (3.1.-2. tabula). No mikroelementiem visaugstākās koncentrācijas konstatētas Fe un Mn gadījumā. Vidējais konstatētais Fe saturs kāpu augsnē (817.5 mg l⁻¹) un, mazākā mērā, Mn (56.4 mg l⁻¹), uzskatāms par salīdzinoši augstu. Arī pārējo mikroelementu Zn, Cu, Mo un, it īpaši, B koncentrācija raksturojama kā paaugstināta un optimālo nodrošinājumu kultūraugiem pārsniedz pat 10 reizes (B) (3.1.-2. tabula).

Minerālelementu nodrošinājums un pieejamība ir viens no svarīgākajiem faktoriem, kas nosaka sugu sastāvu un to augšanas dinamiku vairumā ekosistēmu (Berendse *et. al.*, 1998). Jūras piekrastē augiem nepieciešamo elementu uzņemšanu būtiski ietekmē ne tikai to koncentrācija augsnē, bet arī sasāļotā augšanas vide. Sasāļotos augsnes apstākļos, kas raksturojas ar zemu jonu aktivitāti un ekstremāli augstām Na⁺ un Cl⁻ jonu koncentrācijām, minerālelementu nodrošinājuma disbalanss

4.-1. tabula. Barības elementu optimālās koncentrācijas dažādām kultūraugu grupām inertā substrātā (Osvalde, 2011)

Minerālelements	Graudaugi	Pākšaugi	Dārzeni
N	100 – 120	60 – 80	120 – 150
P	40 – 50	40 – 60	60
K	120– 150	150	150 – 200
Ca	200	200 – 250	300
Mg	50	60	60
S	50	70	70
Fe	5 – 10	5 – 10	5 – 10
Cu	0.3	0.3 – 0.4	0.4
Zn	0.5 – 1.0	1	1
Mn	1.0 – 2.0	2.0 – 3.0	2.0 – 3.0
Mo	0.01 – 0.02	0.02 – 0.03	0.02 – 0.03
B	0.1 – 0.2	0.2 – 0.3	0.3 – 0.4

var būtiski samazināt augu augšanu. Kā skaidri parāda veiktais pētījums, piekrastes kāpu zonā augošajiem augiem ne tikai jāspēj adaptēties augšanai vidē ar suboptimālu atsevišķu elementu koncentrāciju, bet arī periodiskām krasām šo elementu koncentrācijas izmaiņām, jo būtiskas elementu nodrošinājuma izmaiņas novērojamas ne tikai apsekojot dažādas sugu atradnes, bet, lai arī mazākā mērā, arī vienas atradnes augsnes ķīmiskajā sastāvā vienas veģetācijas sezonas laikā.

Piekrastes smilšu kāpās galvenokārt raksturīgs zems N, P un K saturs (Maun, 2009). Ir pieņemts uzskatīt, ka tieši zems N un P, kā arī, mazākā mērā, K saturs augsnē, ir galvenie augu augšanu ierobežojošie faktori piekrastes kāpās (Willis, Yemm, 1961; Willis, 1963). Citos pētījumos parādīts, ka slāpekļis ir galvenais augšanu ierobežojošais faktors Minesotas „Cedar Creek” piekrastē (Tillmann, 1986). Bez tam, tieši N papildmēslojums izraisa *Elymus mollis* augšanas veicināšanu, turpreti apstrāde ar mikroelementiem augu augšanu būtiski neietekmē (Houl, 1998).

Mūsu pētījumā iegūtie dati liecina, ka kopumā zems saturs kāpu augsnēs raksturīgs N, plašākās robežās optimāls saturs – P, K un S, savukārt, Ca, Mg, kā arī visiem mikroelementu, izņemot Mo, raksturīgs augsts saturs.

Veiktais pētījums apstiprina, ka minerālā nodrošinājuma ziņā zemais slāpekļa saturs varētu būt viens no augu augšanu visvairāk ierobežojošiem faktoriem kāpās, jo vidējā N koncentrācija analizētajos paraugos bija tikai 30.7 mg l⁻¹, bet maksimālā visos analizētajos augsnes paraugos konstatēta 108 mg l⁻¹. Jāatzīmē, ka pat maksimālā konstatētā N koncentrācija par optimālu uzskatāma tikai tauriņziežu kultūrām (4.-1. tabula; Osvalde, 2011).

Vidējais fosfora līmenis kāpu augsnē (174.5 mg l⁻¹) raksturojams kā paaugstināts, savukārt, K nodrošinājums svārstījās ļoti plašās robežās – no 10 līdz 1600 mg l⁻¹, jeb 160 reizes, bet vidējā konstatētā K koncentrācija bija 161.7 mg l⁻¹, kas atbilst vairuma kultūraugu vajadzībām (4.-1. tabula). Arī konstatētās Ca un Mg koncentrācijas piekrastes kāpu augsnē svārstījās plašā diapazonā un to vidējais saturs ir uzskatāms par paaugstinātu – 5786.6 Ca un 1163.5 mg l⁻¹ Mg gadījumā. Optimālam

kultūraugu nodrošinājumam atbilst tikai zemākais augsnē konstatētais Ca un Mg saturs. Tomēr jāatzīmē, ka atsevišķu paraugu īpaši augstais Ca saturs (līdz 26625 mg l⁻¹, parauglaukums Ziemupē), iespējams, skaidrojams ar izmantotās metodikas īpatnībām, jo kāpu smiltis esošie gliemežvāku gabaliņi, augsni sijājot ar 2 mm sietu, var nonākt analizējamā paraugā, kur sāļsskābes izvilkumā tie izšķīst, tādējādi radot paaugstinātas Ca koncentrācijas, kas dabā augiem nav pieejamas. Uz šādu parādību arī norāda īpaši augstā konstatēto Ca koncentrāciju izkliede – 96.8 reizes.

Līdzīgi kā kālija gadījumā, arī S saturs pētītajās augsnēs vidēji ir samērā optimāli nodrošināts (95 mg l⁻¹). Tomēr vērojama ārkārtīgi liela elementa koncentrāciju heterogenitāte, zemākajai koncentrācijai esot tikai 4 mg l⁻¹ (Užava) un, tai pat laikā, maksimāli sasniedzot pat 575 mg l⁻¹, kas ievērojami pārsniedz kultūraugu prasības.

Analizējot iegūtos datus par mikroelementu nodrošinājumu piekrastes kāpu zonā, konstatētas salīdzinoši augstas Fe un Mn koncentrācijas. Vidējais konstatētais Fe saturs kāpu augsnē (818 mg l⁻¹), kā arī, mazākā mērā, Mn (56 mg l⁻¹) uzskatāms par salīdzinoši augstu. Paaugstinātas Fe un Mn koncentrācijas parasti tiek saistītas ar mitriem un applūdušiem biotopiem, kas saistīts ar reducējošu videi, kur pastiprināti šķīst oksidētās Fe un Mn formas (Brüner, 1974; Tisdale *et al.*, 1985). Tomēr, jāpatur prātā, ka augsnēs, kuru pH ir virs 5.5, vairums mangāna atrodas oksidētajā formā (Mn⁴⁺) un augiem nav pieejams (Bolan *et al.*, 2003; Ducic, Polle, 2005). Kā liecina pētījumā iegūtie dati, tad analizēto augšņu vidējais pH ir 6.8, kas liek domāt, ka augiem jāsastopas ar Mn deficītu, nevis potenciālu tā toksikozi. Līdzīgi kā Mn gadījumā, arī dzelzs pieejamību augiem visvairāk ietekmē tieši augsnes aktīvā reakcija. Literatūras dati liecina, ka potenciālu Fe deficītu var novērot augsnēs ar pH virs 6 (Lucena, Chaney, 2007). Tādējādi, lai arī absolūtais Fe saturs augsnē ir visai augsts, maksimāli sasniedzot pat 5000 mg l⁻¹, tomēr, apstākļos, kad augsnes pH ir izteikti sārmaini, var novērot relatīvu Fe deficītu augos.

Piejūras augsnes raksturīgas ar paaugstinātu Zn saturu, kas svārstās visai plašā diapazonā (44.1 reizi), bet vidēji konstatēts 9.4 mg l⁻¹ līmenī. Jāņem vērā, ka, paaugstinoties pH, Zn pieejamība samazinās, jo tas veido vāji šķīstošus savienojumus un izgulsnējas, kā arī katjonu apmaiņas vietās to aizvieto CaCl₂ (Cakmak, 2002; Broadley *et al.*, 2006). Maksimālās Cu koncentrācija augsnēs sasniedz 1.6 mg l⁻¹, kas ir paaugstināta koncentrācija, salīdzinot ar Osvaldes (2011) izstrādātajiem standartiem augu audzēšanai kvarca smiltīs. Tomēr, jāņem vērā, ka Cu pieejamība sārmainās augsnēs samazinās. Parasti Cu toksikozes simptomus novēro augsnēs, kurās pH ir zem 6.5 (Bernal *et al.*, 2006). Pētījumā konstatētas īpaši augstas B koncentrācijas (līdz 9.6 mg l⁻¹), kuras raksturojamas kā stipri paaugstinātas un optimālo nodrošinājumu kultūraugiem pārsniedz pat 10 reizes (3.1.-1. tabula). Pētījumā ar rīsiem, kurus uzskata par samērā tolerantu augu sugu pret paaugstinātām B koncentrācijām, konstatēts, ka toksicitātes simptomi parādās augsnes B koncentrācijai sasniedzot 5 mg kg⁻¹ (Ponnamperuma *et al.*, 1979). Savukārt, mūsu pētījumā augstākās B koncentrācijas kāpu augsnē sasniedz aptuveni 24 mg kg⁻¹, ņemot vērā analizētā parauga tilpumsvaru. No pētītajiem

barības elementiem visoptimālākais nodrošinājums (0.01 līdz 0.06 mg l⁻¹) konstatēts molibdēnam. Kā norāda Jones (1985) molibdēna pieejamība augiem, atšķirībā no pārējiem mikroelementiem, palielinās augsnēm pasārminoties virs pH 6.5. Pētījumā konstatētais molibdēna saturs augsnēs raksturīgs arī ar viszemāko izkliedi (6 reizes) salīdzinot ar citiem elementiem (3.1.-1. tabula).

Pētījumā iegūtie dati apliecina, ka piekrastē augošajiem augiem nepieciešami īpaši adaptācijas mehānismi, lai īstenotu savu dzīves ciklu augsnēs, kur raksturīgas izteiktas (periodiskas) barības elementu koncentrācijas svārstības visu elementu (izņemot molibdēnu un slāpekli) nodrošinājumam svārstoties no nepietiekama līdz pārbagātam.

Kas attiecas uz mikroelementiem, tad jūras darbības rezultātā to līmenis, izņemot Mo, paaugstinās, bet līdztekus pieaug arī pH, tādējādi, mikroelementi kļūst augiem mazāk pieejami. Pretējā situācijā, kad lietūs tos izskalo, krīt arī pH un pieejamība paaugstinās.

4.2. Jūras ietekme uz *Hydrocotyle vulgaris* minerālo barošanas dabiskos apstākļos

Hydrocotyle ir kosmopolītiska ģints ar apmēram 130 daudzgadīgu klonālo augu sugu, kas plaši izplatītas mitros biotopos. Virkne pētījumu ar dažādām *Hydrocotyle* sugām liecina, ka tām piemītoša raksturīga īpašība ir augsts morfoloģiskais plastiskums kā atbilde uz vides faktoru izmaiņām (Dawe, Reekie, 2007). Baltijas reģionā *H. vulgaris* izrāda iespējami ēnizturīgas sugas īpašības, bieži augot gan zem kokiem, gan piekrastē ar zemu lakstaugu veģētāciju. Baltijas jūras piekrastē suga izplatīta mitros biotopos ar mērenām augsnes sāļuma izmaiņām, ka atkarīgas no periodiskas applūšanas ar jūras ūdeni.

Mūsu pētījumi parāda, ka veģētācijas sezonas laikā augsnes sāļums dažādos parauglaukumos ar *H. vulgaris* mainījās no 0.5 līdz 12.8 dS m⁻¹. Augsnes sāļuma svārstības bija saistītas ar mijiedarbību starp applūšanu ar sālsūdeni un saldūdens uzkrāšanos lietūs rezultātā. Tomēr, šī darba ietvaros neanalizēja applūšanas kā vides faktora ietekmi, lai arī tas ir būtisks vides faktors mitrājos. Tā kā applūšana ir nesaraucjami saistīta ar augsnes skābekļa satura samazināšanos, atsevišķi šajā darbā novērotie efekti jūras tuvumā izvietotajos periodiski applūstošajos parauglaukumos varētu būt saistīti ar skābekļa daudzuma samazināšanos augsnē.

Otra metodiska rakstura problēma bija saistīta ar faktu, ka gan jūras neietekmētie (kontroles) parauglaukumi, gan tie, kuros bija vismazākā jūras ietekme, atradās tiešā vai daļējā koku radītā apēnojumā. Līdz ar to, augsts augsnes sāļums bija saistīts ar intensīvāku apgaismojumu, bet sāļuma samazināšanās – ar apēnojumu. Šī iemesla dēļ bija grūti atšķirt, vai konstatētās fizioloģiskās izmaiņas parauglaukumos saistītas ar augsnes sāļuma vai apgaismojuma izmaiņām. Jāatzīmē tomēr, ka korelācija starp augu augšanu un salīdzinošo fotosintētiski aktīvo radiācijas līmeni bija vairāk izteikta, ar $r^2 = 0.89$ lapu kātu garumam un $r^2 = 0.92$ lapu diametram, salīdzinot ar $r^2 = 0.76$ un $r^2 = 0.87$, kad analizēja augsnes elektrovadītspēju.

Sāļuma fizioloģiskās ietekmes atšķirības uz *H. vulgaris* augu augšanu dažādos parauglaukumos

bija tieši saistītas ar augsnes sāls koncentrāciju, nevis ar jonu koncentrācijām attiecīgajos augos, jo visos jūras ietēmē esošajos parauglaukumos augošajiem augiem bija vienādas Na un līdzīgas Cl koncentrācijas. Šī darba ietvaros veiktajos pētījumos ar *H. vulgare* kontrolētos apstākļos konstatēts, ka šai sugai raksturīga ierobežota spēja uzkrāt Na un Cl jonus lapu audos. Sakarība apstiprinājās arī veiktajā pētījumā dabiskos apstākļos, parādot NaCl uzkrāšanās piesātināmību. Tātad, jebkurš augsnes sāļuma efekts uz augšanu primāri bija saistīts ar osmotisko ietekmi sakņu līmenī.

Ir vispāratzīts fakts par to, ka lapu minerālelementu koncentrācijas ir kritiskie nosauējumi auga vitalitātei konkrētajā biotopā (Aerts, Chapin, 2000). Tomēr, šajā pētījumā neizdevās konstatēt tiešu sakarību starp augsnes un auga audu koncentrācijām konkrētajiem minerālelementiem, izņemot Mg un S. Līdzīgi tam, nevarēja konstatēt nozīmīgu korelāciju starp konkrētā minerālelementa koncentrāciju un augu augšanu. Tātad, pētītajos parauglaukumos nebija izteiktas kāda minerālelementa ierobežojošās ietekmes un *H. vulgaris* augus var uzskatīt par labi adaptētiem salīdzinoši plašam diapazonam augsnes minerālajā sastāvā, kas īpaši raksturīgs piekrastes biotopiem. Atsevišķi iespējamie adaptācijas mehānismi tiks turpmāk analizēti detalizētāk.

Konstatētā likumsakarība, ka lielākām *H. vulgaris* lapām bija zemāka P koncentrācija norāda uz to, ka augšanas ātruma izmaiņas neietekmēja P uzņemšanas ātrumu. Sekojoši, parauglaukumos ar augstu augsnes sāļumu augošajiem augiem netika bremsēta P uzņemšana, kā rezultātā salīdzinoši mazākās lapās bija augstāka P koncentrācija. Intensīvāka augšana zema augsnes sāļuma apstākļos samazināja salīdzinošo koncentrāciju pie nemainīga absolūtā daudzuma. Šī pati parādība vainojama pie tā, ka savvaļas augiem audu minerālvielu koncentrācija ir slikts indikators augsnes minerālelementu pieejamībai (Chapin, 1980).

Augsnes applūšana izraisa augsnes redokspotenciāla samazināšanos ar sekojošu atbilstošo metālu jonu redukciju par Mn^{2+} un Fe^{2+} , tādējādi palielinot to pieejamību augiem (Rozema *et al.*, 1985). Iespējams, ka Fe^{2+} veidošanās parauglaukumu D un H applūdušajā augsnē anaerobo baktēriju darbības rezultātā palielināja dzelzs pieejamību *H. vulgaris* augiem. Tā kā dzelzs uzņemšana nav metaboliski kontrolēta, tas izraisīja 7-kārtīgu un 14-kārtīgu lapu dzelzs koncentrāciju pieaugumu jūlijā tajos parauglaukumos, kur maijā bija visaugstākais sāļuma līmenis, kas atspoguļoja visintensīvāko applūšanas ar jūras ūdeni ietekmi (3.2.-2. A attēls). Līdzīgi tam, Mn uzkrāšanās lapās ļoti augstā līmenī bija novērojama augiem parauglaukumā F un salīdzinoši augstā līmenī – arī parauglaukumā H. Ir zināms, ka īpaši augsta NaCl koncentrācija var būtiski samazināt Mn uzkrāšanos dzinumos (Singer, Havill, 1985), kas izskaidro salīdzinoši zemo lapu Mn koncentrāciju augiem no parauglaukuma D ar visaugstāko augsnes Na līmeni. Lai arī augsts augu Fe^{2+} saturs var inhibēt hlorofila sintēzi, nenovēroja dzelzs toksiskuma efektus *H. vulgaris* augiem parauglaukumos D un H. Tāpēc var secināt, ka *H. vulgaris* augiem piemīt ārkārtīgi augsta izturība pret Fe un Mn toksiskumu, kāda aprakstīta arī citiem sāļo mitrāju augiem (Rozema *et al.*, 1985).

Tomēr, mūsu pētījumos ar *H. vulgaris* kontrolētos apstākļos pierādījās salīdzinoši nedaudz

palielināta substrāta sāļuma (25 un 50 mM) stimulējošā ietekme uz lapu P un Mn saturu, un inhibējošā – uz K un Ca saturu. Dabiskos apstākļos arī bija novērojama visaugstākā lapu P un Mn koncentrācija jūras ietekmētajos parauglaukumos, bet lapu P koncentrācija pozitīvi korelēja ar augsnes elektrovadītspēju ($r^2 = 0.82$). Taču, kā jau analizēts augstāk, lapu Fe un Mn koncentrāciju pieaugums lapu audos nav tieši saistāms ar sāļumu, bet gan ar augsnes applūšanas ietekmi uz minerālelementu pieejamību augiem.

Jāsecina, ka iegūtie rezultāti parāda kompleksas mijiedarbības starp vides faktoriem un *H. vulgaris* augu plastiskajām atbildes reakcijām, kā jau parādīts pētījumos ar citiem savvaļas daudzgadīgajiem augiem (Moriuchi, Winn, 2005). Dinamiskā mijiedarbība starp applūšanu ar jūras ūdeni, kas izmaina augsnes sāļumu un minerālelementu pieejamību, no vienas puses, un citu augu ietekmēto gaismas pieejamību, no otras, izraisa ievērojamu vides mikroheterogenitāti, kas dažādi ietekmē *H. vulgaris* augšanu un minerālo barošanas dabiskos apstākļos. Augsnes sāļums maz ietekmē *H. vulgaris* augšanu, lielāka ietekme ir apgaismojumam. Arī jūras ūdens ietekme galvenokārt izpaužas caur augsnes applūšanas efektiem uz minerālo barošanas. Savukārt, *H. vulgaris* augi ir labi pielāgojušies augsnes minerālelementu heterogenitātei. Augsts metabolisma plastiskums attiecībā uz mainīgu augsnes sāļumu un minerālelementu satura izmaiņām nodrošina augiem optimālu minerālo barošanu.

4.3. Sāļuma ietekme uz minerālo barošanas mitrāja sugu kompleksam dabiskos apstākļos

No šajā eksperimentā izmantotajām piecām sāļo mitrāju sugām, trīs (*Aster tripolium*, *Plantago maritima* un *Triglochin maritimum*) ir tipiski rozetes veidojošie augi, kuriem raksturīga sāļu izvairīšanās stratēģija ar programmēto novecošanos, veco lapu nobiršanu un nepārtrauktu jaunu lapu veidošanos, un tikai ierobežota sukulence (Albert, 1975). *Glaux maritima* ir veģetatīvi pavairoties spējīga suga, kurai raksturīga sāls dziedzeru klātbūtne uz dzinuma virsmas kā efektīvs veids sāļu aizvākšanai no audiem (Rozema, Riphagen, 1977), kā arī iekššūnas osmotiskā adaptācija (Rozema, 1975). *Trifolium fragiferum*, savukārt, ir tipisks tauriņziedis, kam raksturīga rizobiālā simbioze, kas dod iespēju izmantot gaisa slāpekli, un tas ir fakultatīvs halofīts (Nienartowicz, Wilkon-Michalska, 1993), kura sālsizturības mehānismi nav noskaidroti. Tātad, varētu paredzēt, ka pētītajām sugām ir atšķirīgi adaptācijas mehānismi krasi mainīgā sāļuma un minerālelementu heterogenitātes apstākļiem.

Individuālo augu eksistence mainīgos vai krasi atšķirīgos minerālelementu nodrošinājuma apstākļos varētu būt saistīta ar tādām pastāvīgi izteiktām vai inducējamām plastiska metabolisma reakcijām, kas konkrētā elementa trūkuma apstākļos dod iespēju to efektīvāk izmantot, bet pārbagātības situācijā – izslēgt no auga vai nekaitīgi uzglabāt. Kopā ar pielāgojumiem paaugstinātas NaCl koncentrācijas potenciālo negatīvo seku novēršanai sāļo mitrāju augi var augt plašā augsnes minerālelementu diapazonā bez būtiskas ietekmes uz augšanu un vairošanos.

Ar terminu „sāls regulācija“ parasti apzīmē tādu sālsizturības veidu, kas atļauj samazināt sāls daudzumu iekšējā vidē vai nu izslēdzot sāļus sakņu līmenī, iznesot tos apkārtējā vidē noņemot lapas, caur sāls dziedzeriem utml., vai arī ar sukulences palielināšanu. Savukārt, „sāls uzkrāšana“ notiek tad, kad, pieaugot augsnes sāļumam, palielinās arī audu iekšējā sāls koncentrācija. Parasti šie principiāli atšķirīgie mehānismi darbojas līdztekus. Šajā pētījumā analizētajām sugām var paredzēt dažādu sālsizturības mehānismu eksistenci, taču rezultāti rāda, ka dabiskos apstākļos sāļajā mitrējā dažādo sugu augu Na un Cl satura dinamikas un to izmaiņu raksturs atbilstoši augsnes sāļuma izmaiņām sezonas laikā ir samērā līdzīgas. Attiecībā uz Na jonu uzkrāšanu var izdalīt divas grupas (*Plantago* un *Triglochin*, un *Aster*, *Glaux* un *Trifolium*), starp kurām varēja novērot nelielas atšķirības jonu uzkrāšanā veģetācijas sezonas beigās – pirmās grupas augiem bija salīdzinoši augstāks audu Na līmenis augustā un septembrī (3.3.-2. attēls). Atšķirības Cl jonu uzkrāšanā bija lielākas, *Glaux* uzkrājot zemāku Cl līmeni sezonas pirmajā pusē, bet vēlāk grupu robežās šīs atšķirības izlīdzinājās (3.3.-3. attēls). Tātad, heterogēnas vides apstākļos dažādu sistemātisko grupu halofiti uzkrāj līdzīgas sāļu koncentrācijas, neraugoties uz krasi atšķirīgiem potenciālajiem sāļu izturības mehānismiem.

Ievērojami lielākas atšķirības konstatēja attiecībā uz audu minerālelementu satura izmaiņām dažādām mitrāju sugām. Tā piemēram, salīdzinoši palielinātas vienādas N koncentrācijas bija *Trifolium* un *Triglochin* lapās (3.3.-4. attēls), *Triglochin* palielinātā koncentrācijā uzkrāja arī P (3.3.-5. attēls), augsts K līmenis bija *Aster* un zems – *Plantago* lapās (3.3.-6. attēls), bet šai sugai bija raksturīgs arī augsts vairāku minerālelementu līmenis (Ca, Mg, S, Cu), kas izteiktāk izpaudās sezonas pirmajā pusē (3.3.-7., 3.3.-8., 3.3.-9., 3.3.-13. attēls). Savukārt, *Glaux* lapās tieši sezonas otrajā pusē bija augsts Fe (3.3.-10. attēls) un Mn (3.3.-11. attēls) līmenis, bet konstanti paaugstināta Mn koncentrācija – *Aster* lapās. Vislielākās atšķirības starp pētītajām sugām novēroja Zn satura un dinamikas ziņā (3.3.-12. attēls). Konstanti zems Zn līmenis visā veģetācijas sezonas laikā bija *Glaux* un *Triglochin*, svārstīgs – *Plantago* (augsts sezonas sākumā, zems – beigās), salīdzinoši augsts – *Aster* un *Trifolium*. Varētu domāt, ka vienādas konkrēto augsnes minerālelementu koncentrācijas apstākļos šīm sugām ir dažāda to pieejamība vai arī atšķirīgas vajadzības uz to izmantošanu. Tomēr, atsevišķas novērotās minerālelementu uzņemšanas vai uzkrāšanas īpatnības var izskaidrot arī ar augsnes sāļuma atšķirīgu ietekmi uz minerālo barošanos dažādām sugām. Tā piemēram, pētījumi kontrolētos apstākļos parādīja, ka *Aster tripolium* augiem vidējs līdz augsts augsnes sāļums inducē Mn uzkrāšanos lapās (3.4.-9. attēls). Sekojoši, šajā pētījumā novērotā paaugstinātā Mn koncentrācija *Aster* lapās, kā arī Fe un Mn satura pieaugums *Glaux* lapās varētu būt saistāms ar augsnes sāļuma specifisko iedarbību. Līdzīgi tam, K pieaugums *Aster* lapās arī var būt augsnes sāļuma stimulētās K uzņemšanas rezultāts šīs sugas augiem (3.4.-6. attēls).

Augu audu minerālelementu izmaiņas parasti analizē tikai no konkrētā elementa optimalitātes viedokļa, bez tālākas tā funkcionālās nozīmes analīzes iespējamo adaptāciju kontekstā. Tā piemēram, kultūraugu lapu analīzes izmanto konkrēto kultūru minerālās barošanās vajadzību noteikšanai

(Osvalde, 2011). Šāda pieeja ir loģiska, ņemot vērā faktu, ka lielākā daļa kultūraugu ir selekcionēti parādīt maksimālo augšanu un produktivitāti tikai šaurā konkrēto minerālelementu koncentrācijas diapazonā augsnē un jebkura atsevišķa elementa koncentrācijas samazināšanās zem šī līmeņa izraisa krasu produktivitātes samazinājumu, bet tās paaugstināšanās – toksikozi. Tomēr, no otras puses, savvaļas augi dabiskajās augsnēs piedzīvo krasas minerālelementu svārstības (heterogenitāti laikā), kā arī mikrovides atšķirības (heterogenitāti telpā). No šī viedokļa, tiem jābūt spējīgiem pielāgoties šādiem apstākļiem ar selektīvas uzņemšanas, pārvietošanas, aktīvas izmantošanas un uzglabāšanas, kā arī iekšējās šūnu vides aizsardzības starpniecību.

Tā piemēram, ja kādā konkrētā metabolisma procesā pastiprināti izmanto kādu noteiktu jonu, tā koncentrācija audos var būtiski palielināties, atsevišķos gadījumos, pat virs vidējā toksiskuma līmeņa. Savukārt, efektīvu starporgānu un iekššūnas detoksifikācijas sistēmu klātbūtne (piemēram, kompleksu veidošana ar citiem savienojumiem vai kompartmentācija vakuolās) ir būtiska savvaļas augu stratēģija jonu toksicitātes novēršanai. Šajā pētījumā atsevišķu jonu audu koncentrācijas ievērojami pārsniedza tādu toksiskuma līmeni, kas raksturīgs lielākajai daļai kultūraugu. Tā piemēram, Fe stauris bija virs 100 mg kg^{-1} visām pētītajām sālā mitrāja sugām, bet Mn saturs virs 300 mg kg^{-1} – *Glaux* gadījumā.

Būtisks Cu un Zn satura pieaugums *Aster* un *Plantago* augu lapās jūnijā (3.3. -12., 3.3.-13. attēls), kas laika ziņā sakrīt ar lielāko augsnes sāļuma līmeni (3.3.-1. A attēls), norāda uz šo abu jonu iespējamo piedalīšanos sāļu aizsardzības mehānismos. Kā zināms, viena superoksīdu pārtverošā enzīma, superoksīddismutāzes, forma molekulas aktīvajā centrā satur Cu un Zn jonus un tā piedalās audu aizsardzībā pret endogēno oksidatīvo stresu (Mittler *et al.*, 2004). Iespējams, ka novērotā Cu un Zn koncentrācijas palielināšanās *Aster* un *Plantago* augiem augsnes sāļuma epizodes laikā ir saistīta ar atbilstošu Cu-Zn superoksīddismutāzes proteīna līmeņa un aktivitātes pieaugumu kā daļa no sāļu inducētās aizsardzības pret endogēno oksidatīvo stresu. Kā zināms, sāļuma izraisītais aktīvā skābekļa formu veidošanās pieaugums var izraisīt metaboliskus un strukturālus bojājumus, tāpēc pretoksidatīvās enzimatiskās aizsardzības indukcija nepieciešamā līmenī ir būtiska iekššūnas sālsizturības mehānismu sastāvdaļa gan glikofītiem, gan halofītiem (Miller *et al.*, 2010). Ir parādīts, ka superoksīddismutāzes aktivitāte palielinās *Aster tripolium* augiem, kas aug 75% jūras ūdens sāļuma apstākļos (Geissler *et al.*, 2009). Bez tam, šī darba ietvaros arī kontrolētos apstākļos novērota Cu uzkrāšanās *A. tripolium* lapās un saknēs paaugstināta sāļuma apstākļos (3.4.-10. B attēls).

Plantago maritimum izcēlās citu pētīto sugu starpā kā vairāku minerālelementu hiperakumulators – augs lapas uzkrāja Ca, Mg un S, it īpaši, sezonas pirmajā pusē vai arī ilgāk (S gadījumā).

Kopumā, šī pētījuma rezultāti apstiprina pieņēmumu, ka savvaļas augiem, kas ir pielāgojušies biotopiem ar krasi heterogēniem augsnes apstākļiem, evolūcijas rezultātā izveidojušies efektīvi pielāgojumi, kas atļauj normāli augt un reproducēt plaša minerālelementu koncentrāciju diapazona apstākļos, kā arī krasi mainoties augsnes sāļumam.

Izvērtējot minerālelementu nodrošinājuma augsnē sakarības ar konkrētā elementa uzņemšanu augu audos, kā viens no apstākļiem jāņem vērā arī atsevišķu elementu savstarpējās sinerģiskās vai antagoniskās attiecības. Tā, piemēram, parādība, ka, Zn koncentrācijai augsnē krasi samazinoties no maija līdz jūnijam (3.3.-12. A attēls), tā uzņemšana augos būtiski nemainās (*Triglochin*, *Glaux*) vai pat palielinās (*Plantago*, *Aster*), skaidrojama ar izteikto antagonismu starp P un Zn kā arī B un Zn (Fageria *et al.*, 2002). Kā jau iepriekš atzīmēts, Zn antagonistu, P un B nodrošinājums pētītajos parauglaukumos būtiski samazinājās no maija līdz jūlijam (3.3.-5. A; 3.3.-15. A attēls). Savukārt, Mo nodrošinājumā augsnē un tā koncentrācijas izmaiņās augos novērojams sinerģisms starp P un Mo (Mortvedt, Cunningham, 1971), kā arī Cu antagoniska ietekme (Tisdale *et al.*, 1985). Lai arī Mo koncentrācija augsnē maijā (3.3.-14. A attēls) bija būtiski zemāka nekā jūnijā, tomēr, tā uzņemšana maijā bija tikpat aktīva visām sugām izņemot *Glaux*. Šis novērojums ir skaidrojams ar augstāku P koncentrāciju augsnē maijā, kas izsaukusi sekmētu Mo uzņemšanu. Vasaras otrās puses Mo koncentrācijas pieaugums lapās, apstākļos, kad tā saturs augsnē samazinās (3.3.14. A, B attēls), arī skaidrojams ar sinerģismu starp P un Mo, kā arī ar antagonista Cu koncentrācijas augsnē samazināšanos (3.3.-13. A attēls).

4.4. NaCl ietekme uz *Aster tripolium* un *Hydrocotyle vulgaris* minerālo barošanu

Ir vispārzināms, ka paaugstināta augsnes sāļainība (augsnē NaCl saturs) atšķirīgi ietekmē dažādu minerālelementu uzņemšanu un to uzkrāšanu augu audos (Romero, Marańón, 1996). Veiktais pētījums skaidri parāda, ka pētītās sugas (*H. vulgaris* un *A. tripolium*) atšķirīgi reaģē uz dažādu NaCl koncentrāciju klātbūtni substrātā, kas norāda uz atšķirīgiem bioķīmiskajiem mehānismiem ar potenciāli adaptīvu nozīmi. Novērotās atšķirības varētu būt saistītas ar konkrēto sugu dažādo sāls tolerances līmeni. Izejot no iegūtajiem datiem, var secināt, ka *H. vulgaris* ir raksturojams kā salīdzinoši sāls izturīgs glikofīts, kuram paaugstināta sāļainība nestimulē sakņu vai virszemes daļu augšanu (3.4.-3. A attēls). Savukārt, *A. tripolium* uzskatāms par vidēji izturīgu halofītisku augu, kuram novērojama stimulēta sakņu augšana vidēji intensīvas sāļainības apstākļos substrātā (25 līdz 100 mM NaCl; 3.4.-3. B attēls), savukārt, lapu augšana tiek būtiski inhibēta, augsnes sāļainībai pārsniedzot 100 mM NaCl.

Izvērtējot pētījumā iegūtos datus jāņem vērā, ka augus pakļaujot augstām atsevišķu elementu, piemēram, Na un Cl koncentrācijām, citu elementu koncentrāciju paaugstināšanās var būt saistīta ar parādību, ka augs turpina uzņemt attiecīgo elementu, bet tā kopējā augšana un biomasas producēšana samazinās, tādējādi elementa koncentrācija augā palielinās (Riņķis u.c., 1989). Šāda parādība varētu tikt novērota visos eksperimentālajos variantos ar *H. vulgaris* un apstrādes variantos ar *A. tripolium*, kur sāļainība pārsniedz 200 mM. Kā zināms, barības elementu pastiprināta uzņemšana paaugstinātas sāļainības apstākļos ir viens no adaptācijas mehānismiem, lai augi uzturētu līdzsvaru starp pārbagātībā esošajiem Na un Cl joniem ar citiem barības elementiem (Grattan,

Grieve, 1993).

Kopumā uzskata, ka vairāk nekā 90% Na halofītos uzkrājas to virszemes daļās, lai stimulētu sekmīgu ūdens un tajā esošo barības elementu uzņemšanu auga saknēs (Flowers *et al.*, 1977). Veiktajā pētījumā šāda sakarība novērota *H. vulgaris*, bet *A. tripolium* gadījumā pie augstākās eksperimentāli iegūtās substrāta sāļainības (17 000 mg l⁻¹ Na un 22 000 mg l⁻¹ Cl augi uzkrājuši līdzīgas šo elementu koncentrācijas gan lapās, gan saknēs (3.4.-1., 3.4.-2. attēls). Kā vēl viena starpsugu atšķirība atzīmējama Na un Cl uzkrāšanās audos piesātinājuma robeža. Sugai *H. vulgaris* gan lapu plātnēs, gan lapu kātos Na un Cl jonu koncentrācija sasniedz piesātinājumu, Na un Cl jonu koncentrācijai substrātā esot aptuveni 4 000 mg l⁻¹ (3.4.-1., 3.4.-2. attēls). Pretēji *H. vulgaris* gadījumam, *A. tripolium* sakņu un lapu audos novērojams lineārs Na un Cl jonu koncentrācijas pieaugums bez piesātinātības pazīmēm substrāta sāļainībai palielinoties, kas varētu liecināt par attīstītiem iekššūnas adaptācijas mehānismiem pret augstu Na un Cl jonu koncentrāciju auga audos (3.4.-1., 3.4.-2. attēls), kas, domājams, saistīti ar efektīvu to lokalizāciju vakuolās.

Sauszemes, arī piejūras ekosistēmās kā vieni no augu augšanu visvairāk ierobežojošiem barības elementiem visbiežāk tiek minēti tieši N un P (Aerts, Chapin, 2000). Pie tam, augiem augot sāls stresa apstākļos, N uzņemšana bieži būtiski izmainās. Publikācijas parāda neviennozīmīgu sāļainības ietekmi uz augu apgādi ar N, novērota gan traucēta (Bernstein, 1974; Messedi *et al.*, 2004) gan stimulēta (Sági, Erdei, 2005) N uzņemšana atkarībā no pētītās sugas. Savukārt, mūsu pētījumā kopumā konstatētas visai nelielas N uzņemšanas izmaiņas atkarībā no sāļainības līmeņa substrātā. Lielākās atšķirības novērojamas *A. tripolium*, kur substrāta sāļainības diapazonā no 25 līdz 200 mM NaCl novērojama inhibēta N uzņemšana augu saknēs, bet stimulēta – lapās (3.4.-4. attēls).

Vairums pētījumu, kuri veikti kā augsnē, tā audu kultūrās, uzrāda stimulētu P uzņemšanu paaugstinātas sāļainības apstākļos (Grattan, Grieve, 1993). Arī mūsu pētījumā konstatēta P uzkrāšanas veicināšana visos *H. vulgaris* orgānos, paaugstinoties Na un Cl jonu koncentrācijai augsnē, bet *A. tripolium* gadījumā paaugstināta sāļainība sekmēja tikai P uzņemšanu saknēs, bet uzņemšana lapās tika inhibēta (3.4.-5. attēls), kas ir pretrunā ar iepriekš veiktajiem pētījumiem (Ullrich-Eberius, Yingchol, 1974).

Kā viens no kritiski svarīgiem pielāgojumiem, lai augi veiksmīgi izdzīvotu un augtu sāļā vidē, ir augsta K/Na attiecības nodrošināšana to audos (Glenn *et al.*, 1994). Ir vispārzināms, ka augstāka K/Na attiecība pozitīvi ietekmē augu augšanu paaugstinātai sāļainībai pakļautos biotopos (Asch *et al.*, 2000). Pie tam, Na un K joniem kā vienvērtīgiem katjoniem iespējama konkurence uzņemšanas laikā, tāpēc paaugstināta Na koncentrācija negatīvi ietekmē K uzņemšanu augos (Grattan, Grieve, 1993; Dorsaf *et al.*, 2004; Fuchs *et al.*, 2005). Bet, jāatzīmē arī, ka pētījumos ar atsevišķām, visbiežāk, halofītu sugām, novērota arī K uzņemšanas veicināšana paaugstinātas sāļainības apstākļos (Mahomoad, 1996; Basra, Basra, 1997). Pētījumā ar *A. tripolium* netika novērota būtiska paaugstinātas Na koncentrācijas augsnē ietekme uz K uzņemšanu, tai pat laikā

ievērojami palielinoties Na koncentrācijai augu vakuolās, kas noved pie būtiskas Na pret K attiecības paaugstināšanās auga audos (Ramani *et al.*, 2006). Citā pētījumā ar *A. tripolium* iegūti atšķirīgi rezultāti, paaugstinātai NaCl koncentrācijai izraisot trīskārtīgu K koncentrācijas samazināšanos auga lapās vienlaicīgi ar traucētu Ca uzņemšanu (Cooper, 1982). Mūsu veiktajā eksperimentā novērota K koncentrācijas palielināšanās gan *A. tripolium* lapās, gan saknēs, kā arī K koncentrācijas samazināšanās *H. vulgaris* lapu plātnēs, paaugstinoties Na un Cl koncentrācijai substrātā (3.4.-6. attēls), kas saskan ar uzskatu, ka augstāka K/Na attiecība tik tiešām varētu būt saistīta ar paaugstinātu augu toleranci pret vides sāļainību un var tikt uzskatīta par adaptācijas mehānismu augšanai šādos apstākļos (Ben, Hamed, 2008).

Makroelementam kalcijam ir liela nozīme sāls izturības veicināšanā sasāļotā vidē augošiem augiem. Paaugstināta Ca koncentrācija šūnās pozitīvi ietekmē augu augšanu un attīstību ar Na un Cl joniem pārbagātā augsnē, kas ietver K aizplūšanas no citozola samazināšanu, kā arī membrānu stabilizāciju, novēršot Ca un Mg aizvietošanu ar Na membrānu struktūrā (Cramer *et al.*, 1988). Tādējādi, augsts Ca saturs sekmē augstas osmozes spējas uzturēšanu šūnā (Bohnert *et al.*, 1999). Visbiežāk halofītiem sasāļotā vidē novērojama Ca koncentrācijas samazināšanās auga virszemes daļās, vienlaicīgi ar tā koncentrācijas palielināšanos saknēs, kuras ir tiešā kontaktā ar sāļo augsni (Romero, Marañón, 1996). Savukārt mūsu veiktajā eksperimentā nenovēroja būtiskas Ca koncentrācijas izmaiņas pētīto sugu orgānos. Tiek uzskatīts, ka *Arabidopsis* jutīgumu pret paaugstinātu sāļainību galvenokārt nosaka traucētais K un Ca jonu transports saknēs (Attia *et al.*, 2008). Tomēr, eksperimentos ar kviešiem konstatēts, ka sāļainības izraisītā K un Ca koncentrācijas samazināšanās novērojama daudz izteiktāk, ja makroelementu nodrošinājums augsnē ir nepietiekams (Hu, Schmidhalten, 1997).

Vislielākais paaugstinātas sāļainības efekts novērojams Mn koncentrācijas izmaiņām abās pētītajās sugās. Paaugstinoties substrāta Na un Cl saturam, būtiski palielinājusies Mn koncentrācija abu sugu visos pētītajos orgānos, piemēram, *H. vulgaris* lapu kātos sasniedzot 500%, salīdzinot ar kontroles variantu (3.4.-9. attēls). Mangāna koncentrācijas paaugstināšanās sāļainības ietekmē atzīmēta pētījumā ar viengadīgo pākšaugu *Melilotus segetalis*, kas ir labi pielāgojies augšanai sasāļotā vidē (Romero, Marañón, 1996), kā arī virknei halofītu (Williams, 1994). Var pieņēmt, ka šajā pētījumā konstatētā Mn, Fe un Cu koncentrācijas paaugstināšanās pētīto sugu audos varētu būt saistīta ar jonu līdzsvara atjaunošanu audos. Jāpiemin, ka, pretēji mūsu iegūtajiem rezultātiem, pētījumā ar *A. tripolium* konstatēts, ka sāļainībai izraisījusi trīskārtīgu K un Mn koncentrācijas samazināšanos augā, kā arī statistiski būtisku Ca un Fe satura samazināšanos (Cooper, 1982). Pie tam, pārsteidzoši, ka šajos pašos eksperimentos nekonstatēja Na koncentrācijas paaugstināšanos *A. tripolium* virszemes daļās, lai gan augus audzēja paaugstinātu NaCl koncentrāciju saturošā substrātā.

Arī sērs uzskatāms par nozīmīgu elementu auga aizsargreakcijās stresa apstākļos, darbojoties glutaciona sastāvā kā antioksidatīvs aģents (Rausch, Wachter, 2005). Veiktajā eksperimentā novēroja

dramatisku atšķirību sēra uzņemšanā starp pētītajām sugām, audzējot tās substrātā ar paaugstinātu Na un Cl jonu koncentrāciju (3.4.-7. attēls). Palielinoties substrāta sāļainībai, S saturs samazinājās abu pētīto sugu lapās un *A. tripolium* saknēs, savukārt, krasa S koncentrācijas paaugstināšanos novēroja *H. vulgaris* stolonos un lapu kātos.

4.5. NaCl un minerālelementu ietekme uz *Triglochin* augšanu un minerālo barošanu

Veicot eksperimentus, kuru mērķis ir raksturot minerālelementu savastarpējās attiecības un mijiedarbību, atdarinot dabiskos augu augšanas apstākļus, iegūtos rezultātus ir grūti interpretēt, jo mijiedarbības ir kompleksas kā ķīmiskajā, tā fizioloģiskajā līmenī. Veiktajā pētījumā mēģināts salīdzināt dabiskajā vidē sastopamo minerālelementu nodrošinājuma ietekmi uz augu augšanu ar dažādiem augsnes sastāviem pa gradientu pārejot uz minerālelementu nodrošinājumu augsnē, kurš uzskatāms par optimālu vairumam kultūraugu sugu mērenās klimata joslas apstākļos (Osvalde, 2011).

Divas *Triglochin* L. (Juncaginaceae) ģints sugas ir bieži sastopamas mērenās joslas mitrājos. *Triglochin palustre* ir parasta suga, kas nav saistāma ar sāļām augsnēm (Nienartowicz, Wilkon-Michalska 1993), bet tā reizēm sastopama piekrastes biotopos. Uzskata, ka *T. palustre* augšanu sāļo mitrāju sabiedrībās izslēdz zems slāpekļa saturs, augsts augsnes sāļums un augsnes applūšana (Mulder *et al.*, 1996). Tomēr, tā kā papildus slāpekļa pievadīšana neveicina augu augšanu, uzskata, ka augšanu ierobežo galvenokārt fizikāli faktori.

T. maritimum ir daudzgadīga suga, kas ir izplatīta gar jūras krastu, bet aizņem arī ievērojamas platības iekšzemes sāļajās augsnēs visā Eiropā (Lambracht *et al.*, 2007). Pretstatā *T. palustre*, *T. maritimum* ir tipisks lapu sukulentais obligātais halofīts (Breckle, 2002), kas uzkrāj kā savietojamos osmolītus neorganiskos jonus un prolīnu (Stewart, Lee, 1974; Jefferies *et al.*, 1979). *Triglochin maritimum* ir izņēmums viendīgļlapju vidū kā Na uzkrājējs ar K/Na attiecību zem 1. Daļēji tā sālsizturība saistāma ar Na un Cl uzkrāšanos lapu šūnu vakuolās (Jefferies 1973). Uzskata, ka *T. maritimum* ir augstāka sālsizturība applūdušā augsnē un otrādi (Rozema *et al.*, 1985).

Aprakstīto pētījumu mērķis bija noteikt, kā divas tuvu radniecīgas viendīgļlapju sugas (*Triglochin maritimum* un *Triglochin palustre*) ar atšķirīgām ekoloģiskajām nišām reaģē uz augsnes edafisko apstākļu izmaiņu, t.i., minerālvielu pieejamību un augsnes sāļumu. Konkrēti, mēģināja noskaidrot, kā šo divu sugu augi pielāgojas sāļā mitrāja augsnes heterogenitātei. Dzinumu un sakņu augšanu izmantoja kā rādītāju iespējamo ierobežojošo faktoru atrašanai. Bez tam, mēģināja noskaidrot, kāda nozīme pielāgošanās mehānismos ir aminoskābei prolīnam kā aizsargsavienojumam.

Veiktajā pētījumā substrāts, kurš izmantots kā *T. maritimum* dabisko atradņu augsne, no minerālelementu satura viedokļa raksturojams ar salīdzinoši zemu slāpekļa (60 mg l⁻¹) un kālija (120 mg l⁻¹), ar ļoti augstu Na (900 mg l⁻¹) un Cl (1300 mg l⁻¹), kā arī citu minerālelementu saturu. Vairāki no mikroelementiem būtiski pārsniedza augiem nepieciešamās koncentrācijas, bet Fe un

Mn koncentrācija substrātā uzskatāma pat par toksisku kultūraugu augšanai (Osvalde, 2011). Tā rezultātā, eksperimentālajā variantā, kurš atdarina dabisko augšanas vidi, zemais N saturs (iespējams, augšanu ierobežojošs) kombinējas ar potenciāli vairāku citu elementu toksisku saturu, ieskaitot Na un Cl (arī, iespējams, augšanu ierobežojošs). Likumsakarīgi, ka, pielietojot šādu eksperimentālo shēmu, nav iespējams noteikt, vai augu augšanu ierobežo zems N saturs vai atsevišķu jonu (īpaši Na un Cl) toksiski augsts saturs substrātā.

Kopumā, balstoties uz veiktā eksperimenta rezultātiem, ir noskaidrots, ka izteikti heterogēnos augsnes apstākļos pētītās viendīgļlapju sugas *T. maritimum* un *T. palustre* spēj efektīvi regulēt iekššūnas jonu koncentrāciju un to sastāvu bez būtiskām traucētas augšanas pazīmēm.

Par toksiskām mikroelementu koncentrāciju augos uzskatāms, ja Cu pārsniedz 20, Fe un Zn – 100, bet Mn – 300 mg kg⁻¹ (Macnicol, Becket, 1985). Veiktajā eksperimentā Fe koncentrācijas pārsniedza minēto toksisko līmeni abu sugu visos pētītajos orgānos, savukārt, saknēs konstatēja toksisku Mn, Zn un Cu koncentrāciju. Paaugstināta tolerance pret mikroelementu pārbagātību, kuri uzskatāmi par smagajiem metāliem, saistīta ar attīstītu elementu translokācijas sistēmu un paaugstinātu šo elementu sekundāru dislokāciju saknēs (Hart *et al.*, 1998; Osvalde, Paegle, 2005; Osvalde, Paegle, 2006). Salīdzinoši zemie mikroelementu līmeņi abu pētīto *Triglochin* ģints sugu lapās uzskatāmi par efektīviem auga fotosintēzējošo orgānu aizsardzības mehānismiem, uzkrājot smagos metālus saknēs. Kā vēl viens no aizsardzības mehānismiem pret paaugstinātām elementu koncentrācijām augos literatūrā minēta inducētā aminoskābes prolīna sintēze un uzkrāšanās augu lapās (Osvalde, Paegle, 2005). Arī veiktajā pētījumā suboptimāla mitruma, kā arī paaugstinātas sāļainības ietekmē abām *Triglochin* sugām novērota paaugstināta prolīna uzkrāšanās augu lapās.

Kā liecina Osvaldes un Paegles (2005) veiktie pētījumi ar kultūraugiem, Cu koncentrācija augsnē 10 mg l⁻¹ izraisa vara toksikozes simptomus un samazina produktivitāti (28 un 82% salīdzinot ar kontroli), sasniedzot Cu koncentrāciju augu lapās vairāk nekā 15 un 35 mg kg⁻¹ attiecīgi salātiem un redīsiem. Līdzīgi, 20 mg kg⁻¹ Zn koncentrācija augsnē izraisa toksikozes simptomus un biomasas samazināšanos salātiem un redīsiem attiecīgi par 30 un 75%, salīdzinot ar kontroli, vienlaicīgi lapās cinka koncentrācijai sasniedzot 1000 un 600 mg kg⁻¹ (Osvalde, Paegle, 2006). Savukārt, mūsu pētījumā maksimālās Cu un Zn koncentrācijas eksperimentālajā variantā, kurš simulēja dabiskos augsnes apstākļus, bija attiecīgi 2.5 un 20 mg l⁻¹, rezultātā, pētīto augu sugu lapās tika uzņemtas līdzīgas Cu koncentrācijas kā augstāk minētajā pētījumā (3.5. 13. attēls). Savukārt, *Triglochin* ģints sugu lapās, augot dabisko apstākļu variantā, ar substrāta Zn koncentrāciju 20 mg l⁻¹ konstatēja tikai 75 un 87 mg kg⁻¹ cinka attiecīgi *T. maritimum* un *T. palustre* augiem (3.5.-12. attēls). Īpaši svarīgi, ka netika novēroti toksikozes simptomi vai sausās masas samazināšanās (3.5.-3. attēls). Tādējādi var secināt, ka augiem, kas pielāgoti augošanai vidē ar potenciāli augstu atsevišķu mikroelementu koncentrāciju augsnē, atšķirībā no kultūraugiem, eksistē adaptācijas mehānismi, lai regulētu jonu koncentrāciju to audos.

Augiem, kuri dabiski aug sāļos piejūras mitrājos, augstas Fe un Mn koncentrācijas saknēs, salīdzinot ar virszemes daļām, ir viens no iepējamiem adaptācijas mehānismiem jonu translokācijas ceļā (Rozema *et al.*, 1985). Dabiskos apstākļos *T. maritimum* saknēs uzkrājas līdz 9.1 mg g^{-1} Fe un 0.27 mg g^{-1} Mn, salīdzinot ar 0.10 mg g^{-1} Fe un 0.08 mg g^{-1} Mn auga lapās (Rozema *et al.*, 1985). Arī mūsu veiktajā pētījumā *T. maritimum* saknēs un lapās konstatēja līdzīgas Fe koncentrācijas, bet, atšķirībā no minētā eksperimenta, Mn līmenis augu audos bija būtiski augstāks (3.5.-11. attēls). Augsta sakņu gaisa ietilpība, kas raksturīga ūdenī augošiem augiem, paaugstina oksidēšanās spēju saknēs, sāļo mitrāju apstākļos izraisot inducēto tolerances pret paaugstinātu Fe un Mn koncentrāciju augsnē.

Pētījumā konstatēts, ka, augot suboptimālos apstākļos, *T. maritimum* uzkrāja augstākas prolīna koncentrācijas, salīdzinot ar *T. palustre* (3.5.-16., 3.5.-17., 3.5.-18. attēls), tādējādi parādot augstāku aizsardzības līmeni pret osmotisko un oksidatīvo iekššūnas stresu (Hare, Cress, 1977). Konstatēts, ka *T. maritimum*, augot dabiskos apstākļos, uzkrāj līdz $113 \mu\text{mol kg}^{-1}$ prolīna (Stewart, Lee, 1974). Savukārt, audzējot šīs sugas augus substrātā ar bagātinātu N saturu laboratorijas apstākļos, konstatēta pat $330 \mu\text{mol kg}^{-1}$ prolīna koncentrācija (Stewart, Lee, 1974). Tādējādi, var secināt, ka augiem, kas aug N deficīta apstākļos, ir ierobežotas iespējas sintezēt aminoskābi prolīnu paaugstinātas sāļainības parādību novēršanai.

Savukārt, mūsu veiktajā pētījumā apstrādes variantā ar 900 mg kg^{-1} Na un 500 mg kg^{-1} Cl, kā arī, ar 60 mg l^{-1} N koncentrāciju augsnē, *T. maritimum* uzkrāja $46 \mu\text{mol kg}^{-1}$ prolīna (3.5.-16. A attēls). Līdzīgā sāls koncentrācijā (50 mM NaCl) un paaugstināta N nodrošinājuma (130 mg l^{-1}) apstākļos augi uzkrāja $41 \mu\text{mol kg}^{-1}$ prolīna (3.5.-17. A attēls). Tātad, šādos apstākļos N koncentrācija augsnē bija pietiekama, lai neierobežotu paaugstinātas sāļainības izsaukto prolīna sintēzi un uzkrāšanos.

Veiktais pētījums parāda, ka paaugstināta augsnes sāļainība un zems N saturs neierobežo *T. palustre* lapu augšanu atšķirībā no *T. maritimum*, kam lapas dabisko apstākļu apstrādes variantā bija būtiski īsākas (3.5.-1. attēls). Līdzīgi kā mūsu pētījumā, divus mēnešus audzējot *T. maritimum* augsnē ar paaugstinātu sāļainību (340 mM NaCl), nevarēja novērot sausās masas samazinājumu (Cooper, 1982). Tajā pašā pētījumā atzīmēts, ka paaugstināta augsnes sāļainībai izraisa stimulētu, bet statistiski nebūtisku Fe un Mn koncentrācijas paaugstināšanos *T. maritimum* lapās (Cooper, 1982). Savukārt, *T. bulbosa* augšana netika ietekmēta, audzējot augus hidrokultūrā ar NaCl līdz 150 mol m^{-3} , bet NaCl koncentrācijā 300 mol m^{-3} augu kopējā sausā masa samazinājās par 21% (Naidoo, Naidoo, 2001). Tātad, dažādas *Triglochin* ģints sugas uzrāda salīdzinoši augstu izturību pret paaugstinātu augšanas vides sāļainību.

Pētītās sugas – *T. maritimum* un *T. palustre*, augot pie krasi atšķirīga minerālelementu nodrošinājuma un svārstīgas substrāta sāļainības apstākļos, uzrāda vairākus mehānismus ar adaptīvu nozīmi. Pirmkārt, sāls inducēta lapu sukulence samazina (atšķaida) absorbētos neorganiskos jonus *T. maritimum*. Otrkārt, pastiprināta Na izolēšana vakuolās (osmotisko līdzsvaru citoplazmā nodrošinot,

uzkrājot prolinu un/vai citus organiskos savienojumus – osmolītus) pasargā citoplazmas elementus pret jonu toksiskumu un osmotisko stresu. Treškārt, pārbagātībā esošo jonu izolēšana saknēs pasargā fotosintētiskos audus no jonu toksikozes.

4.6. Minerālelementu nodrošinājums jūras piekrastes biotopos un piekrastes augu adaptācijas

Pētījuma sadaļā izvērtētas korelācijas starp augsnes īpašībām un minerālelementu koncentrāciju augsnē trīs dažādos piekrastes biotopos, no kuriem divi raksturojami kā piejūras mitrāji – Liepājas ezera piekrastes mitrājs un Rīga jūras līča Mērsraga piekrastes mitrājs; kā arī piekrastes kāpas. Kopumā visizteiktākās korelācijas starp barības elementu koncentrācijām augsnē novērojamas Liepājas ezera mitrājam (4.6.-1. A attēls). Iespējams, ka šīs korelācijas saistītas ar to, ka šī pētījumu vieta, salīdzinot ar pārējām, atrodas vistālāk no jūras un jūras ūdens ietekme uz mitrāja augsnes sastāvu ir pastarpināta, jo Liepāja sezera piekrastē pētītos parauglaukumus tieši ietekmē ezera ūdens, kurš saskarē ar jūru nonāk tikai caur pilsētas kanālu. Ņemot vērā šos apstākļus, var secināt, ka Liepājas ezera sistēma ir stabilāka un jūras ietekmētās barības elementu koncentrāciju izmaiņas mitrājā ir mazāk izteiktas. Tādējādi, korelācijas veidojošās elementu svārstības vairāk kā pārējos biotopos saistāmas ar organiskās vielas mineralizācijas procesiem sezonas laikā, kad minerālelementu saturs augsnē palielinās proporcionāli saistībā ar organiskajā vielā esošajām koncentrācijām, uz ko arī norāda korelācijas starp vairumu barības elementiem, it īpaši, starp N un visiem mikroelementiem, izņemot Mn un Mo. Par mineralizācijas procesu liecina arī kāpjošās N koncentrācijas parauglaukumā, kas maijā ir $19 \pm 7 \text{ mg l}^{-1}$, pakāpeniski pieaug un septembrī sasniedz $43 \pm 11 \text{ mg l}^{-1}$.

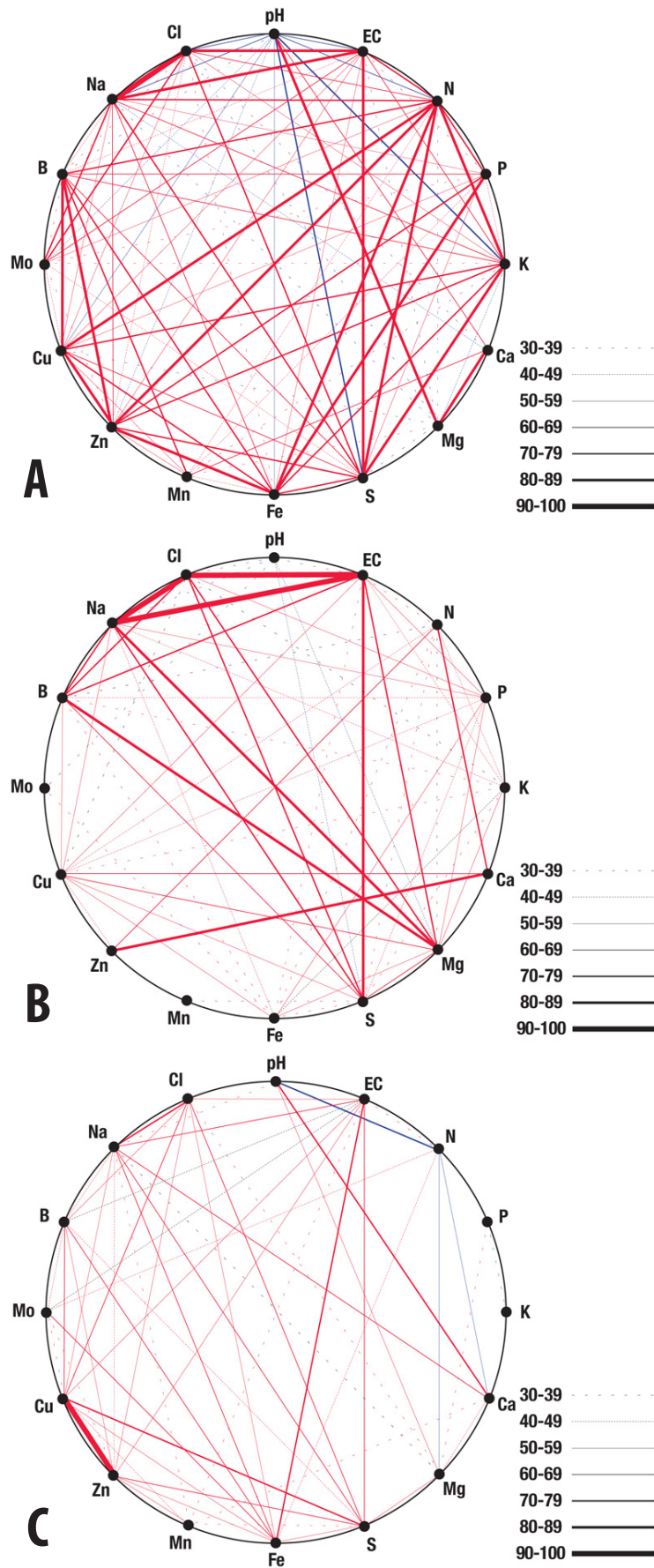
Salīdzinoši zemāka jūras ūdens ietekme uz Liepājas ezera mitrāja augsnes sastāvu novērojama arī, apskatot ar jūras ūdeni tieši saistīto rādītāju koncentrācijas. Redzams, ka Liepājas mitrāja pētījumu vietas parauglaukumā, kurš atrodas vistuvāk krastam, Na un Cl, kā arī kopējā ūdenī

6.4.-1. tabula. Augsnes Na, Cl un elektrovadītspējas izmaiņas sezonas laikā Liepājas ezera mitrāja pētījumu vietā parauglaukumā A

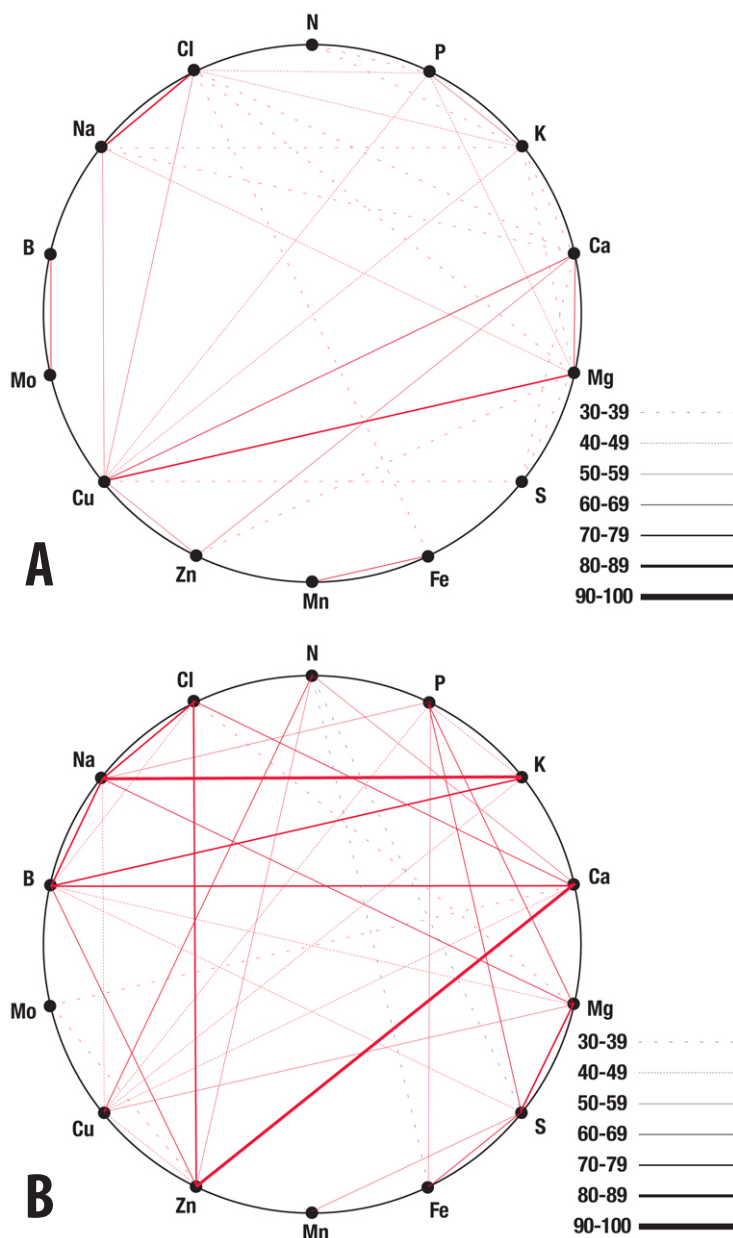
Parametrs	Maijs	Jūnijs	Jūlijs	Augusts	Septembris	Max/Min
Na	650 ± 143	675 ± 87	1030 ± 0	820 ± 25	485 ± 50	2.12
Cl	880 ± 125	1020 ± 68	1205 ± 55	962 ± 63	475 ± 125	2.54
EC	5.46 ± 1.05	4.55 ± 0.86	6.81 ± 0.91	5.77 ± 0.07	3.18 ± 0.03	2.14

6.4.-2. tabula. Augsnes Na, Cl un elektrovadītspējas izmaiņas sezonas laikā Mērsraga mitrāja pētījumu vietā parauglaukumā D

Parametrs	Maijs	Jūnijs	Jūlijs	Augusts	Septembris	Max/Min
Na	3050	1850	945	330	2600	9.24
Cl	3650	1350	1125	575	3120	6.35
EC	14.23	6.28	4.07	4.52	12.80	3.50



4.6.-1. attēls. Korelācijas starp augsnes īpašībām un minerālelementu saturu mitrājā pie Liepājas ezera (A), mitrājā Mērsraga piekrastē (B) un jūras piekrastes kāpās (C). Ar sarkanu parādītas pozitīvās korelācijas, ar zilu – negatīvās. Līnijas biezums parāda P, izteiktu %.



4.6.-2. attēls. Korelācijas starp augu lapu minerālelementu saturu mitrājā pie Liepājas ezera *Aster tripolium*, *Glaux maritima*, *Plantago maritima*, *Trifolium fragiferum*, *Triglochin maritimum* (A) un mitrājā Mērsraga piekrastē *Hydrocotyle vulgaris* (B). Ar sarkanu parādītas pozitīvās korelācijas, ar zilu – negatīvās. Līnijas biezums parāda P, izteiktu %.

šķīstošo sāļu koncentrācijas (EC) sezonālā dinamika uzrāda ievērojami zemāku izkliedi (no 2.12 līdz 2.54 reizēm) (6.4.-1. tabula), salīdzinot ar Mērsraga mitrājā (parauglaukums D, vistuvāk jūrai) konstatēto (no 3.50 līdz 9.24) (6.4.-2. tabula). Lai arī atšķirīgas intensitātes, tomēr, abos mitrājos konstatēta būtiska jūras ūdens ietekme, kas parādās arī izteiktā korelācijā starp Na un Cl, kas arī ir nozīmīgākie kopējās sāļu koncentrācijas veidotāji. Tādējādi, tas atspoguļojas izteiktā šo elementu korelācijā ar EC (4.6.-1. A, B attēls). Abos pētītajos mitrājos novērojamā sakarība starp EC un S, B saistīta ar to anjonu formu augsnē, kā rezultātā tie viegli pāriet ūdens izvilkumā, kurš lietots, nosakot kopējo sāļu koncentrāciju. Interesi izraisa makroelementa Ca neesošā korelācija ar pārējiem barības elementiem pētītajos mitrājos un tā pozitīvā korelācija Mērsraga mitrājā ar Zn. Pēc būtības,

būtu jānovēro negatīva Ca koncentrācijas korelācija ar visiem minerālelementiem, izņemot Mo, kura pieejamība augsnē paaugstinās bāziskā vidē (Jones, 1985). Parādība, iespējams, skaidrojama ar iepriekš pieminēto metodikas specifiku, kad paraugā esošie gliemežvāku mikro gabaliņi šķīst lietotajā izvilcējā (1M HCl) un pāriet analizējamā šķīdumā, bet nav tieši pieejami augiem. Negatīvā korelācija starp augsnes pH un vairumu barības elementu skaidrojama ar parādību, ka augstākais pH konstatējams veģetācijas sezonas sākumā, kad, savukārt, augsnē ir mazāk pieejamo barības elementu. Savukārt, vasaras otrajā pusē lietus ūdens ietekmē augsnes pH samazinās, bet mineralizācijas procesa rezultātā augsnē minerālelementu saturs palielinās. Parādība izteikti novērojama Liepājas mitrāja parauglaukumā, kā arī jūras piekrastes kāpās starp pH un N saturu (4.6.-1. A, C attēls).

Jūras piekrastes kāpās korelācijas starp augsnes īpašībām un barības elementiem konstatētas mazāk izteiktā mērā, salīdzinot ar mitrājiem (4.6.-1. C attēls), kas norāda uz iepriekš pieminēto ārkārtīgi augsto kāpu augsnes ķīmiskā sastāva heterogenitāti un faktoru daudzumu, kuri ietekmē minerālā nodrošinājuma režīmu kāpās.

Darbā konstatētas arī korelācijas starp barības elementiem dažādu sugu lapās divās mitrājos izvietotajās pētījumu vietās (4.6.-2. attēls). Jāatzīmē loģiskā korelācija starp Na un Cl joniem, kuri tieši saistīti ar jūras ūdeni un vairums atrodas NaCl savienojumā. Savukārt, pozitīvā korelācija starp Na un K, kas īpaši izteikta Mērsraga piekrastē *Hydrocotyle vulgaris* gadījumā, norāda uz izplatītu halofītu adaptācijas mehānismu, t.i. stimulētu K uzņemšanu palielinoties augsnes sāļainībai (Asch *et al.*, 2000). Korelācija starp Na un K norāda arī uz adaptācijas mehānismu, kad augs nevis neuzņem Na audos, bet uzņem to un sekmīgi dislocē lapu šūnu vakuolās. Tā rezultātā, augsts iekššūnas Na saturs jāstabilizē ar augstu K koncentrāciju. Parādība gan netika novērota mūsu veiktajā eksperimentā kontrolētos apstākļos, kur, paaugstinot vides sāļainību, K saturs *H. vulgaris* lapu plātnēs samazinājās (3.4.-6. attēls). Abos mitrājos novērojama arī pozitīva korelācija starp Ca, Zn un Cu. Ja uzskata, ka šo elementu saistītās izmaiņas skaidrojamas ar augsnes sāļainības svārstībām, tad arī šajās korelācijās saskatāmi augu adaptācijas mehānismi. Jau atzīmēta makroelementa Ca nozīme sāls izturības veicināšanā, stabilizējot šūnas membrānas un samazinot K aizplūšanu no citozola (Cramer *et al.*, 1988). Minēta arī Zn un Cu iespējamā piedalīšanās sāļu aizsardzības mehānismos superoksiddismutāzes sastāvā aizsardzībā pret endogenu oksidatīvo stresu. Tādējādi Ca, Zn un Cu savstarpējā korelācija skaidrojama ar aizsardzību pret paaugstinātu sāļainību.

Kopumā mazāk izteiktas korelācijas starp barības elementiem Liepājas ezera mitrāja (4.6.-2. A attēls) augu lapās skaidrojamas ar to, ka apkopotī dati no piecām dažādām sugām. Jau iepriekš minēts, ka izvēlētās sugas raksturīgas ar atšķirīgiem adaptācijas mehānismiem un tādējādi saistība starp minerālelementu koncentrāciju svārstībām to lapās ir mazāk izteikta.

6. Secinājumi

1. Baltijas jūras un Rīgas jūras liča piekrastes kāpu biotopi ir raksturīgi ar krasām sezonāla rakstura un mikrovides apstākļu ietekmētām minerālelementu svārstībām un izteikti suboptimālām to koncentrācijām. Jūras ietekmētajos mitrājos augsnes minerālelementu savstarpējās izmaiņas ir atkarīgas no applūšanas ar jūras ūdens ietekmes, kā arī organisko atlieku mineralizācijas. Galvenie augu augšanu ietekmējošie un ierobežojošie faktori piekrastes biotopos ir zems slāpekļa nodrošinājums augsnē, kas raksturīgs galvenokārt kāpām un liedagam, un augsts balasta elementu Na un Cl saturs, kas raksturīgs mitrājiem.
2. Piekrastes biotopu augi *Alyssum gmelinii* un *Eryngium maritimum* (sausajās kāpās), *Hydrocotyle vulgaris*, *Glaux maritima*, *Plantago maritima*, *Trifolium fragiferum*, *Triglochin palustre* (sāļajā mitrājā) minerālelementus saista selektīvi. Daļu minerālu uzņemšanas īpatnību var izskaidrot ar jonu antagonismu (starp P un Zn, B un Zn), kā arī jonu sinerģismu (P un Mo). Savukārt, augsts Na un Cl saturs augsnē izsauc Ca, Zn un Cu uzkrāšanos, bet kavē Mn un Fe uzkrāšanos lapu audos.
3. *Hydrocotyle vulgaris* dabiskos apstākļos novērota kompleksa mijiedarbība starp vides faktoriem un plastiskajām atbildes reakcijām. Dinamiskā mijiedarbība starp applūšanu ar jūras ūdeni un gaismas pieejamību izraisa vides mikroheterogenitāti, kas dažādi ietekmē *Hydrocotyle vulgaris* augšanu un minerālo barošanu.
4. Augi no sugām ar atšķirīgām sālsizturības stratēģijām heterogēnos augsnes apstākļos uzkrāj līdzīgas Na un Cl koncentrācijas audos. Atsevišķas sugas vienādos apstākļos pastiprināti uzkrāj N (*Trifolium fragiferum*, *Triglochin maritimum*), P (*Triglochin maritimum*), K (*Aster tripolium*), Fe (*Glaux maritima*), Mn (*A. tripolium*, *G. maritima*), Zn (*A. tripolium*, *T. fragiferum*). Savukārt, *Plantago maritima* novēro vairāku elementu (Ca, Mg, S, Cu.) hiperakumulāciju.
5. Pētījumos kontrolētos apstākļos noskaidrots, ka *Hydrocotyle vulgaris* ir salīdzinoši sāls izturīgs glikofīts ar ierobežotu sāls uzņemšanas spēju, kuram sāļainība nestimulē augšanu. Savukārt, *Aster tripolium* var uzņemt augstas sāls koncentrācijas audos un vidējas sāļainības apstākļos tam novērojama sakņu augšanas stimulācija un lapu augšanas bremsēšana, kas ļauj to uzskatīt par vidēji izturīgu halofītu. Paaugstināta sāļainība būtiski neietekmē slāpekļa uzņemšanu *A. tripolium* un *H. vulgaris* audos, liecinot par efektīvu iekššūnas aizsardzības mehānismu eksistenci paaugstinātas NaCl uzņemšanas situācijā.
6. Izteikti heterogēniem apstākļiem adaptējusies halofitiska augu suga – *Triglochin maritimum*, salīdzinot ar glikofītu *Triglochin palustre*, efektīvi regulē iekššūnas jonu koncentrācijas un to sastāvu bez būtiskām traucētas augšanas pazīmēm. *Triglochin maritimum* efektīvāk par *Triglochin palustre* izolē pārbagātībā esošos Mn, Zn, un Cu jonus saknēs; uzkrāj augstas prolīna koncentrācijas augu orgānos, tādējādi regulējot šūnu osmotisko līdzsvaru; efektīvi izmanto zemu N nodrošinājumu, neinhibējot prolīna sintēzi.

7. Aizstāvēšanai izvirzītās tēzes

1. Piejūras biotopu augsnes novērotā minerālelementu spātiālā un temporālā heterogenitāte uz atsevišķu elementu suboptimalitātes fona kopā ar augsnes sāļumu nosaka galvenās minerālās barošanās īpatnības tur augošajiem augiem.
2. Piekrastes biotopu augi ir pielāgojušies augsnes heterogenitātei ar augstu metabolisko plastiskumu, kas nodrošina optimālo minerālo barošanu mainīga minerālelementu nodrošinājuma un augsnes sāļuma apstākļos.
3. Augu adaptīvās īpašības heterogēniem piejūras apstākļiem saistītas ar spēju selektīvi uzņemt un uzkrāt dažādu minerālelementu jonus dažādās augu daļās, palielinot ūdens daudzumu lapās, vienlaicīgi aizsargājot šūnas pret osmotiskā stresa iestāšanos ar prolīna satura pieaugumu.

8. Literatūras saraksts

- Adams F. 1984. Crop response to lime in the southern United States. In: Soil Acidity and Liming, 2nd edition. Adams F. (ed.), 211–265. Madison, WI: American Society of Agronomy.
- Adams F. 1981. Nutritional imbalances and constraints to plant growth in acid soils. *Journal of Plant Nutrition* 4: 81–87.
- Aerts R. 1989. The effect of increased nutrient availability on leaf turnover and aboveground productivity of two evergreen ericaceous shrubs. *Oecologia* 78: 115–120.
- Aerts R., Chapin F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30: 1–67.
- Aerts R., De Caluwe H. 1995. Interspecific and intraspecific differences in shoot and leaf lifespan of four *Carex* species which differ in maximum dry matter production. *Oecologia* 102: 467–477.
- Ahmad R., Arshad M., Naveed M., Zahir Z.A., Sultan T., Khalid M., 2007. Carbon mineralization rate of composted and raw organic wastes and its implications on environment. *Soil and Environment* 26: 92–96.
- Albert R. 1975. Salt regulation in halophytes. *Oecologia* 21: 57–71.
- Allen E.B., Allen M. F. 1988. Facilitation of succession by the non mycotrophic colonizer *Salsola kali* (Chenopodiaceae) on a harsh site: effects of mycorrhizal fungi. *American Journal of Botany* 75: 257–266.
- Allen E.B., Cunningham G.L. 1983. Effects of vesicular–arbuscular mycorrhizae on *Distichlis spicata* under three salinity levels. *New Phytologist* 93: 227–236.
- Alloway B.J. 1995. Heavy Metals in Soils. 2nd edition. London, UK: Blackie Academic & Professional.
- Anderson J.W.S. 1997. Allocation of S in generative growth of soybean. *Plant Physiology* 114: 687–693.
- Angle J.S., Baker A.J.M., Whiting S.N., Chaney R.L. 2003. Soil moisture effects on uptake of metals by *Thlaspi*, *Alyssum*, and *Berkheya*. *Plant and Soil* 256: 325–332.
- Apse M.P., Aharon G.S., Sneddon W.A., Blumwald E. 1999. Salt tolerance conferred by overexpression of a vacuolar Na⁺/H⁺ antiport in *Arabidopsis*. *Science* 285: 1256–1258.
- Aronson J.A. 1989. HALOPH: A Data Base of Salt Tolerant Plants of the World. Tucson, AZ: University of Arizona, Arid Land Studies.
- Asch F., Dingkuhn M., Miezian K., Dörfling K. 2000. Leaf K/Na ratio predicts salinity induced yield loss in irrigated rice. *Euphytica* 113: 109–118.
- Attia H., Karray N., Rabhi M., Lachaal M. 2008. Salt-imposed restrictions on the uptake of macroelements by roots of *Arabidopsis thaliana*. *Acta Physiologiae Plantarum* 30: 723–727.
- Augustine D.J. 2003. Long-term, livestock-mediated redistribution of nitrogen and phosphorus in an East African savanna. *Journal of Applied Ecology* 40: 137–149.
- Averiss R. J., Skene K.R., 2001. Changes in nutrient heterogeneity along sand dune and slack chronosequences at Tensmuir Point, Eastern Scotland. *Botanical Journal of Scotland* 53: 45–56.
- Baker D.E., Senf J.P. 1995. Copper. In: Alloway B.J. Ed., Heavy Metals in Soils. London: Blackie Academic and Professional.
- Baldwin K.A., Maun M.A. 1983. Microenvironment of Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of*

- Botany 61: 241–255.
- Baligar V.C., Fageria N.K., He Z.L. 2001. Nutrient use efficiency in plants: An overview. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 32: 921–950.
- Ball M.C. 1988. Salinity tolerance in the mangroves, *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. 1. Water use in relation to growth, carbon partitioning and salt balance. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 447–464.
- Ballesteros E., Blumwald E., Donaire J.P., Belver A. 1997. Na⁺/H⁺ antiporter activity in tonoplast vesicles isolated from sunflower roots induced by NaCl stress. *Physiologia Plantarum* 99: 328–334.
- Barber S.A. 1995. *Soil Nutrient Bioavailability*. 2nd edition. New York, NY, USA: John Wiley & Sons, Inc.
- Barber J. 2003. Photosystem II: the engine of life. *Quarterly Reviews of Biophysics* 36: 71–89.
- Bardgett R.D. 2005. *The Biology of Soil. A Community and Ecosystem Approach*. Oxford: Oxford University Press.
- Basra A.S., Basra K.R. 1997. *Mechanisms of Environmental Stress Resistance in Plants*. CRC Press.
- Bates L.S., Waldren R.P., Teare I.D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil* 39: 205–207.
- Bennett W.F. 1993. Plant nutrient utilization and diagnostic plant symptoms. In: Bennett W.F. Ed., *Nutrient Deficiencies and Toxicities in Crop Plants*. 1–7. St. Paul, MN: The APS Press, The American Phytopathological Society.
- Berendse F. 1990. Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. *Journal of Ecology* 78: 413–427.
- Berendse F., Lammerts E. J., Olf H. 1998. Soil organic matter accumulation and its implications for nitrogen mineralization and plant species composition during succession in coastal dune slacks. *Plant Ecology* 137: 71–78.
- Berendse F., Schmitz M., de Visser W., 1994. Experimental manipulation of succession in heathland ecosystems. *Oecologia* 100: 38–44.
- Bernal M., Ramiro M.V., Cases R., Picorel R., Yruela I. 2006. Excess copper effect on growth, chloroplast ultrastructure, oxygen-evolution activity and chlorophyll fluorescence in *Glycine max* cell suspensions. *Physiologia Plantarum* 127: 312–325.
- Bernstein L., Francois L.E., Clark R.A. 1974. Interactive effects of salinity and fertility on yields of grains and vegetables. *Journal of Agronomy* 66: 412–421.
- Bernstein L., Hayward H.E. 1958. Physiology of salt tolerance. *Annual Review of Plant Physiology* 9: 25–46.
- Bhadoria P.B.S., Kaselowsky J., Claassen N., Jungk A. 1991. Phosphate diffusion coefficients in soil as affected by bulk density and water content. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 154: 53–57.
- Birse E.M., Landsberg S.Y., Gimingham C.H. 1957. The effects of burial by sand on dune mosses. *Transactions British Bryological Society* 3: 285–301.
- Blevins D.G., Lukaszewski K.M. 1998. Boron in plant structure and function. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 49: 481–500.
- Blom-Zandstra M., Vogelzang S.A., Veen B.W. 1998. Sodium fluxes in sweet pepper exposed to varying sodium concentrations. *Journal of Experimental Botany* 49: 1863–1868.
- Blumwald E., Aharon G.S., Apse M.P. 2000. Sodium transport in plant cells. *Biochimica et Biophysica Acta* 1465: 140–151.
- Bohnert H.J., Nelson D.E., Jensen R.G. 1995. Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell* 7: 1099–1111.
- Bolan N.S., Adriano D.C., Curtin D. 2003. Soil acidification and liming interactions with nutrient and heavy metal transformation and bioavailability. *Advances in Agronomy* 78: 215–273.

- Bor M., Ozdemir F., Turkan I. 2003. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. *Plant Science* 164: 77–84.
- Borsani O., Cuartero J., Fernandez J.A., Valpuesta V., Botella M.A. 2001a. Identification of two loci in tomato reveals distinct mechanisms for salt tolerance. *Plant Cell* 13: 873–887.
- Borsani O., Valpuesta V., Botella M.A. 2001b. Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiology* 126: 1024–1030.
- Botella M.A., Rosado A., Bressan R.A., Hasegawa P.M. 2007. Plant adaptive responses to salinity stress. In: Jenks M.A., Hasegawa P.M. (eds.), *Plant Abiotic Stress*. 37–70. Indiana: Blackwell Publishing.
- Bowles M.L., Apfelbaum S.I. 1989. Effects of land use and stochastic events on the heart-leaved plantain (*Plantago cordata* Lam.) in an Illinois stream system. *Natural Areas Journal* 9: 90–101.
- Brady N.C., Weil R.R. 2002. The nature and properties of soils. 13th edition. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.
- Broadley M.R., White P.J., Hammond J.P. 2007. Zinc in plants. *New Phytologist* 173: 677–702.
- Brown P.H., Bellaloui N., Wimmer M.A., Bassil E.S., Ruiz J., Hu H., Pfeiffer H., Dannel F., Romheld V. 2002. Boron in plant biology. *Plant Biology* 4:205–223.
- Brownell P.F. 1965. Sodium as an essential micronutrient element for a higher plant (*Artiplex vesicaria*). *Plant Physiology* 40: 460–468.
- Broyer T.C., Carlton A.B., Johnson C.M., Stout P.R. 1954. Chlorine: A micronutrient element for higher plants. *Plant Physiology* 29: 526–532.
- Brümmer G. 1974. Redoxpotentiale und redox Prozesse von Mangan-, Eisen- und Schwefelverbindungen in hydromorphen Boden und Sediment. *Geoderma* 12: 207–222.
- Cakmak I. 2002. Plant nutrition research: priorities to meet human needs for food in sustainable ways. *Plant and Soil* 247: 3–24.
- Camacho-Cristobal J.J., Rexach J., Gonzalez-Fontes A. 2008. Boron in plants: deficiency and toxicity, *Journal of Integrative Plant Biology* 50: 1247–1255.
- Campbell W.H. 1999. Nitrate reductase structure, function and regulation: bridging the gap between biochemistry and physiology. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 277–303.
- Canavan R.W., Slomp C.P., Jourabchi P., Cappellen P., Laverman A.M., Berg G.A. 2006. Organic matter mineralization in sediment of a coastal freshwater lake and response to salinization. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 70: 2836–2855.
- Chan K.Y., Davey B.G., Geering H.R. 1979. Adsorption of magnesium and calcium by a soil with variable charge. *Soil Science Society of America Journal* 43:301–304.
- Chaney R.L. 1993. Zinc phytotoxicity. In: Robson A.D. (ed.), *Zinc in Soil and Plants*. 135–150. Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Chang L., Li Z., Pan Z., Fu Z.Q., Wang X. 2008. Modes of heme binding and substrate access for cytochrome P450 CYP74A revealed by crystal structures of allene oxide synthase. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 105: 13883–13888.
- Chapin F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 11: 233–260.
- Chapin F.S. 1983. Adaptation of selected trees and grasses to low availability of phosphorus. *Plant and Soil* 72, 283 – 297.
- Cheeseman J.M., Bloebaum P.D., Wickens L.K. 1985. Short term $^{22}\text{Na}^+$ and $^{42}\text{K}^+$ uptake in intact, mid-vegetative *Spergularia marina* plants. *Physiologia Plantarum* 65: 460–466.
- Cheeseman J.M. 1982. Pump/leak sodium fluxes in low salt corn roots. *Journal of Membrane Biology* 70: 157–164.
- Chen H., Maun M.A. 1999. Effects of sand burial depth on seed germination and seedling emergence

- of *Cirsium pitcheri*. *Plant Ecology* 140: 53–60.
- Chinnery L.E., Harding C.P. 1980. The effect of ferrous iron on the uptake of manganese by *Juncus effusus*. *Annals of Botany* 46: 409–412.
- Chinnusamy V., Schumaker K., Zhu J.K. 2004. Molecular genetic perspectives on cross-talk and specificity in abiotic stress signalling in plants. *Journal of Experimental Botany* 55: 225–236.
- Ciscato M., Valcke R., van Loven K., Clijsters H., Navari-Izzo F. 1997. Effects of in vivo copper treatment on the photosynthetic apparatus of two *Triticum durum* cultivars with different stress sensitivity. *Physiologia Plantarum* 100: 901–908.
- Clark R.B. 1993. Sorghum. In: Bennett W.F. (ed.), *Nutrient deficiencies & toxicities in crop plants*, 21–26. St. Paul, MN: The American Phytopathological Society, American Phytopathological Society Press.
- Clemens S. 2006. Toxic metal accumulation, responses to exposure and mechanisms of tolerance in plants. *Biochemie* 88: 1707–1719.
- Colangelo E.P., Guerinot M.L. 2006. Put the metal to the petal: metal uptake and transport throughout plants. *Current Opinion in Plant Biology* 9: 322–330.
- Colmer T.D., Epstein E., Dvorač J. 1995. Differential solute regulation in leaf blades of various ages in salt-sensitive wheat and a salt-tolerant wheat \times *Lophopyrum elongatum* (Host) A. Löve amphiploid. *Plant Physiology* 108: 1715–1724.
- Colmer T.D., Fan T.W.-M., Highashi R.M., Lauchli A. 1996. Interactive effects of Ca²⁺ and NaCl salinity on the ionic relations and proline accumulation in the primary root tip of *Sorghum bicolor*. *Plant Physiology* 97: 421–424.
- Cooper A. 1982. The effects of salinity and waterlogging on the growth and cation uptake of salt marsh plants. *New Phytologist* 90: 263–275.
- Cram W.J. 1983. Chloride accumulation as a homeostatic system: Set points perturbations. The physiological significance of influx isotherms, temperature effects and the influences of plant growth substances. *Journal of Experimental Botany* 34: 181–1502.
- Cram W.J. 1988. Transport of nutrient ions across cell membranes *in vivo*. *Advanced Plant Nutrition* 3: 1–54.
- Cramer G.R., Epstein E., Läuchli A. 1988. Kinetics of root elongation of maize in response to short-term exposure to NaCl and elevated calcium concentration. *Journal of Experimental Botany* 39: 1513–1522.
- Cramer G.R., Läuchli A., Epstein E. 1986. Effect of NaCl and CaCl₂ on ion activities in complex nutrient solutions and root growth of cotton. *Plant Physiology* 81: 792–797.
- Cramer G.R., Quarrie S.A., 2002. Abscisic acid is correlated with the leaf growth inhibition of four genotypes of maize differing in their response to salinity. *Functional Plant Biology* 29: 111–115.
- Cuin T.A., Miller A.J., Laurie S.A., Leigh R.A. 2003. Potassium activities in cell compartments of salt-grown barley leaves. *Journal of Experimental Botany* 54: 657–661.
- Dai S., Friemann R., Glauser D.A., Bourquin F., Manieri W., Schurmann P., Eklund H. 2007. Structural snapshots along the reaction pathway of ferredoxin-thioredoxin reductase. *Nature* 448: 92–96.
- Dalal R.C. 1977. Soil organic phosphorus. *Advances in Agronomy* 29: 83–117.
- Davenport R.J., Tester M. 2000. A weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. *Plant Physiology* 122: 823–834.
- Davy A.J., Dunsford S.J., Free A.J. 1998. Acidifying peat as an aid to the reconstruction of lowland heath on arable soil lysimeter experiments. *Journal of Applied Ecology* 24: 538–548.
- Dawe C.E., Reekie E.G. 2007. The effects of flooding regime on the rare Atlantic coastal plain species *Hydrocotyle umbellata*. *Canadian Journal of Botany* 85: 167–174.
- de Paula J.C., Peiffer W.E., Ingle R.T., Centeno J.A., Ferguson-Miller S., Babcock G.T. 1990. Hemes a and a₃ environments of plant cytochrome c oxidase. *Biochemistry* 29: 8702–8706.

- Demidchik V., Davenport R.J., Tester M. 2002. Nonselective cation channels. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 53: 67–107.
- Dibb D.W., Thompson W.R.Jr. 1985. Interaction of potassium with other nutrients. In: Munson R.D. (ed.), *Potassium in agriculture*. 515–533. Madison, WI: ASA, CSSA, and SSSA.
- Ding F., Chen M., Sui N., Wang B.S. 2010. Ca²⁺ significantly enhanced development and salt-secretion rate of salt glands of *Limonium bicolor* under NaCl treatment. *South African Journal of Botany* 76: 95–101.
- Domenech J., Palacios O., Villarreal L., Gonzalez-Duarte P., Capdevila M., Atrian S. 2003. MTO: the second member of a *Drosophila* dual copper-thionein system. *FEBS Letters* 533: 72–78.
- Dorsaf M., Nehla, L., Claude G., Chedly A. 2004. Limits imposed by salt to the growth of the halophyte *Sesuvium portulacastrum*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 167: 720–725.
- Dubcovsky J., Santa Maria G., Epstein E., Luo M.-C., Dvořák J. 1996. Mapping of the K⁺/Na⁺ discrimination locus *Kna1* in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 92: 448–454.
- Ducic T., Dolle A. 2005. Transport and detoxification of manganese and copper in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 17: 103–112.
- Dudal R. 1976. Inventory of the major soils of the world with special reference to mineral stress hazards. In: Wright M.J. (ed.), *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils*. 3–13. Ithaca, NY: Cornell University Press.
- Dym O., Mevarech M., Sussman J.L. 1995. Structural features that stabilize halophilic malate dehydrogenase from an *Archaeobacterium*. *Science* 267: 1344–1346.
- Edwards D.G., Asher C.J. 1982. Tolerance of crop and pasture species to manganese toxicity. In: Scaife A. (ed.), *Proceedings of the ninth plant nutrition colloquium*. 145–150. Farnham Royal, Buckinghamshire, UK: Commonwealth Agriculture Bureaux.
- Elmer W.H. 1995. Association between Mn-reducing root bacteria and NaCl applications in suppression of *Fusarium* crown and root rot of asparagus. *Phytopathology* 85:1461–1467.
- Elmer W.H. 2003. Local and systemic effects of NaCl on root composition, rhizobacteria, and *Fusarium* crown and root rot of asparagus. *Phytopathology* 93:186–192.
- Emteryd O. 1989. *Chemical and physical analysis of inorganic nutrients in plant, soil, water and air*. Uppsala: Swedish university of agricultural sciences, Stencil No.
- Envild K.C. 1989. Chlorine-containing natural compounds in higher plants. *Phytochemistry* 25: 781–791.
- Epstein E., Bloom A.J. 2005. *Mineral nutrition of plants: Principles and perspectives*, 2nd edition. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Evans J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia* 78:9–19.
- Expert D., 2007. Iron and plant disease. In: *Mineral Nutrition and Plant Disease*.
- Fageria N.K. 1984. *Fertilization and mineral nutrition of rice*. Rio de Janeiro, Brazil: EMBRAPA/CNPAP, Goiania, Editora Campus.
- Fageria N.K. 1992. *Maximizing crop yields*. New York: Marcel Dekker.
- Fageria N.K. 2009. *The use of nutrients in crop plants*. Boca Raton: CRC Press
- Fageria N.K., Baligar V.C. 2005. Enhancing nitrogen use efficiency in crop plants. *Advances in Agronomy* 88: 97–185.
- Fageria N.K., Baligar V.C., Clark R.B. 2002. Micronutrients in crop production. *Advances in Agronomy* 77: 185–268.
- Fageria N.K., Baligar V.C., Clark, R. B., 2006. *Physiology of crop production*. New York. The Haworth Press.
- Fageria N.K., Baligar V.C., Jones C.A. 1997. *Growth and mineral nutrition of field crops*, 2nd edition. New York: Marcel Dekker.
- Fageria N.K., Baligar V.C., Wright R.J. 1990. *Iron nutrition of plants: An overview on the chemistry and*

- physiology of its deficiency and toxicity. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 25:553–570.
- Fageria N.K., Gheyi H.R. 1999. Efficient crop production. Campina Grande, Brazil: Federal University of Paraíba.
- Fageria N.K., Slaton N.A., Baligar V.C. 2003. Nutrient management for improving lowland rice productivity and sustainability. *Advances in Agronomy* 80:63–152.
- Fageria N.K., Stone L.F. 2006. Physical, chemical, and biological changes in the rhizosphere and nutrient availability. *Journal of Plant Nutrition* 29: 1327–1356.
- Fahn, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. *New Phytologist*. 108, 229–257.
- FAO. 2008. FAO Land and Plant Nutrition Management Service. <http://www.fao.org/ag/agl/agll/spush>
- Farley R.A., Fitter A.H. 1999. Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *Journal of Ecology* 87: 688–696.
- Figueroa P., Leon G., Elorza A., Holuigue L., Araya A., Jordana X. 2002. The four subunits of mitochondrial respiratory complex II are encoded by multiple nuclear genes and targeted to mitochondria in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Molecular Biology* 50: 725–734.
- Fitter A.H. 1982. Influence of soil heterogeneity on the coexistence of grassland species. *Journal of Ecology* 70: 139–148.
- Fitter A.H. 1991. Characteristics and functions of root systems. In: Waisel A.E.Y., Eshel A., Kafkafi U., (eds.), *Plant Roots: The Hidden Half*. NY: Marcel Dekker.
- Fixen P.E. 1993. Crop responses to chloride. *Advances in Agronomy* 50:107–150.
- Flowers T.J., Colmer T. D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist* 179: 945–963.
- Flowers T.J., Dalmond D., 1992. Protein synthesis in halophytes: the influence of potassium, sodium and magnesium *in vitro*. *Plant and Soil* 146: 153–161.
- Flowers T.J., Hajibagheri M.A. 2001. Salinity tolerance in *Hordeum vulgare*: ion concentrations in root cells of cultivars differing in salt tolerance. *Plant and Soil* 231: 1–9.
- Flowers T.J., Troke P.F., Yeo A.R. 1977. The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual Review of Plant Physiology* 28: 89–121.
- Flowers T.J., Yeo A.R. 1986. Ion relations of plants under drought and salinity. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 75–91.
- Follett R.H., Murphy L.S., Donahue R.L. 1981. *Fertilizers and Soil Amendments*. Englewood Cliffs, New Jersey: Prentice-Hall.
- Foth H.D., Ellis B.G. 1988. *Soil Fertility*. New York: John Wiley & Sons.
- Foy C.D., Chaney R.L., White M.C. 1978. The physiology of metal toxicity in plants. *Annual Review of Plant Physiology* 29: 511–566.
- Franzen D.W., Richardson J.L. 2000. Soil factors affecting iron chlorosis of soybean in the Red River Valley of North Dakota and Minnesota. *Journal of Plant Nutrition* 23:67–78.
- Fuchs I., Stölzle S., Ivashikina N., Hedrich R. 2005. Rice K⁺ uptake channel OsAKT1 is sensitive to salt stress. *Planta* 221: 212–221.
- Furihata T., Suzuki M., Sakurai H. 1992. Kinetic characterization of two phosphate uptake systems with different affinities in suspension-cultured *Catharanthus roseus* protoplasts. *Plant Cell Physiology* 33: 1151–1157.
- Gabarino J., DuPont F.M. 1989. Rapid induction of Na⁺/H⁺ exchange activity in barley root tonoplast. *Plant Physiology* 89: 1–4.
- Gange A.C., West H.M. 1994. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and foliar-feeding insects in *Plantago lanceolata* L. *New Phytologist* 128: 79–87.
- Garnier E. 1992. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species. *Journal of Ecology* 80: 665–675.
- Garrocho-Villegas V., Gopalasubramaniam S.K., Arredondo-Peter R. 2007. Plant hemoglobins: what we know six decades after their discovery. *Gene* 398: 78–85.

- Garthwaite A.J., von Bothmer R., Colmer T.D., 2005. Salt tolerance in wild *Hordeum* species is associated with restricted entry of Na⁺ and Cl⁻ into the shoots. *Journal of Experimental Botany* 56: 65–78.
- Gaude, N., Nakamura, Y., Scheible, W. R., Ohta, H., Dormann, P., 2008. Phospholipase C5 (NPC5) is involved in galactolipid accumulation during phosphate limitation in leaves of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 56: 28-39.
- Geime J.P., Thompson K., Hunt R., Hodgson J.G., Cornelissen J.H.C., Rorison I.H. 1997. Integrated screening validates primary axis of specialisation in plants. *Oikos* 79: 259–281.
- Geissler N., Hussin S., Koyro H.–W. 2009. Elevated atmospheric CO₂ concentration ameliorates effects of NaCl salinity on photosynthesis and leaf structure of *Aster tripolium* L. *Journal of Experimental Botany* 60: 137–151.
- Glenn E.P., Brown J.J., Blumwald E. 1999. Salt tolerance and crop potential of halophytes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18: 227–255.
- Glenn E.P., Olsen M., Frye R., Moore D. Miyamoto S. 1994. How much sodium accumulation is necessary for salt tolerance in subspecies of the halophyte *Atriplex canescens* L. *Plant, Cell and Environment* 17: 711–719.
- Gnekow M.A., Marschner H. 1989. Role of VA-mycorrhiza in growth and mineral nutrition of apple *Malus pumila* var. domestica rootstock cuttings. *Plant and Soil* 119: 285–293.
- Gobinathan P., Murali P.V., Panneerselvam R. 2009. Interactive effects of calcium chloride on salinity-induced proline metabolism in *Pennisetum tyroides*. *Advances in Biological Research* 3: 168–173.
- Goldberg S. 1993. Chemistry and mineralogy of boron in soils. In: Gupta U.C. (ed.), *Boron and its Role in Crop Production*. Boca Raton, USA: CRC Press.
- Goldberg S. 1997. Reactions of boron with soils. *Plant and Soil* 193:35–48.
- Golden D.C., Sivasubramaniam S., Sandanam S., Wijedasa M.A. 1981. Inhibitory effects of commercial potassium chloride on the nitrification rates of added ammonium sulphate in an acid red yellow podzolic soil. *Plant and Soil* 59:147–15.
- Gorham J., Wyn Jones R.G., Bristol A. 1990. Partial characterization of the trait for enhanced K⁺/Na⁺ discrimination in the D genome of wheat. *Planta* 180: 590–597.
- Graham R.D., Stangoulis C.R. 2007. Molybdenum and plant disease. In: Datnoff L.E., Elmer W.H., Huber D.M. (eds.), *Mineral nutrition and plant disease*. 203–205. St. Paul, MN: The American Phytopathological Society.
- Grattan S.R., Grieve C.M. 1993. Mineral nutrient acquisition and response by plants grown in saline environments. In: Pessarakli M. (ed.), *Handbook of Plant and Crop Stress*. 203–226. Marcel Dekker, New York.
- Greenway H. 1962. Plant response to saline substrates. I. Growth and ion uptake of several varieties of *Hordeum* during and after sodium chlorine treatment. *Australian Journal of Biological Sciences* 15: 16–38.
- Greenway H., Munns R., 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 149–90.
- Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. N.Y: Wiley.
- Gul B., Khan M.A. 2006. Role of calcium in alleviating salinity effects in coastal halophytes. In: Khan M.A., Weber D.J. (eds.), *Ecophysiology of High Salinity Tolerant Plants*. 107–114. Netherlands: Springer.
- Gupta R., Kumar, P. 2000. Mycorrhizal plants in response to adverse environmental conditions. In: Mukerji K.G., Chamola B.P., Singh J. (eds), *Mycorrhizal biology*. New York: Kluwer.
- Gupta U.C. 1979. Boron nutrition of crops. *Advances in Agronomy* 31: 273–307.
- Gupta U.C., Lipsett J. 1981. Molybdenum in soils, plants and animals. *Advances in Agronomy* 34:73–

115.

- Gupta U.C., MacLeod J.A. 1977. Influence of calcium and magnesium sources on boron uptake and yield of alfalfa and rutabagas as related to soil pH. *Soil Science* 124: 279–284.
- Gupta U.C., MacLeod J.A., Sterling J.D. E. 1976. Effects of boron and nitrogen on grain yield and boron and nitrogen concentrations of barley and wheat. *Soil Science Society of America Journal* 40: 723–186.
- Hacisalihoglu G., Kochian L.V. 2003. How do some plants tolerate low levels of soil zinc? Mechanisms of zinc efficiency in crop plants. *New Phytologist* 159: 341–350.
- Halsted M., Lynch J. 1996. Phosphorus responses of C₃ and C₄ species. *Journal of Experimental Botany* 47:497–505.
- Hamad M.E., Rimmer D.L., Syers J.K. 1992. Effect of iron oxide on phosphate sorption by calcite and calcareous soils. *Journal of Soil Science* 43: 273–281.
- Hamilton–Taylor J., Davison W., Morfett K., 1996. The biogeochemical cycling of Zn, Cu, Fe, Mn, and dissolved organic C in a seasonally anoxic lake. *Limnology and Oceanography* 41: 408–418.
- Hänsch R., Mendel R.R. 2009. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Current Opinion in Plant Biology* 12:259–266.
- Hansen N.C., Schmitt M.A., Anderson J.E., Strock J.S. 2003. Iron deficiency of soybean in the upper Midwest and associated soil properties. *Agronomy Journal* 95:1595–1601.
- Hare P.D., Cress W.A. 1997. Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation* 21: 79–102.
- Hare P.D., Cress W.A., van Staden J. 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant, Cell and Environment* 21: 535–53.
- Harley J.L., Harley E.L. 1987. A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytologist* 105: 1–102.
- Harris D.C. 1995. *Quantitative Chemical Analysis*. 4th edition. New York: Freeman W. H. and Company.
- Harrison P.M., Arosio P. 1996. The ferritins: molecular properties, iron storage function and cellular regulation. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1275: 161–203.
- Hart J.J., Norvell W.A., Welch R.M., Sullivan L.A., Kochian L.V. 1998. Characterization of zinc uptake, binding, and translocation in intact seedlings of bread and durum wheat cultivars. *Plant Physiology* 118: 219–226.
- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.–K., Bohner H.J., 2000 Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 51: 463–99.
- Havill D.C., Ingold A., Pearson J. 1985. Sulphide tolerance in coastal halophytes. *Vegetatio* 62: 279–285.
- Hayward H.E., Wadleigh C.H. 1949. Plant growth on saline and alkali soils. *Advances in Agronomy* 1: 1–38.
- Hebbern C.A., Laursen K.H., Ladegaard A.H., Schmidt S.B., Pedas P., Bruhn D., Schjoerring J.K., Wulfsohn D., Husted S. 2009. Latent manganese deficiency increases transpiration in barley (*Hordeum vulgare*). *Plant Physiology* 135: 307–316.
- Heenan D.P., Campbell L.C. 1981. Influence of potassium and manganese on growth and uptake of magnesium by soybeans (*Glycine max* (L.) Merr. cv Bragg). *Plant and Soil* 61: 447–456.
- Hemond H.F. 1983. The nitrogen budget of Thoreau's bog. *Ecology* 64: 99–109.
- Hesberg C., Hansch R., Mendel R.R., Bittner F. 2004. Tandem orientation of duplicated xanthine dehydrogenase genes from *Arabidopsis thaliana*: differential gene expression and enzyme activities. *Journal of Biological Chemistry* 279: 13547–13554.
- Hill A.E., Hill B.S. 1976. Mineral ions. In: Lüttge U., Pitman M.G. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology*. New series. 225–243. 2B. Berlin, Germany: Springer–Verlag.
- Hillel D., Rosenzweig C., Powlson D., Scow K., Singer M., Sparks D., 2004. *Encyclopedia of Soils in the Environment*. New York: Columbia University, Academic Press.

- Hocking P.J. 1994. Dry-matter production, mineral nutrient concentrations, and nutrient distribution and redistribution in irrigated spring wheat. *Journal of Plant Nutrition* 17: 1289–1308.
- Hocking P.J., Pate J.S. 1978. Accumulation and distribution of mineral elements in annual lupins *Lupinus albus* and *Lupinus angustifolius* L. *Australian Journal of Agricultural Research* 29, 267–280
- Holford I.C.R. 1997. Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants. *Australian Journal of Soil Research* 35: 227–239.
- Holyoak T., Sullivan S.M., Nowak T. 2006. Structural insights into the mechanism of PEPCK catalysis. *Biochemistry* 45: 8254–8263.
- Houle G. 1998. Plant response to heterospecific neighbor removal and nutrient addition in a subarctic coastal dune system (northern Québec, Canada). *Ecoscience* 5: 526–533.
- Hu Y., Schmidhalter U. 1997. Interactive effects of salinity and macronutrient level on wheat. 2. Composition. *Journal of Plant Nutrition* 20: 1169–1182.
- Huber D.M., Thompson I.A. 2007. Nitrogen and plant disease. In: Datnoff L.E., Elmer W.H., Huber D.M. (eds.), *Mineral Nutrition and Plant Disease*. 31–44. St. Paul, M. N: The American Phytopathological Society.
- Hutchings M.J., de Kroon H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25: 159–238.
- Ievinsh G. 2006. Biological basis of biological diversity:
- Inal A., Gunes A., Aktas M. 1995. Effect of chloride and partial substitution of reduced forms of nitrogen for nitrate in nutrient solution on the nitrate total nitrogen, and chloride contents of onion. *Journal of Plant Nutrition* 18: 2219–2227.
- Isemann M. 2005. Soil pH and species diversity in coastal dunes. *Plant Ecology* 178: 111–120.
- James R.A., Rivelli A.R., Munns R., von Caemmerer S. 2002. Factors affecting CO₂ assimilation, leaf injury and growth in salt-stressed durum wheat. *Functional Plant Biology* 29: 1393–1403.
- Jamtgard S., Nasholm T., Huss-Danell K. 2008. Characteristics of amino acid uptake in barley, *Plant and Soil* 302: 221–231.
- Jansson H., Okvist M., Jacobson F., Ejdeback M., Hansson O., Sjölin L. 2003. The crystal structure of the spinach plastocyanin double mutant G8D/L12E gives insight into its low reactivity towards photosystem 1 and cytochrome f. *Biochimica et Biophysica Acta* 1607: 203–210.
- Jefferies R.L. 1973. The ionic relations of seedlings of the halophyte *Triglochin maritima* L. In: *Ion transport in plants*. Anderson, W. P. (ed.), 297–321. London: Academic Press.
- Jefferies R.L., Rudmik T., Dillon E.M. 1979. Responses of halophytes to high salinities and low water potentials. *Plant Physiology* 64: 989–994.
- Jelakovic S., Kopriva S., Suss K.H., Schul, G.E. 2003. Structure and catalytic mechanism of the cytosolic D-ribulose-5-phosphate 3-epimerase from rice. *Journal of Molecular Biology* 326: 127–135.
- Jeschke W.D. 1984. K⁺/Na⁺ exchange at cellular membranes, intracellular compartmentation of cations, and salt tolerance. In: Staples R.C, Toenissen R.H. (eds.), *Salinity Tolerance in Plants*. 37–66. New York: Wiley.
- Jesus W.C.Jr., Vale F.X.R., Coelho R.R., Hau B., Zambolim L., Berger R.D. 2004. Management of angular leaf spot in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) with molybdenum and fungicide. *Agronomy Journal* 96:665–670.
- Johnson–Green P., Kenkel N.C., Booth T. 2001. Soil salinity and arbuscular mycorrhizal colonization of *Puccinellia nuttalliana*. *Mycological Research* 105: 1094–1110.
- Jones J.B.Jr. 1985. Soil testing and plant analysis: Guides to the fertilization of horticulture crops. *Horticultural Reviews* 7: 1–67.
- Jones J.B.Jr. 1991. Plant tissue analysis in micronutrients. In: Mortvedt J.J., Cox F.R., Shuman L.M., Welch R.M. (eds.), *Micronutrient in Agriculture*. 2nd edition. 477–521. Madison: WI, SSSA.

- Karimi S.H., Ungar I.A. 1989. Development of epidermal salt hairs in *Atriplex triangularis* Willd. in response to salinity, light intensity, and aeration. *Botanical Gazette* 150: 68–71.
- Karley A.J., Leigh R.A., Sanders D. 2000. Differential ion accumulation and ion fluxes in the mesophyll and epidermis of barley. *Plant Physiology* 122: 835–844.
- Kinrade T.B. 1998. Three mechanisms for the calcium alleviation of mineral toxicities. *Plant Physiology* 118: 513–512.
- Kinrade T.B. 1999. Interactions among Ca^{2+} , Na^+ , K^+ in salinity toxicity: quantitative resolution of multiple toxic and ameliorate effects. *Journal of Experimental Botany* 50: 1495–1505.
- Klavina D., Gailite A., Ievinsh G. 2006. Initial responses of explants from rare and endangered coastal plants during initiation of tissue culture. *Acta Universitatis Latviensis* 710: 81–91.
- Klironomos J.N., Kendrick W.B. 1993. Research on mycorrhizas: trends in the past 40 years as expressed in the 'MYCOLIT' database. *New Phytologist* 125: 595–600.
- Knight H., Trewavas A.J., Knight M.R., 1997. Calcium signalling in *Arabidopsis thaliana* responding to drought and salinity. *Plant Journal* 12: 1067–1078.
- Koerselman W., Meuleman A.F.M. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology* 33: 1441–1450.
- Kohorn B.D. 2000. Plasma membrane-cell wall contacts. *Plant Physiology* 124: 31–38.
- Kooijman A.M., Dopheide J.C.R., Sevink J., Takken I., Verstraten J.M. 1998. Nutrient limitations and their implications on the effects of atmospheric deposition in coastal dunes; lime-poor and lime-rich sites in the Netherlands. *Journal of Ecology* 86: 511–526
- Koshiha T., Saito E., Ono N., Yamamoto N., Sato M. 1996. Purification and properties of flavin- and molybdenum-containing aldehyde oxidase from coleoptiles of maize. *Plant Physiology* 110: 781–789.
- Koske R.E., Gemma J.N., Corkidi L., Sigüenza C., Rincón, E. 2004. Arbuscular mycorrhizas in coastal dunes. In: Martinez M.L., Psuty N.P. (eds.), *Coastal Dunes: Ecology and Conservation*. 173–187. Berlin: Springer-Verlag.
- Kottke I. 1992. Ectomycorrhizas—organs for uptake and filtering of cations. In: Read D.J., Lewis D.H., Fitter A.H., Alexander I.J. (eds.), *Mycorrhizas in Ecosystems*. 316–322. Wallingford, UK: CAB International.
- Kramer U., Talke I.N., Hanikenne M. 2007. Transition metal transport. *FEBS Letters* 581: 2263–2272.
- Kremer P., van Andel J. 1995. Evolutionary aspects of life forms in angiosperm families. *Acta Botanica Neerlandica* 44: 469–479.
- Kronzucker H.J., Siddiqi M.Y., Glass A.M. 1997. Conifer root discrimination against soil nitrate and the ecology of forest succession. *Nature* 385: 59–61.
- Kucey R.M.N., Janzen H.H., 1987. Effects of VAM and reduced nutrient availability on growth and phosphorus and micronutrient uptake of wheat and field beans under greenhouse conditions. *Plant and Soil* 104: 71–78.
- Kuper J., Llamas A., Hecht H.J., Mendel R.R., Schwarz G. 2004. Structure of the molybdopterin-bound Cnx1G domain links molybdenum and copper metabolism. *Nature* 430: 803–806.
- Kurth E., Cramer G.R., Läuchli A., Epstein E. 1986. Effects of NaCl and CaCl_2 on cell enlargement and cell production in cotton roots. *Plant Physiology* 82: 1102–1106.
- Kusunoki M. 2007. Mono-manganese mechanism of the photosystem II water splitting reaction by a unique Mn_4Ca cluster. *Biochimica et Biophysica Acta* 1767: 484–492.
- Lambracht E., Westberg E., Kadereit J.W. 2007. Phylogeographic evidence for the postglacial colonization of the North and Baltic Sea coasts from inland glacial refugia by *Triglochin maritima* L. *Flora* 202: 79–88.
- Lang C., Popko J., Wirtz M., Hell R., Herschbach C., Kreuzwieser J., Rennenberg H., Mendel R.R., Hansch R. 2007. Sulphite oxidase as key enzyme for protecting plants against sulphur dioxide, *Plant, Cell*

- and Environment 30: 447–455.
- Läuchli A. 1990. Calcium, salinity and plasma membrane. In: Leonard R.T., Hepler P.K. (eds.), Calcium in Plant Growth and Development. 26–35. Rockville, MD: The American Society of Plant Physiologists Symposium Series, Vol. 4, American Society of Plant Physiologists.
- Läuchli A. 2002. Introduction to Salinity. In: Läuchli A., Lüttge U. (eds.), Environment-Plants -Molecules. ix–x. Dordrecht, Netherlands: Kluwer.
- Le Houerou H.N., 1993. Salt-tolerant plants for the arid regions of the Mediterranean isoclimatic zone. In: Lieth H., Masoom A. (eds.), Towards the Rational Use of High Salinity Tolerant Plants, Vol. 1. 403–422. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Lee J.A., Ignaciuk R. 1985. The physiological ecology of strandline plants. *Vegetatio* 62: 319–326.
- Li W., Wang Z., Mi G., Han X., Zhang F. 2001. Molybdenum in winter wheat seedlings as enhanced by freezing temperature. *Journal of Plant Nutrition* 24:1195–1203.
- Li X.L., Marschner H., George E., 1991. Acquisition of phosphorus and copper by VA-mycorrhizal hyphae and root-to-shoot transport in white clover. *Plant and Soil* 136: 49–57.
- Lichter J. 1998. Primary succession and forest development on coastal Lake Michigan sand dunes. *Ecological Monographs* 68: 487–510.
- Lindsay W.L. 1972. Zinc in soils and plant nutrition. *Advances in Agronomy*. 24: 147–186.
- Lindsay W.L. 1979. Chemical equilibria in soils. New York: Wiley-Interscience.
- Lindsay W.L., Cox F.R. 1985. Micronutrient soil test for the tropics. *Fertilizer Research* 7: 169–200.
- Lindsay W.L., Schwab A.P. 1982. The chemistry of iron in soils and its availability to plants. *Journal of Plant Nutrition* 5:321–340.
- Liu J., Zhu J. K. 1998. A calcium sensor homolog required for plant salt tolerance. *Science* 280: 1943–1945.
- Lohaus G., Hussmann M., Pennewiss K., Schneider H., Zhu J.-J., Sattelmacher B. 2000. Solute balance of a maize (*Zea mays* L.) source leaf as affected by salt treatment with special emphasis on phloem retranslocation and ion leaching. *Journal of Experimental Botany* 51: 1721–1732.
- Lokhande R.S., Singare P.U., Andhale M.L., Acharya R., Nair A.G.C., Reddy A.V.R. 2010. Determination of macro, micro nutrient and trace element concentrations in Indian medicinal plants using instrumental neutron activation analysis and atomic absorption spectroscopy techniques. *International Journal of Food Safety* 3-1: 33–34.
- Loneragan J., Webb M.J. 1993. Interactions between zinc and other nutrients affecting the growth of plants. In: Robson A.D. (ed.), Zinc in Soils and Plants. 119–134. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Lu X.H., Koide R.T. 1994. The effect of mycorrhizal infection on components of plant growth and reproduction. *New Phytologist* 128: 211–218.
- Lucena J.J., Chaney R.L. 2007. Response of cucumber plants to low doses of different synthetic iron chelates in hydroponics. *Journal of Plant Nutrition* 30:795–809.
- Luis G., Rubio C., González-Weller D., Gutiérrez A.J., Revert C., Hardisson A. 2011. Comparative study of the mineral composition of several varieties of potatoes (*Solanum tuberosum* L.) from different countries cultivated in Canary Islands (Spain). *International Journal of Food Science & Technology* 46: 774–780.
- Lynch J., Polito V.S., Läuchli A. 1989. Salinity stress increases cytoplasmic Ca activity in maize root protoplasts. *Plant Physiology* 90: 1271–1274.
- Luļko I., Dubakova I., Frolova M., Kovaļevska A., 2008. Atmosfēras gaisa piesārņojuma pārrobežu pārnese ietekme uz Latvijas ekosistēmu. Rīga: Latvijas Vides, Ģeoloģijas un Meteoroloģijas aģentūra, Novērojuma tīkla nodaļa, Publiskais pārskats.
- Maas E.V., Moore D.P., Mason B.J. 1969. Influence of calcium and magnesium on manganese absorption. *Plant Physiology* 44: 796–800.

- Maathuis F.J.M., Amtmann A. 1999. K⁺ nutrition and Na⁺ toxicity: the basis of cellular K⁺/Na⁺ ratios. *Annals of Botany* 84: 123–133.
- Maathuis F.J.M., Prins H.B.A., 1990. Patch clamp studies on root cell vacuoles of a salt-tolerant and a salt-sensitive *Plantago* species. *Plant Physiology* 92: 23–28.
- MacLeod J.E., Gupta U.C., Stanfield B. 1997. Molybdenum and sulfur relationship in plants. In: Gupta U.C. (ed), Molybdenum in agriculture. 229–249. Cambridge: Cambridge University Press.
- Macnicol R.D., Beckett P.H.T. 1985. Critical tissue concentrations of potentially toxic elements. *Plant and Soil* 85: 107–129.
- Maeshima M. 2000. Vacuolar H⁺-pyrophosphatase. *Biochimica et Biophysica Acta* 1465: 37–51.
- Maggio A., Miyazaki S., Veronese P., Fujita T., Ibeas J.I., Damsz B., Narasimhan M.L., Hasegawa P.M., Joly R.J., Bressan R.A. 2002. Does proline accumulation play an active role in stress induced growth reduction? *Plant Journal* 31: 699–712.
- Mahmood K., Malik K.A., Lodhi M.A.K., Sheikh K.H. 1996. Seed germination and salinity tolerance in plant species growing on saline wastelands. *Plant Biology* 38: 309–315.
- Maksymiec W. 1997. Effect of copper on cellular processes in higher plants. *Photosynthetica* 3: 321–342.
- Marcel G.A., van der Heijden M.G.A., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R. 1998. Different arbuscular mycorrhizal fungal species are potential determinants of plant community structure. *Ecolog.* 79: 2082–2091.
- Marcum K.B. 1999. Salinity tolerance mechanisms of grasses in the subfamily Chlorodoideae. *Crop Science* 39: 1153–1160.
- Marcum K.B., Anderson S.J., Engelke M.C. 1998. Salt gland ion secretion: a salinity tolerance mechanism among five zoysiagrass species. *Crop Scienc.* 38: 806–810.
- Marschner H., 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. 2nd Edition. Cambridge: Academic Press.
- Marschner H., Romheld V. 1995. Strategies of plants for acquisition of iron. In: Abadia J. (ed.), Iron Nutrition in Soils and Plants. 375–388. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Martinez M.L., Maun M.A., 1999. Responses of dune mosses to experimental burial by sand under natural and greenhouse conditions. *Plant Ecology* 145: 209–219.
- Martinez M.L., Vásquez G., 2001. Spatial and temporal dynamics during primary succession on tropical coastal sand dunes. *Journal of Vegetation Science* 12: 361–372.
- Marusek C.M., Trobaugh N.M., Flurkey W.H., Inlow J.K. 2006. Comparative analysis of polyphenol oxidase from plant and fungal species. *Journal of Inorganic Biochemistry* 100: 108–123.
- Matsushita N., Matoh T. 1991. Characterization of Na⁺ exclusion mechanisms of salt-tolerant reed plants in comparison with salt-sensitive rice plants. *Physiologia Plantarum* 83: 170–176.
- Maun M.A. 1981. Seed germination and seedling establishment of *Calamovilfa longifolia* on Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* 59: 460–469.
- Maun M.A. 1998. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Canadian Journal of Botany* 76: 713–738.
- Maun M.A., 2009. The Biology of Coastal Sand Dunes. New York: Oxford University Press.
- Maun M.A., Elberling H., D’Ulisse A. 1996. The effects of burial by sand on survival and growth of Pitcher’s thistle (*Cirsium pitcheri*) along Lake Huron, *Journal of Coastal Conservation* 2: 3–12.
- Maun M.A., Lapierre J. 1986. Effects of burial by sand on seed germination and seedling emergence of four dune species. *American Journal of Botany* 73: 450–455.
- Maun M.A., Riach S. 1981. Morphology of caryopses, seedlings and seedling emergence of the grass *Calamovilfa longifolia* from various depths in sand. *Oecologia* 49: 137–142.
- McLachlan A., Merwe D. 1991. Litter Decomposition in a Coastal Dune Slack. *Journal of Coastal Research* 7: 107–112.
- McLaren R.G., Hogg D.S., Swift R.S. 1990. Some factors affecting the availability of native and applied

- soil copper in New Zealand soils. *Forest Ecology and Management* 37: 131–142.
- Mengel K., Kirkby E.A., Kosegarten H., Appel T. 2001. *Principles of Plant Nutrition*. 5th edition. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Menzel U., Lieth H. 2003. HALOPHYTE Database V. 2.0 update. In: Lieth H., Mochtchenko M. (eds.), *Cash Crop Halophytes*. CD-ROM. Dordrecht, Netherlands: Kluwer.
- Messedi D., Labidi, N., Grignon C., Abdelly C. 2004. Limits imposed by salt to the growth of the halophyte *Sesuvium portulacastrum*. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 167: 720–725.
- Miller A.J., Cramer M.D. 2005. Root nitrogen acquisition and assimilation. *Plant and Soil* 274: 1–36.
- Miller R.O., Jacobsen J.S., Skogley E.O. 1994. Aerial accumulation and partitioning of nutrients by hard red spring wheat. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 25: 1891–1911.
- Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz S., Mittler R. 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stress. *Plant, Cell and Environment* 33: 453–467.
- Mittler R., Vanderauwera S., Gollery M., Van Breusegem F. 2004. Reactive oxygen gene network of plants. *Trends in Plant Science* 9: 490–498.
- Moeder W., Del Pozo O., Navarre D.A., Martin G.B., Klessig D. F. 2007. Aconitase plays a role in regulating resistance to oxidative stress and cell death in *Arabidopsis* and *Nicotiana benthamiana*. *Plant Molecular Biology* 63: 273–287.
- Moran J.F., Becana M., Iturbe-Ormatex I., Fecilla S., Klucas R.V., Aparicio-Tejo P. 1994. Drought induces oxidative stress in pea plants. *Planta* 194: 346–352.
- Moran N. 2007. Osmoregulation of leaf motor cells. *FEBS Letters* 581: 2337–2347.
- Moreno-Casasola P. 1986. Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Plant Ecology* 65: 67–76.
- Moreno-Casasola P., Vázquez G. 1999. Succession in tropical dune slacks after disturbance by water-table dynamics. *Journal of Vegetation Science* 10: 515–524.
- Moriuchi K.S., Winn A.A. 2005. Relationships among growth, development and plastic response to environment quality in a perennial plant. *New Phytologist* 166: 149–158.
- Morris D.R., Loeppert R.H., Moore T.J. 1990. Indigenous soil factors influencing iron chlorosis of soybean in calcareous soils. *Soil Science Society of America Journal* 54: 1329–1336.
- Morris J.T. 1991. Effects of nitrogen loading on wetland ecosystems with particular reference to atmospheric deposition. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 257–279.
- Mortvedt J.J., Cunningham H.G. 1971. Production, marketing, and use of other secondary and micronutrient fertilizer. In: Olson R.A. (ed.), *Fertilizer technology and use*, 2nd edition. 413–454. Madison, WI: SSSA.
- Mosse B. 1957. Growth and chemical composition of mycorrhizal and non-zycorrhizal apples. *Nature* 179: 922–924.
- Muchow R.C. 1988. Effect of nitrogen supply on the comparative productivity of maize and sorghum in semi-arid tropical environment: I. Leaf growth and leaf nitrogen. *Field Crops Research* 18:1–16.
- Mulder C.P.H., Ruess R.W., Sedinger J.S. 1996. Effects of environmental manipulations on *Triglochin palustris*: implications for the role of goose herbivory in controlling its distribution. *Journal of Ecology* 84: 267–278.
- Munns R. 1993. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: some dogmas and hypotheses. *Plant, Cell and Environment* 16: 15–24.
- Munns R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist* 167:645–63.
- Munns R., Hare R.A., James R.A., Rebetzke G.J. 2000. Genetic variation for improving the salt tolerance of durum wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* 51: 69–74.
- Munns R., Tester M., 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology* 59: 651–681.

- Munns R., Tonnet L., Shennan C., Gardner P.A. 1988. Effect of high external NaCl concentration on ion transport within the shoot of *Lupinus albus*. II. Ions in phloem sap. *Plant, Cell and Environment* 11: 291–300.
- Munoz I.G., Moran J.F., Becana M., Montoya G. 2003. Crystallization and preliminary X-ray diffraction studies of the eukaryotic iron superoxide dismutase (FeSOD) from *Vigna unguiculata*. *Acta Crystallographica D Biological Crystallography* 59: 1070–1072.
- Naeve S.L., Rehm G.W., 2006. Genotypes by environment interactions within iron deficiency chlorosis-tolerant soybean genotypes. *Agronomy Journal* 98: 808–814
- Naidoo G., Naidoo Y. 2001. Effects of salinity and nitrogen on growth, ion relations and proline accumulation in *Triglochin bulbosa*. *Wetlands Ecology and Management* 9: 491–497.
- Newsham K.K., Fitter A.H., Watkinson A.R. 1994. Root pathogenic and arbuscular mycorrhizal fungi determine fecundity of asymptomatic plants in the field. *Journal of Ecology* 82: 805–814.
- Nienartowicz A., Wilkon-Michalska J. 1993. The application of numerical analysis to comparison of ecological amplitudes of halophytic species. *Variability and Evolution* 2/3: 103–112.
- Niu X., Bressan R.A., Hasegawa P.M., Prado J.M. 1995. Ion homeostasis in NaCl stress environments. *Plant Physiology* 109: 735–742.
- Oades J.M. 1993. The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma* 56: 377–400.
- Ohki R. 1975. Mn and B effect on micronutrients and P in cotton. *Agronomy Journal* 67: 204–207.
- Ohno T., Grunes D.L. 1985. Potassium magnesium interactions affecting nutrient uptake by wheat forage. *Soil Science Society of America Journal* 49:685–690.
- Olsson-Seffer P. 1909. Relation of soil and vegetation on sandy sea shores. *Botanical Gazette* 47: 85–126.
- Ovalde A. 1996. Smagie metāli - Pb, Hg, Ni, Sn - bioloģiskajos objektos Latvijā un to toksiskuma mazināšana, regulējot augu barošanas. Rīga, LU: Disertācijas kopsavilkums.
- Ovalde A. 2011. Optimization of plant mineral nutrition revisited: the role of plant requirements, nutrient interactions, and soil properties in a fertilization management. *Environmental and Experimental Biology* 9: 1–8.
- Ovalde A., Paegle G. 2005. Plant responses to imbalance of copper in substrate. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences B* 59: 156–162.
- Ovalde A., Paegle G. 2006. Plant biochemical responses to imbalance of zinc in substrate. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences B* 60: 133–139.
- Pan, W. L. 2000. Bioavailability of calcium, magnesium and sulfur. In: Sumner M.E. (eds.), *Handbook of Soil Science*. 53–69. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Parida A.K., Das A.B. 2005. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 60: 324 – 349.
- Pate J.S., Layzell D.B., McNeil D.L. 1979. Modelling the transport and utilization of carbon and nitrogen in a nodulated legume. *Plant Physiology* 63: 730–737.
- Pätsikkä E., Aro E-M., Tyystjärvi E., 1998. Increase in the quantum yield of photoinhibition contributes to copper toxicity *in vivo*. *Plant Physiology* 117: 619–627.
- Peariso A.M., Nicholson K.M., Benjamin Jones R., Green-Church K.B., Funk Jr.M.O. 2008. Electrospray ionization mass spectrometry of soybean lipoxygenases: N-terminal acetylation, chemical modification, and solution conformation. *Proteins* 70: 650–658.
- Perez-Alfocea F., Balibrea M.E., Alarcon J.J., Bolarin M.C. 2000. Composition of xylem and phloem exudates in relation to the salt-tolerance of domestic and wild tomato species. *Journal of Plant Physiology* 156: 367–374.
- Perumal J.V., Maun M.A. 1999. The role of mycorrhizal fungi in growth enhancement of dune plants following burial in sand. *Functional Ecology* 13: 560–566.

- Peterson L.A., Newman R.C. 1976. Influence of soil pH on the availability of added boron. *Soil Science Society of America Journal* 40: 280–282.
- Poljakoff–Mayber A., Gale J. 1975. *Plants in Saline Environments*. Berlin: Springer – Verlag.
- Poljakoff–Mayber A., Lerner H.R. 1994. Plants in saline environments. In: Pessaraki M. (ed.), *Handbook of Plant and Crop Stress*. New York: Marcel Dekker.
- Ponnamperuma F.N., Lantin R.S., Cayton M.T.C. 1979. Boron toxicity in rice soils. *International Rice Research Newsletter*. 4: 8.
- Poorter H., Evans J.R. 1998. Photosynthetic nitrogen–use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia* 116:26–37.
- Pooter H., Remkes C. 1990. Leaf area ratio and assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology* 94: 621–627.
- Quinlan-Watson F. 1953. The effect of zinc deficiency on the aldolase activity in the leaves of oats and clover. *Biochemical Journal* 53: 457–460.
- Raab T.K., Lipson D.A., Monson R.K. 1999. Soil amino acid utilization among species of the Cyperaceae: plant and soil processes. *Ecology* 80: 2408–2419
- Ragaeaa S., Abdel–Aalb M.E.S., Noamanc M. 2006. Antioxidant activity and nutrient composition of selected cereals for food use. *Food Chemistry* 98: 32–38.
- Rains D.W. 1972. Salt transport by plants in relation to salinity. *Annual Review of Plant Physiology* 23: 367–88.
- Ramani B., Reeck T., Debez A., Stelzer R., Huchzemeyer B., Schmidt A., Papenbrock J. 2006. *Aster tripolium* L. and *Sesuvium portulacastrum* L.: two halophytes, two strategies to survive in saline habitats. *Plant Physiology and Biochemistry* 44: 395–408.
- Rasmusson A.G., Geisler D.A., Moller I.M. 2008. The multiplicity of dehydrogenases in the electron transport chain of plant mitochondria, *Mitochondrion* 8: 47–60.
- Rausch T., Wachter A. 2005. Sulfur metabolism: a versatile platform for launching defence operations. *Trends in Plant Science* 10: 503–509.
- Raven J.A. 1985. Regulation of pH and generation of osmolarity in vascular plants: A cost–benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. *New Phytologist* 101: 25–77.
- Read D.J. 1989. Ecological integration by ectomycorrhizal fungi. In: Nardon P., Gianinazzi–Pearson V., Granier A.M., MarguHes L., Smith D.C. (eds.) *Endocytobiology IV*. Paris: INRA.
- Reader R.J. 1980. Effects of nitrogen fertilizer, shade and removal of new growth on longevity of overwintering bog ericad leaves. *Canadian Journal of Botany* 58: 1737–1743.
- Reddy A.S.N., Reddy V.S. 2002. Calcium as a messenger in stress signal transduction. In: Pessarkli M. (ed.), *Handbook of plant and crop physiology*, 2nd edition. 697–733. New York: Marcel Dekker.
- Reddy K.J., Munn L.C., Wang L. 1997. Chemistry of mineralogy of molybdenum in soils. In: Gupta U.C. (ed.), *Molybdenum in agriculture*. 4–22. Cambridge: Cambridge University Press.
- Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S. 1992. Leaf life–span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs* 62: 365–392.
- Reich P.B., Walters M.B., Ellsworth D.S. 1997. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94: 13730–13734.
- Reimann C., Breckle S.W. 1993. Sodium relations in Chenopodiaceae: a comparative approach. *Plant, Cell and Environment* 16: 323–328.
- Rengasamy P. 2002. Transient salinity and subsoil constraints to dryland farming in Australian sodic soils. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 42: 351–61.
- Rengel Z., 2000. Uptake and transport of manganese in plants. In: Sigel A., Sigel H. (eds.), *Metal Ions in Biological Systems*. 57–87. New York: Marcel Dekker.
- Rhodes D., Nadolska-Orczyk A., Rich P.J. 2002. Salinity, osmolytes and compatible solutes. In: Läuchli A., Lüttge U. (eds.), *Salinity: Environment–Plants–Molecules*. 181–204. Dordrecht, Netherlands:

Kluwer.

- Richardson A.E. 1994. Soil microorganisms and phosphorus availability. *Soil Biota* 50–62.
- Richter S., Lamppa G.K. 2003. Structural properties of the chloroplast stromal processing peptidase required for its function in transit peptide removal. *Journal of Biological Chemistry* 278: 39497–39502.
- Ricken B., Hofner W. 1996. Effect of arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) on heavy-metal tolerance of alfalfa *Medicago sativa* L. and oat *Avena sativa* L. on a sewage sludge treated soil. *Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* 159: 189–194.
- Rillig M.C., Allen M.F. 1999. What is the role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant-toecosystem responses to elevated atmospheric CO₂? *Mycorrhiza* 9: 1–8.
- Rinķis G. 1995. Augu barošanās diagnostika. Jelgava: LLU.
- Robinson M.F., Véry A.A., Sanders D., Mansfield T.A. 1997. How can stomata contribute to salt tolerance? *Annals of Botany* 80: 387–393.
- Robson A.D., Loneragan J.F. 1970. Sensitivity of annual species of manganese toxicity as affected by calcium and pH. *Australian Journal of Agricultural Research* 21: 223–232.
- Rodriguez F.I., Esch J.J., Hall A.E., Binder B.M., Schaller G.E., Bleecker A.B. 1999. A copper cofactor for the ethylene receptor ETR1 from *Arabidopsis*. *Science* 283: 996–998.
- Rodriguez-Navaro A. 2000. Potassium transport in fungi and plants. *Biochimica et Biophysica Acta* 1469: 1–30.
- Romero J.M., Marañón T. 1996. Allocation of biomass and mineral elements in *Melilotus segetalis* (annual sweetclover): effects of NaCl salinity and plant age. *New Phytologist* 132: 565–573.
- Romheld V., Marschner H. 1991. Functions of micronutrients in plants. In: Mortvedt J.J., Giordano P.M., Lindsay W.L. (eds.), *Micronutrient in agriculture*. 4297–328. Madison, WI: SSSA.
- Roth C.H. 1985. Infiltrabilität von Latosolo-Roxo-Böden in Nordparaná, Brasilien, in Feldversuchen zur Erosionskontrolle mit verschiedenen Bodenbearbeitungs-systemen und Rotationen. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 83: 1–104.
- Rozema J. 1975. An eco-physiological investigation into salt tolerance of *Glaux maritima* L. *Acta Botanica Neerlandica* 24: 407–416.
- Rozema J., Bijwaard P., Prast G., Broekman R. 1985. Ecophysiological adaptations of coastal halophytes from foredunes and salt marshes. *Vegetatio* 62: 499–521.
- Rozema J., Gude H., Pollak G. 1981. An ecophysiological study of the salt secretion of four halophytes. *New Phytologist* 89: 201–217.
- Rozema J., Luppés E., Broekman R. 1985. Differential response of salt-marsh species to variation of iron and manganese. *Vegetatio* 62: 293–301.
- Rozema J., Riphagen I. 1977. Physiology and ecological relevance of salt secretion by the salt gland of *Glaux maritima* L. *Oecologia* 29: 349–357.
- Rubio L., Rosado A., Linares-Rueda A., Borsani O., Garcia-Sanchez M.J., Valpuesta V., Fernandez J.A., Botella M.A. 2004. Regulation of K⁺ transport in tomato roots by the TSS1 locus. Implications in salt tolerance. *Plant Physiology* 134: 452–459.
- Ruszkowska M., Rebowska Z., Kusio M., Sykut S., Wojcikowska-Kapusta A. 1994. Balance of micronutrients in a lysimeter experiment (1985–1989). II. Balance of boron and molybdenum. *Pamiętnik Pulawski* 105: 63–77.
- Sági B., Erdei L. 2005. Adaptive responses to high salinity of two subspecies of *Aster tripolium* on different nitrogen sources. *Acta Biologica Szegediensis* 49: 115–116.
- Sah R.N., Mikkelsen D.S. 1986. Transformations of inorganic phosphorus during flooding and draining periods of soil. *Soil Science Society of America Journal* 50:62–67.
- Sairam R.K., Tyagi A. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Current Science* 86: 407–421.

- Salvin W. 1968. Atomic Absorption Spectroscopy. Interscience Publishers.
- Samsone I., Druva-Lūsīte I., Andersone U., Nečajeva J., Karlsons A., Ievinsh G., 2009. Plasticity of a dune plant *Alyssum gmelinii* in response to sand burial in natural conditions. *Acta Universitatis Latviensis* 753: 125–136.
- Santagostini L., Gullotti M., De Gioia L., Fantucci P., Franzini E., Marchesini A., Monzani E., Casella L. 2004. Probing the location of the substrate binding site of ascorbate oxidase near type 1 copper: an investigation through spectroscopic, inhibition and docking studies. *International Journal of Biochemistry & Cell Biology* 36: 881–892.
- Schachtman D.P. 2000. Molecular insights into the structure and function of plant K⁽⁺⁾ transport mechanisms. *Biochimica et Biophysica Acta* 1465: 127–139.
- Schachtman D.P., Kumar R., Schroeder J.I., Marsh E.L. 1997. Molecular and functional characterisation of a novel low-affinity cation transporter (LCT1) in higher plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 94: 11079–11084.
- Schachtman D.P., Reid R.J., Ayling S.M. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. *Plant Physiology* 116: 447–453.
- Schroeder J.I., Allen G.J., Hugouvieux V., Kwak J.M., Waner D. 2001. Guard cell signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 52: 627–658.
- Schroeder J.I., Ward J.M., Gassmann W. 1994. Perspectives on the physiology and structure of inward-rectifying K⁽⁺⁾ channels in higher plants: biophysical implications for K⁽⁺⁾ uptake. *Annual Review of Biophysics and Biomolecular Structure* 23: 441–471.
- Schubert S., Läuchli A. 1990. Sodium exclusion mechanisms at the root surface of two maize cultivars. *Plant and Soil* 123: 205–209.
- Schwarz G., Mendel R.R. 2006. Molybdenum cofactor biosynthesis and molybdenum enzymes. *Annual Review of Plant Physiology* 57: 623–647.
- Sen D.N., Mohammed S., Kasera P.K. 2002. Biology and physiology of saline plants. In: Pessaraki M. (ed.), *Handbook of plant and crop physiology*, 2nd edition. New York: Marcel Dekker.
- Serero A., Giglione C., Meinel T. 2001. Distinctive features of the two classes of eukaryotic peptide deformylases. *Journal of Molecular Biology* 314: 695–708.
- Serrano R., Mulet J.M., Rios G., Marquez J.A., de Larriona I.F., Leube M.P., Menduzabal I., Pascual-Ahuir A., Proft M.R.R., Montesinos C., 1999. A glimpse of the mechanism of ion homeostasis during salt stress. *Journal of Experimental Botany* 50: 1023–1036.
- Shaikh F., Gul B., Li W.-Q., Liu X.-J., Khan M.A. 2006. Effect of calcium and light on the germination of *Urochondra setulosa* under different salts. *Journal of Zhejiang University Science* 8: 20–26.
- Shikanai T., Müller-Moulé P., Munekage Y., Niyogi K.K., Pilon, M. 2003. PPA1, a P-type ATPase of *Arabidopsis*, functions in copper transport in chloroplasts. *Plant Cell* 15: 1333–1346.
- Shomer-Ilan A., Jones G.P., Paleg L.G. 1991. *In vitro* thermal and salt stability of pyruvate kinase are increased by proline analogues and trigonelline. *Australian Journal of Plant Physiology* 18: 279–286.
- Short D.C., Colmer T.D. 1999. Salt tolerance in the halophyte *Halosarcia pergranulata* subsp. *pergranulata*. *Annals of Botany* 83: 207–213.
- Siguenza C., Espejel I., Allen E.B. 1996. Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes. *Mycorrhiza* 6: 151–157.
- Sinclair T.R., Horie T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: A review. *Crop Science* 29: 90–98.
- Singer C.E., Havill D.C. 1985. Manganese as an ecological factor in salt marshes. *Vegetatio* 62: 287–292.
- Siripornadulsil S., Traina S., Verma D.P., Sayre R.T. 2002. Molecular mechanisms of proline-mediated tolerance to toxic heavy metals in transgenic microalgae. *Plant Cell* 14: 2837–2847.
- Smernik R.J., Dougherty W. 2007. Identification of phytate in phosphorus-31 nuclear magnetic

- resonance spectra: the need for spiking. *Soil Science Society of America Journal* 71: 1045–105.
- Smith S.E., Read D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2nd edition. London: Academic Press.
- Sojka R.E., Stolzy L.H. 1980. Soil–oxygen effects on stomata response. *Soil Science* 130: 350–358.
- Staal M., Maathuis F.J.M., Elzenga T.M., Overbeek H.M., Prins H.B.A. 1991. Na⁺/H⁺ antiport activity in tonoplast vesicles from roots of the salt-tolerant *Plantago maritima* and the salt-sensitive *Plantago media*. *Physiologia Plantarum* 82: 179–184.
- Stevenson F.J. 1986. *Cycles of Soil: Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulfur, Micronutrients*. New York: John Wiley & Sons.
- Stewart C.R., Lee J.A. 1974. The role of proline accumulation in halophytes. *Planta* 120: 279–289.
- Stout P.R., Meagher W.R., Pearson G.A., Johnson C.M., 1951. Molybdenum nutrition of crop plants. I. The influence of phosphate and sulfate on the absorption of molybdenum from soils and solution cultures. *Plant and Soil* 3:51–87.
- Subramanian K.S., Charest C., Dwyer L.M., Hamilton R.I. 1995. Arbuscular mycorrhizas and water relations in maize under drought stress at tasseling. *New Phytologist* 129: 643–650.
- Supuran C.T. 2008. Carbonic anhydrases - an overview. *Current Pharmaceutical Design* 14: 603–614.
- Sutton J.C., Sheppard B.R. 1976. Aggregation of sand dune soil by endomycorrhizal fungi. *Canadian Journal of Botany* 54: 326–333.
- Swamy U., Wang M., Tripathy J.N., Kim S.K., Hirasawa M., Knaff D.B., Allen J.P. 2005. Structure of spinach nitrite reductase: implications for multi-electron reactions by the iron-sulfur:siroheme cofactor. *Biochemistry* 44: 16054–16063.
- Sykes M.T., Wilson J.B. 1990. An experimental investigation into the response of New Zealand sand dune species to different depths of burial by sand. *Acta Botanica Neerlandica* 39: 171–181.
- Tabatabai M.A. 1982. Sulfur. In: Page A.L. (ed.), *Methods of soil analysis*. Part 2, 2nd edition. 501–583. Madison, WI: ASA, and SSSA.
- Taiz L., Zeiger E. 1998. *Plant Physiology*. Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Temminghoff E.J.M., Zee S.E.A.T.M., van der Haan F.A.M. 1997. Mobility in a copper-contaminated sandy soil as affected by pH and solid and dissolved organic matter. *Environmental Science and Technology* 31: 1109–1115.
- Tērauda E. 2008. *Ķīmisko vielu plūsmas Latvijas priežu mežu ekosistēmās*. Rīga: Promocijas darbs.
- Terry N. 1977. Photosynthesis, growth, and the role of chloride. *Plant Physiology* 60: 69–75.
- Tester M., Davenport R. 2003. Na⁺ tolerance and Na⁺ transport in higher plants. *Annals of Botany* 91: 503–527.
- Tester M., Smith S.E., Smith F.A. 1987. The phenomenon of non-mycorrhizal plants. *Canadian Journal of Botany* 65: 416–431.
- Thompson C.E., Salzano F.M., de Souza O.N., Freitas L.B. 2007. Sequence and structural aspects of the functional diversification of plant alcohol dehydrogenases. *Gene* 396: 108–115.
- Tilman D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Tilman D. 1986. Nitrogen-limited growth in plants from different successional stages. *Ecology* 67: 555–563.
- Tilman D., Wedin D. 1991. Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* 72: 685–700.
- Timothy J., Flowers A.B.E., Hanaa K., Galal A.C., Bromham D.L. 2010. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. *Functional Plant Biology* 37, 604–612.
- Tisdale S.L., Nelson W.L., Beaton J. D. 1985. *Soil Fertility and Fertilizers*. 4th edition. New York: MacMillan.
- Tisdale S.L., Nelson W.L., Beaton J.D., 1985. *Soil Fertility and Fertilizers*. 4th edition. New York: Macmillan Publishing Company.

- Tobe K., Li X., Omasa K. 2002. Effect of sodium magnesium and calcium salts on seed germination and radicle survival of a halophyte, *Kalidium caspicum* (Chenopodiaceae). *Australian Journal of Botany* 50: 163–169.
- Tsang A., Maun M.A. 1999. Mycorrhizal fungi increases salt tolerance of *Strophostyles helvola* in coastal foredunes. *Plant Ecology* 144: 159–166.
- Tuteja N. 2007. Mechanisms of high salinity tolerance in plants. *Methods in Enzymology* 428: 419–438.
- Tyler A.C., Mastronicola T.A., McGlat K.J. 2003. Nitrogen fixation and nitrogen limitation of primary production along a natural marsh chronosequence. *Oecologia* 136: 431–438.
- Uauy C., Distelfeld A., Fahima T., Blechl A., Dubcovsky J. 2006. A NAC gene regulating senescence improves grain protein, zinc, and iron content in wheat. *Science* 314: 1298–1301.
- Ullrich-Eberius C.I., Yingchol Y. 1974. Phosphate uptake and its pH-dependence in halophytic and glycophytic algae and higher plants. *Oecologia* 17: 17–26.
- Ullrich-Eberius C., Novacky A., van Bel A. 1984. Phosphate uptake in *Lemna gibba* G1: energetics and kinetics. *Planta* 161: 46–52.
- Verbruggen N., Hermans C. 2008. Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids* 35: 753–759.
- Verma H.N., Verma G.S. 1967. Inhibition of local lesion production by some chemical compounds. *Indian Phytopathology* 20:176–178.
- Véry A.A., Robinson M.F., Sanders D., Mansfield T.A. 1998. Guard cell cation channels are involved in Na⁺-induced stomatal closure in a halophyte. *Plant Journal* 14: 509–521.
- Vitousek P.M., Howarth R.W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13: 87–115.
- Voesenek L.A.C.J., van der Putten W.H., Maun M.A., Blom C.W.P.M. 1998. The role of ethylene and darkness in accelerated shoot elongation of *Ammophila breviligulata* upon sand burial. *Oecologia* 115: 359–365.
- Waters M.B., Grusak A.M. 2007. Whole-plant mineral partitioning throughout the life cycle in *Arabidopsis thaliana* ecotypes Columbia, Landsberg erecta, Cape Verde Islands, and the mutant line ysl1ysl. *New Phytologist* 177: 389–405.
- Westerman D.T., Jackson T.L., Moore D.P. 1971. Effect of potassium salts on extractable soil manganese. *Soil Science Society of America Journal* 35:43–46.
- White J.G., Zasoski R.J. 1999. Mapping soil micronutrients. *Field Crops Research* 60: 11–26.
- Wilcox H.E. 1991. Mycorrhizae. In: Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U. (eds.), *Plant Roots: the Hidden Half*. 731–765. New York: Marcel Dekker.
- Wilkinson S.R., Grunes D.L., Sumner M.E. 2000. Nutrient interactions in soil and plant nutrition. In: Sumner M.E. (ed.), *Handbook of Soil Science*. 89–112. Boca Raton, FL: CRC Press.
- Willet I.R. 1982. Phosphorus availability in soils subject to short period of flooding and drying. *Australian Journal of Soil Research* 20:131–138.
- Williams C., Thornton I. 1973. The use of soil extractants to estimate plant-available molybdenum and selenium in potentially toxic soils. *Plant and Soil* 39:149–159.
- Williams T.P., Bubb J.M., Lester J. 1994. The occurrence and distribution of trace metals in halophytes. *Chemosphere* 28: 1189–1199.
- Willis A.J. 1965. The influence of mineral nutrients on the growth of *Ammophila arenaria*. *Journal of Ecology* 53: 735–745.
- Willis A.J., Yemm E.W. 1961. Braunton Burrows: mineral nutrient status of the dune soils. *Journal of Ecology* 49: 377–390.
- Winter E. 1982. Salt tolerance of *Trifolium alexandrinum* L. III. Effects of salt on ultrastructure of phloem and xylem transfer cells in petioles and leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 227–237.
- Wolf O., Munns R., Tonnet M.L., Jeschke W.D. 1991. The role of the stem in the partitioning of Na⁺ and

- K⁺ in salt-treated barley. *Journal of Experimental Botany* 42: 697–704.
- Wright S.F., Anderson R.L. 2000. Aggregate stability and glomalin in alternative crop rotations for the central Great Plains. *Biology and Fertility of Soils* 31: 249–253.
- Wright S.F., Starr J.L., Paltineanu I. C. 1999. Changes in aggregate stability and concentration of glomalin during tillage management transition. *Soil Science Society of America Journal* 63: 1825–1829.
- Wright S.F., Upadhyaya A. 1998. A survey of soils for aggregate stability and glomalin, a glycoprotein produced by hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil* 198: 97–107.
- Wyn Jones R.G., Pollard A. 1983. Proteins, enzymes and inorganic ions. In: Läuchli A., Bielecki R.L. (eds.), *Encyclopedia of Plant Physiology. New series Vol. 15B, Inorganic Plant Nutrition*, 528–562. Springer-Verlag, Berlin.
- Wyn Jones R.G., Storey R., Leigh R.A., Ahmad N., Pollard A. 1977. A hypothesis on cytoplasmic osmoregulation. In: Marre E., Cifferi O. (eds.), *Regulation of Cell Membrane Activities in Plants*, 121–36. Amsterdam, Netherlands: Elsevier.
- Yruela I. 2005. Copper in plants. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 17: 145–156.
- Yu M., Hu C., Wan Y. 1999. Influences of seed molybdenum and molybdenum application on nitrate reductase activity, shoot dry matter, and grain yields of winter wheat cultivars. *Journal of Plant Nutrition* 22: 1433–1441.
- Zamocky M., Regelsberger G., Jakopitsch C., Obinger C. 2001. The molecular peculiarities of catalase-peroxidases, *FEBS Letters* 492: 177–182.
- Zelko I.N., Mariani T.J., Folz R.J. 2002. Superoxide dismutase multigene family: a comparison of the CuZn-SOD (SOD1), Mn-SOD (SOD2), and EC-SOD (SOD3) gene structures, evolution, and expression. *Official Journal of the Society for Free Radical Biology and Medicine* 33: 337–349.
- Zhang H.-X., Hodson J.N., Williams J.P., Blumwald E. 2001. Engineering salt-tolerant *Brassica* plants: Characterization of yield and seed oil quality in transgenic plants with increased vacuolar sodium accumulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98: 12832–12836.
- Zhang J., 1996. Interactive effects of soil nutrients, moisture and sand burial on the development, physiology, biomass and fitness of *Cakile edentula*. *Annals of Botany* 78: 591–598.
- Zhu G.Y., Kinet J.M., Lutts S. 2001. Characterization of rice (*Oryza sativa* L.) F-3 populations selected for salt resistance. Physiological behaviour during vegetative growth. *Euphytica* 121: 251–263.
- Zhu J.K. 2002. Salt and drought signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology* 53: 247–73.
- Zhu J.K. 2003. Regulation of ion homeostasis under salt stress. *Current Opinion in Plant Biology* 6: 441–445.
- Zhu J. K., Liu J., Xiong L. 1998. Genetic analysis of salt tolerance in *Arabidopsis*. Evidence for a critical role of potassium nutrition. *Plant Cell* 10: 1181–1191.
- Zhu, S.-Y., Yu, X.-C., Wang, X.-J., Zhao R., Li Y., Fan R.-C., Shang Y., Du S.-Y., Wang X.-F., Wu F.-Q., Xu Y.-H., Zhang X.-Y., Zhang D.-P. 2007. Two calcium-dependent protein kinases, CPK4 and CPK11, regulate abscisic acid signal transduction in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 19: 3019–3036.
- Кузнецов В.В., Дмитриева Г.А. 2005. Физиология растений. Москва: Высшая школа.
- Полевой, В. В., 1989. Физиология растений. Москва: Высшая школа.
- Ринькис Г.Я., Ноллендорф В. Ф. 1982. Сбалансированное питание растений макро- и микроэлементами. Рига: Зинатне.
- Ринькис Г., Рамане Х., Куницкая Т. 1987. Методы анализа почв и растений, Рига: Зинатне.