

LATVIJAS UNIVERSITĀTE
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE
AUGU FIZIOLOĢIJAS KATEDRA

NĀTRIJA UN KĀLIJA SĀĻU SALĪDZINOŠĀ IETEKME
UZ DAŽĀDU SUGU AUGU AUGŠANU UN JONU
UZKRĀŠANOS

Maģistra darbs

Autors: Zaiga Landorfa-Svalbe

Stud. apl. Nr. z111047

Darba vadītājs: Dr. hab. biol., Prof. Ģederts Ieviņš

RĪGA 2019

KOPSAVILKUMS

Sāļums ir viens no abiotiskajiem faktoriem, kam ir būtiska ietekme uz jūras piekrastes, sāls mitrāju, pasaules sauso reģionu augu augšanu un attīstību. Augu sugām, kas dabiski izplatījušās biotopos ar augstu vides sāļumu, raksturīga ievērojami lielāka sāls izturība nekā sugām, kas izplatījušās biotopos ar zemu sāļu koncentrāciju, tai skaitā kultūraugiem. NaCl ir izplatītākais sāļu veids, tāpēc tā ietekme uz augiem tiek visvairāk pētīta. Par citu sāļu veidu ietekmi un to salīdzinājumu ar NaCl ir samērā neliels skaits pētījumu. Uzskata, ka Na^+ izraisītais osmotiskais stress, jonu toksiskums un jonu disbalanss izraisa dažādu fizioloģisko procesu neoptimālu norisi augā, kā rezultātā novēro sāļuma izraisītu augšanas un dzīvotspējas samazinājumu. Tomēr ir nepietiekama izpratne par Na sāļu anjona ietekmi, kā arī par Na^+ salīdzinošo ietekmi ar citiem katjoniem, piemēram K^+ .

Darba mērķis bija, izmantojot kultūraugu un savvaļas augu sugas, salīdzināt dažādu Na un K sāļu ietekmi uz augu augšanu un šo jonu uzkrāšanos audos.

Darbā par modeļobjektiem izmantoja kultūraugu *Secale cereale*, ko uzskata par sāls jutīgu sugu jeb glikofītu, un savvaļas augus: *Ranunculus sceleratus*, *Rumex confertus*, *Rumex hydrolapathum*, *Rumex longifolius* un *Rumex maritimus*, kuru sēklas, izņemot *R. confertus*, ievāca biotopos ar sāļu vidi. Kontrolētos apstākļos iekārtoja hidroponikas eksperimentus (*Secale cereale*) un veģetācijas eksperimentus augsnē (savvaļas sugas) dažādu Na un K sāļu apstrādē.

Iegūtie augšanas parametru un jonu koncentrācijas rezultāti parāda vairākas sakarības. Na un K ietekme bija atkarīga no sugas un sāls veida. Tikai *Secale cereale* viennozīmīgi novēroja pozitīvāku K ietekmi uz augšanu, pārējām sugām atšķirības starp Na un K jonu ietekmi variēja. Starp NaCl un KCl apstrādes variantiem lielākoties nebija vērojamas augšanas izmaiņas. Citos sāļu variantos atkarībā no sugas Na joniem bija negatīvāka vai pozitīvāka ietekme nekā atbilstošajam anjonam kopā ar K joniem, vai arī šo katjonu ietekme neatšķīrās. Kopumā visu sugu rezultāti parāda, ka anjona veidam bija lielāka nozīme sāļu ietekmē uz augu augšanu nekā katjona veidam. Arī anjona tāpat kā katjona ietekme atšķīrās starp sugām. Savvaļas sugām NaNO_3 un KNO_3 izraisīja vairākas reizes lielāku sausās masas pieaugumu, salīdzinot ar kontroli un citu sāļu apstrādi, *Rumex* sugām arī lielāku lapu skaita pieaugumu. *Secale cereale* NaNO_3 tāpat kā citu Na sāļu ietekmē samazinājās visu auga daļu masa, tomēr mazāk nekā citu sāļu ietekmē. Tikai *Secale cereale* novēroja augstu korelāciju starp Na koncentrāciju un augšanas samazināšanos.

Atslēgvārdi: nātrijs sāļi, kālija sāļi, sāls izturība, *Secale cereale*, *Ranunculus sceleratus*, *Rumex* sp.

SUMMARY

Salinity is one of abiotic factors that has an essential effect on growth and development of plants in coastal habitats, saline wetlands, dry regions of the world. Plant species that have natural distribution in habitats with high salinity, are characterized by significantly larger salt tolerance than plant species that are distributed in habitats with low salt concentration, including crop plants. As NaCl is the most common type of salt, its impact on plants is most studied. There is small number of studies about the other type of salts and their effect comparative to that of NaCl. It is thought that Na⁺ induces osmotic stress, ion toxicity, ion disbalance, resulting to suboptimal physiological processes in plants, which reduce growth and vitality. However, there is insufficient understanding about the effect of anions in Na salts and Na⁺ comparative effect with other cations, for example K⁺.

The aim of this work was to compare the effect of different Na and K salts on plant growth and accumulation of these ions in tissues using both crop plants and wild plants.

Crop plant *Secale cereale* (salt sensitive species or glycophyte) and wild species *Ranunculus sceleratus*, *Rumex confertus*, *Rumex hydrolapathum*, *Rumex longifolius* and *Rumex maritimus* were used as model species in the present study. Seeds of wild plants, except *R. confertus*, were collected in saline habitats. In controlled conditions, hydroponic experiments (*Secale cereale*) and vegetation experiments in soil (wild species) were established with application of different type of Na and K salts.

According to the results of growth parameters and ion accumulation, several relationships were observed. Na and K effect differed by plant species and the type of salt used. Only for *Secale cereale* unequivocal more positive effect of K on plant growth were observed, in other species differences between Na and K varied. Predominantly differences between the effect of NaCl and KCl were not observed. In treatments with other types of salt, Na had more negative or more positive effect in comparison with K, or there were no differences between these ions. Overall the results of all species showed that the type of anion had more impact on plant growth than the type of cation. The effects of anion, like cation, also differed between species. In wild species the dry mass was several times higher in NaNO₃ and KNO₃ treatments than in control and treatment with other types of salt, in *Rumex* species also number of leaves increased. In *Secale cereale* in NaNO₃ treatment, similar to other types of salt, dry mass decreased, however it decreased less. Only in *Secale cereale* high correlation between the concentration of Na ions and decreased growth was observed .

Key words: sodium salts, potassium salts, salt tolerance, *Secale cereale*, *Ranunculus sceleratus*, *Rumex* sp.

SAĪSINĀJUMU SARAKSTS

SOD – superoksīda dismutāze

KAT – katalāze

POX – gvajakola peroksidāze

APX – askorbāta peroksidāze

ROS – reaktīvās skābekļa formas

RMP – relatīvā membrānu caurlaidība

MDA - malondialdehīds

MCP – 1-metilciklopropēns

d.H₂O – dejonizēts ūdens

SATURS

IEVADS	6
1. LITERATŪRAS APSKATS	8
1.1. Sāļuma ietekme uz augiem	8
1.1.1. Glikofītu un halofītu teorija	8
1.1.2. Sāļuma izraisītas izmaiņas augos	9
1.1.3. Augu pielāgošanās mehānismi palielināta sāļuma apstākļos	12
1.2. Dažādu sāļu salīdzinošā ietekme uz augiem	14
1.3. Augu minerālās barošanās un hormonālās regulācijas nozīme sāļuma apstākļos	15
2. MATERIĀLI UN METODES.....	17
2.1. Modeļsugu raksturojums	17
2.2. Audzēšanas metodes un apstākļi	18
2.3. Ūdens kultūru iekārtošana un likvidēšana	18
2.4. Veģetācijas eksperimentu iekārtošana, uzturēšana un likvidēšana	19
2.5. Hlorofila koncentrācijas noteikšana	21
2.6. Jonu un elektrovadītspējas noteikšana.....	22
3. REZULTĀTI	23
3.1. Na un K sāļu ietekme uz <i>Secale cereale</i> augšanu un jonu uzkrāšanos.....	23
3.2. Na un K sāļu ietekme uz <i>Ranunculus sceleratus</i> augšanu un jonu uzkrāšanos.....	31
3.3. Na un K sāļu ietekme uz <i>Rumex</i> sp. sugu augšanu un jonu uzkrāšanos.....	37
DISKUSIJA	58
SECINĀJUMI	66
PATEICĪBAS	67
LITERATŪRAS SARAKSTS	68

IEVADS

Pētījumi par sāļuma ietekmi uz augiem, sāļuma pielāgošanās mehānismiem un regulāciju dažādās sugās ar atšķirīgu jutīgumu pret augstu vides sāļumu tiek veikti daudzās pasaules valstīs jau vairāk nekā pusgadsimtu. Tomēr lielākajā daļā pētījumu pārbauda NaCl ietekmi uz augšanu un fizioloģiskajiem procesiem augā, uzsvāru liekot uz sāls izturības pakāpi, iespējamajiem bioķīmiskiem un fizioloģiskiem pielāgojumiem, kas nosaka dažādu sugu sāls izturību. Pārsvārā sāļuma negatīvo ietekmi saista ar Na^+ jonu toksiskumu, Cl^- jona ietekmi pēta diezgan reti (Flowers & Colmer 2008; Tavakkoli et al. 2010; Liang et al. 2018). Pētījumu rezultāti, kur salīdzināta NaCl un citu Na sāļu ietekme liek secināt, ka būtiska ietekme ir arī sāls anjona veidam. Šī ietekme gan vairāk tiek skaidrota ar pH izmaiņām vidē, kas atšķiras dažādu sāļu apstrādē (Li et al. 2010; Gao et al. 2014).

Na toksiskumu skaidro ar augstas Na jonu koncentrācijas audos izraisītu jonu un osmotisko stresu, oksidatīvā stresa pieaugumu. Būtisks iemesls augstas Na jonu koncentrācijas izraisītam jonu disbalansam ir Na jonu ietekmēta K jonu samazināta uzņemšana, kas ir nozīmīgs mineālelements daudzos fizioloģiskajos procesos augā (Hasegawa et al. 2000; Liang et al. 2018). Tomēr aktuāls ir jautājums, cik liela ietekme uz augšanas samazināšanos, fizioloģisko procesu traucējumiem ir specifiskam Na jonu toksiskumam, hormonālajai regulācijai, Na kā jebkura cita minerālelementa parāk augstai koncentrācijai vidē, Na sāļu anjona veidam, citu faktoru ietekmei, piemēram, neoptimālam augam nepieciešamo minerālelementu nodrošinājumam. Par visu šo procesu iespējamo būtisko nozīmi liek domāt fakts, ka gan daļai sāls izturīgo, gan daļai sāls jutīgo augu zemās NaCl koncentrācijās novēro augšanas pieaugumu, bet sāļu koncentrācijai vidē palielinoties, sākas augšanas kavēšana. Būtiskākā atšķirība starp abu veidu augiem ir, līdz kādai koncentrācijai vērojams pieaugums un cik augstās koncentrācijās augi vēl ir spējīgi izdzīvot. Sāls izturīgām sugām noteikta saistība ar dažādiem bioķīmiskiem un fizioloģiskiem pielāgojumiem, tos pašus pielāgojumus var novērot arī sāls jutīgās sugās tikai daudz mazākā intensitātē (Flowers & Colmer 2008; Qados 2011).

Eksperimentu iekārtošana, substrātam pievienojot dažādus Na un K sāļus un izmantojot sugas, kurām ir atšķirīga jutība pret palielinātu substrāta sāļumu, ļautu izdarīt secinājumus par sāļu katjonu, tas ir, Na^+ un K^+ , un anjonu lomu sāļuma ietekmē uz augiem.

Darba mērķis: izmantojot kultūraugu (glikofītu) un savvaļas augu (iespējamo halofītu) sugas, salīdzināt dažādu Na un K sāļu ietekmi uz augu augšanu un šo jonu uzkrāšanos audos.

Hipotēze: Na un K sāļu izraisīto toksiskumu augos galvenokārt nosaka anjona fizioloģiskā ietekme.

Darba uzdevumi:

- iekārtot kultūraugu un savvaļas augu eksperimentus dažādos Na un K sāļu variantos;

- noteikt augšanas parametrus un jonu uzkrāšanos augos;
- noteikt elektrovadītspēju un tās saistību ar jonu daudzumu augos.

1. LITERATŪRAS APSKATS

1.1. Sāļuma ietekme uz augiem

Palielināts vides sāļums var izraisīt augu dažādu vitalitāti raksturojošu parametru samazināšanos. Koncentrācijas vērtība, kādā sākas šo parametru samazināšanās un kādā augi aiziet bojā, ļoti variē dažādām augu sugām un arī dažādiem sāļiem. Atkarībā no sugas sāls jutīguma, nelielās vai vidējās sāļu koncentrācijās var novērot arī dažādu parametru pieaugumu. Sāļuma izraisītas augšanas un citu parametru pieauguma vai samazināšanās atšķirības novēro pat starp vienas sugas dažādām līnijām un genotipiem (Misra et al. 1997; Ashraf & Ali 2008; Shahbaz et al. 2011; Fayed & Bazaid 2014; Al Hassan et al. 2017)

Augstai sāļu jonu koncentrācijai vidē ir pakļauti jūru un okeānu piekrastes, sāls purvu, pasaules sauso reģionu augi (Wang et al. 2003). Tiem augiem, kas dabiski izplatījušies biotopos ar augstu augstu sāļu jonu koncentrāciju, raksturīga lielāka sāls izturība nekā augiem, kas dabiski aug biotopos ar zemu sāļu jonu koncentrāciju. Piekrastes biotopos vides sāļums atkarīgs no jūras ūdens, kurā lielā koncentrācijā izšķīduši dažādi sāļi (Flowers & Colmer 2008). Daļa augu jūras piekrastē aug smiltīs un oļos un ir pakļauti periodiskai applūšanai, daļa augu aug piekrastes zonās, kas ilgstoši ir pārmitras.

Sāļajos biotopos augsnē izplatītākie ūdenī izšķīdušie sāļi ir NaCl, Na₂SO₄, MgSO₄, CaSO₄, MgCl₂, KCl, Na₂CO₃. No šiem sāļiem lielākajā koncentrācijā ir NaCl, tāpēc pētījumos par sāļuma ietekmi uz augiem pārsvarā izmanto NaCl. Citu sāļu salīdzinošo ietekmi pēta retāk. NaCl negatīvās ietekmes izskaidrošanā parasti lielāks uzsvars tiek likts uz Na⁺ ietekmi, bet mazāka uzmanība tiek pievērsta Cl⁻ ietekmei. (Tavakkoli et al. 2010).

1.1.1. Glikofītu un halofītu teorija

Augus pēc to sāls izturības spējām iedala divās grupās: glikofītos un halofītos. Bet, tā kā sāls izturības robeža un pielāgojumi ļoti variē starp augu sugām, ir grūti nodefinēt pilnīgi precīzu pazīmju kopumu. Tāpēc dažādu autoru glikofītu un halofītu definīcija nedaudz atšķiras. Tā kā NaCl ir izplatītākais sāls, jutīgumu pret vides sāļumu izsaka kā jutīgumu pret NaCl. Greenway un Munns (1980) sāļumu raksturo kā augsnes šķīdumu vismaz 70 mM vienvērtīgo sāļu koncentrācijā. Munns un Tester (2008) sāļumu izsaka kā 4 dS m⁻¹ un lielāku augsnes EC, kas raksturo augsnē izšķīdušo kopējo jonu koncentrāciju. Tai atbilstoša ir 40 mM NaCl koncentrācija.

Glikofīti ir augi, kuru dabiskajās dzīvotnēs vidē ir neliela sāļu koncentrācija, tie nespēj pielāgoties augstai sāļu koncentrācijai, tās minimāls pieaugums jau būtiski samazina augšanu, fotosintēzes aktivitāti, kultūraugiem ievērojami samazinās ražas apjomi. Jau salīdzinoši nelielā

sāļu jonu koncentrācijā liela daļa augu aiziet bojā. Halofīti ir spējīgi izdzīvot un iziet pilnu attīstības ciklu augstās sāls koncentrācijās (200 mM un lielākā NaCl koncentrācijā) (Flowers & Colmer 2008). Jennings (1976 cit. pēc Greenway & Munns 1980) halofītus definē kā sāļo augšņu dabisko floru. Flowers un Colmer (2008), Munns un Tester (2008) halofītus pēc to dabiskajiem izplatības apstākļiem iedala obligātajos un fakultatīvajos halofītos. Obligāto halofītu augšana pieaug NaCl vidē, to augšanai sāls klātbūtne substrātā ir obligāti nepieciešama. Optimālā koncentrācija obligāto halofītu augšanai ir 100 – 200 mM NaCl (Flowers & Colmer 2008; Munns & Tester 2008). Augstās koncentrācijās arī obligāto halofītu augšana samazinās, tomēr tie spējīgi izdzīvot līdz pat 700 NaCl koncentrācijā un daži halofīti pat vēl augstākā koncentrācijā (Flowers et al. 1977; Greenway & Munns 1980). Fakultatīvie halofīti spējīgi augt gan vidē ar augstu NaCl koncentrāciju, gan zemu. Parasti, palielinoties sāļu koncentrācijai, samazinās to augšana (Flowers & Colmer 2008, Munns & Tester 2008).

Greenway un Munns (1980) augus iedala vairākās grupās: halofīti, kam augšana pieaug līdz aptuveni 300 mM NaCl koncentrācijai, bet augstākās koncentrācijās augšana samazinās, (*Suaeda maritima*, šīs sugas varētu pielīdzināt obligātajiem galofītiem); halofīti, kam augšana samazinās, pieaugot NaCl koncentrācijai, tomēr tie ar samazinātu augšanu spēj izdzīvot augstās NaCl koncentrācijās (*Atriplex hastata*) un viendīgļlapju halofīti bez sāls sekrēcijas dziedzeriem; glikofīti ar vairākām jutīguma pakāpēm: toleranti, vidēji toleranti (*Lycopersicon esculentum*) un jutīgi (*Vicia faba*), ar samazinātu augšanu spēj izturēt līdz aptuveni 200 mM NaCl koncentrācijai; ļoti jutīgi glikofīti, aiziet bojā zem 100 mM NaCl koncentrācijas.

1.1.2. Sāļuma izraisītas izmaiņas augos

Palielināts vides sāļums tiešā un netiešā veidā ietekmē daudzus auga dzīvības procesus. Daļai glikofītu sugu šīs ietekmes rezultātā vidējā sāļuma koncentrācijā novēro augšanas pieaugumu (Munns & Tester 2008), tomēr lielākajai daļai augu sugu sāļuma ietekmi raksturo kā augšanu un attīstību kavējošu (Sairam & Tyagi 2004). Augstas sāļu jonu koncentrācijas tiešā ietekme ir augsnes ūdens potenciāla samazināšanās, Na un Cl jonu toksiskums, osmotiskā līdzsvara izjaukšana, osmotiskais šoks. Atkarībā no auga spējas dažādos fizioloģiskos un bioķīmiskos veidos pielāgoties šīm izmaiņām notiek atšķirīga ietekme uz citiem auga vitalitāti ļoti būtiski ietekmējošiem procesiem – fotosintēzes norisi un tās efektivitāti, ūdens uzņemšanu, transpirācijas intensitāti, enzīmu darbību, ROS veidošanos. No sāļu jonu ietekmes uz šiem procesiem ir atkarīgs, kā tiks ietekmēta augšana. Sāls jutīgajām sugām jau nelielā sāļumā ir būtiska augšanas un augu attīstības kavēšana. Ja arī augi izdzīvo līdz ziedēšanas un augļu veidošanās fāzei, sēklu raža ievērojami samazinās, salīdzinot ar augiem, kas nav pakļauti sāļuma ietekmei (Greenway & Munns 1980; Flowers & Colmer 2008).

Talāk aprakstītās izmaiņas daudzos pētījumos tiek skaidrotas kā iemesls samazinātai augšanai augstas NaCl koncentrācijas apstākļos, tomēr sāļuma ietekme nav tik vienkārši izskaidrojama, jo ne tikai Na⁺ un Cl⁻ koncentrācija ietekmē augu. Dabiskos apstākļos augu atbildes reakcijas un augšanas izmaiņas ir vairāku abiotisku un biotisku faktoru mijiedarbība. Viens no būtiskākajiem ir kopējais jonu daudzums vidē, nodrošinājums ar augam nepieciešamajiem makro- un mikroelementiem.

Sāļuma apstākļos augstās jonu koncentrācijas dēļ augsnes šķīdumā samazinās ūdens potenciāls. Jo lielāka jonu koncentrācija, jo vairāk tas samazinās. Tas apgrūtina ūdens uzņemšanu auga sakņu šūnās. Ūdens satura izmaiņas augā ir cieši saistītas ar transpirāciju un fotosintēzi. Atvārsnīšu spraugas atvērums ir jūtīgs pret ūdens potenciāla izmaiņām. Atvārsnīšu vadītspēja bieži samazinās, ja vidē ir pazemināts ūdens potenciāls (Willmer 1983). Samazinoties transpirācijai, samazinās CO₂ uzņemšana, kā rezultātā notiek izmaiņas fotosintēzes norisē. Tā kā fotosintēze ir atbildīga par ogļhidrātu veidošanos augos, likumsakarīgi, ka pētījumos, kur NaCl ietekmē samazinās augu ūdens saturs, novēro arī transpirācijas samazināšanos, fotosintēzes parametru, hlorofila koncentrācijas samazināšanos, dzinumumu un sakņu augšanas samazināšanos (Meloni et al. 2004; Pinheiro et al. 2008; Radi et al. 2013; Kouam et al. 2017).

Sāļuma apstākļos augos pārāk lielās uzņemto jonu koncentrācijas dēļ tiek izjaukts osmotiskais līdzsvars (Munns & Tester 2008). Ja apoplastā lielās jonu koncentrācijas dēļ samazinās ūdens potenciāls, var notikt šūnas dehidratācija, kas izraisa šūnas bojāeju. Citoplazmā augsta Na⁺ koncentrācija ietekmē enzīmu darbību, jo tiek izjaukts proteīnu stabilitāti uzturošais šūnas elektrostatisks līdzsvars (Jaleel et al. 2007). Osmotisko līdzsvaru izmaina arī Na jonu izraisīta samazināta K uzņemšana augā. K ir iesaistīts turgora uzturēšanā, atvārsnīšu darbībā, uzturot atbilstošu elektrostatisko līdzsvaru, tas regulē enzīmu darbību (Wang et al. 2013). K⁺ ir nozīmīgs kofaktors daudzu enzīmu darbībā, regulē cukuru vielmaiņu un transportu (Hasegawa et al. 2000). Na⁺ un K⁺ līdzīgie atomu rādiusi K⁺ jonu kanālu proteīniem apgrūtina šo jonu atšķiršanu. Tāpēc vidē ar augstu NaCl saturu K⁺ jonu kanāli lielā daudzumā uzņem Na⁺. Šo jonu konkurence par viena veida jonu transporta kanāliem ietekmē K⁺ uzņemšanu (Greenway & Munns 1980; Blumwald 2000). K⁺ uzņemšanu augā nodrošina dažādas afinitātes K⁺ kanāli. Zemākas afinitātes kanāliem novērota saistība ar K⁺ un Na⁺ konkurenci (Blumwald 2000). Palielinoties NaCl koncentrācijai vidē, novēro pieaugošu Na⁺ uzkrāšanos un samazinātu K⁺ uzkrāšanos audos (Zhang et al. 2013; Fayed & Bazaid 2014). Pētījumos K un Na jonu saistības un koncentrācijas izmaiņu attēlošanai izmanto arī to attiecību. Na⁺/K⁺ jonu attiecības izmaiņas bieži saista ar citu procesu un parametru izmaiņām augos. Šai attiecībai varētu būt būtiska nozīme sāls tolerances mehānismos (Salehi and Arzani 2014).

Pārsvarā Na^+/K^+ jonu attiecība, palielinoties NaCl koncentrācijai vidē, pieaug gan sāls tolerantās, gan sāls jutīgās sugās, tomēr ne vienmēr starp labāku augšanu un šīs attiecības zemāku pieaugumu var novērot korelāciju (Yang, Shi & Wang 2008). Na^+/K^+ attiecība neatšķirās starp dažādas sāls izturības *Brassica napus* līnijām (Ashraf & Ali 2008).

Sāļuma ietekmē var izmainīties arī citu auga fizioloģisko precesu norisei svarīgu elementu uzņemšana. Citu elementu koncentrācijas izmaiņas variē atkarībā no elementa, sugas, auga daļas. Pētījumā par sāļuma ietekmi dažādās mangrovju sugās daļā sugu Ca^{2+} un Mg^{2+} uzņemšana samazinājās sāļuma ietekmē, bet daļā sugu pieauga (Nandy et al. 2007). Vēl vienā pētījumā, kur arī izmantota kokaugu suga *Broussonetia papyrifera*, NaCl ietekmē saknēs samazinājās Ca^{2+} koncentrācija, bet citās auga daļās nemainījās, Mg^{2+} uzņemšanu NaCl neietekmēja (Zhang et al. 2013).

Sāļuma ietekmē novērojams oksidatīvā stresa pieaugums. Optimālos apstākļos augos arī veidojas reaktīvās skābekļa formas (ROS), bet dažādu negatīvu faktoru, tai skaitā, arī sāļuma, ietekmē novēro to veidošanās pieaugumu. Hloroplastos samazināta CO_2 fiksācija kopā ar elektronu transporta ķēdes palielinātu reducēšanos izraisa ROS veidošanos (Miller et al. 2010). Palielināta ROS veidošanās var izraisīt DNS, proteīnu, membrānu, hlorofilu bojājumus (Taibi et al. 2016). Par palielinātu oksidatīvo stresu sāļuma ietekmē liecina ROS koncentrācijas pieaugums. Īstermiņa un iltermiņa NaCl ietekmē, salīdzinot ar kontroli, tabakas augos pieauga H_2O_2 , O_2^- koncentrācija (Banu et al. 2010). Antioksidatīvās sistēmas enzīmu aktivitāte pieaug sāļuma apstākļos, kas liecina par palielinātu ROS veidošanos. Tomēr enzīmu aktivitātes izmaiņas atšķiras starp sugām un sugu varietātēm (Kibria et al. 2017). Sāls tolerancei ir saistīta ar lielāku antioksidatīvās sistēmas enzīmu aktivitāti. Sāls jutīgākās sugās un genotipos sāļuma ietekmē šo enzīmu aktivitāte var pretēji mainīties – samazināties, nevis palielināties. Kibria et al. (2017) pētījumā sālstolerantos *Oryza sativa* genotipos NaCl ietekmē pieauga katalāzes un askorbāta peroksidāzes aktivitāte, bet sālsjutīgā genotipā, kurā novēroja lielāko sakņu un dzinumumu masas samazinājumu, šo enzīmu aktivitāte samazinājās.

Par sāļuma negatīvo ietekmi liecina arī membrānu bojājumi. To var pierādīt, nosakot membrānu fosfolipīdu peroksidācijas galaprodukta malondialdehīda (MDA) koncentrāciju vai nosakot elektrolītu noplūdes ātrumu, ko raksturo ar rādītāju relatīvā membrānu caurlaidība (RMP). Pētījumā par *Helianthus annuus* dažādu līniju sāls toleranci novēroja, ka izturīgākajās līnijās bija mazāka RMP nekā jutīgākajās līnijās (Heidari et al. 2011). Pētījumā par *Triticum aestivum* un *Vicia faba* dažādu kultivāru sāls toleranci novēroja, ka MDA koncentrācija nedaudz pieauga abu sugu sāls jutīgākajā kultivārā 160 mM NaCl ietekmē (Radi et al. 2013).

1.1.3. Augu pielāgošanās mehānismi palielināta sāļuma apstākļos

Atšķirīgas sāļuma izturības robežas, atšķirīgas fizioloģisko procesu parametru izmaiņas dažādās sugās liecina par specifisku regulācijas sistēmu darbošanos augos, kas pakļauti augstam vides sāļumam. Lai gan kopēja, vienota izpratne par visu līmeņu regulācijas mehānismiem, kas darbojas augos sāļuma apstākļos, vēl nav izveidojusies, tomēr ir atklāta vairāku mehānismu saistība ar sālsizturību. Osmotiskā pielāgošanās, jonu kompartmentalizācija, selektīva jonu uzņemšana un transports, jonu izdalīšana no saknēm, sāļu sekrēcija uz orgānu virsmas palīdz samazināt sāļu jonu toksisko efektu augos un turpināt augšanu un fizioloģisko procesu norisi. Spēja efektīvi izmantot šos mehānismus ir iemesls, kāpēc daļa augu sugu spēj izturēt lielākas sāls koncentrācijas vidē nekā citas sugas. Uz šo spēju balstās sugu iedalījums glikofītos un halofītos. Halofīti adaptējas sāļai videi vairākos veidos, kur iesaistītas kompleksas mijiedarbības fizioloģiskā, bioķīmiskā un molekulārā līmenī (Zhu 2001). Halofīti daudz labāk spēj izmantot dažādus pielāgošanās mehānismus augstai sāļu koncentrācijai vidē, bet arī glikofītu sugās ir novērojami šie mehānismi, lai gan daudz mazākā intensitātē (Flowers & Colmer 2008).

Būtisks halofītu pielāgojums ir spēja pietiekamā daudzumā uzņemt K^+ un samazināt Na^+ uzņemšanu arī tad, kad vidē ir ļoti augsta Na^+ un zema K^+ koncentrācija. To nodrošina augstākas afinitātes K jonu kanāli un transporteri (Blumwald et al. 2000). Orsini u.c. autoru (2010) pētījumā glikofīts *Arabidopsis thaliana* Na^+ uzņēma divas reizes lielākā koncentrācijā nekā halofīts *Thellungiella salsuginea*, bet K^+ zemākā koncentrācijā. Pretēju sakarību starp halofītiem un glikofītiem novēro zemā $NaCl$ koncentrācijā – halofīti vairāk nekā glikofīti uzkrāj Na jonus (Davenport & Tester 2003). Daļu uzņemto Na jonu sakņu šūnās, izmantojot Na^+/H^+ antiporterus, spēj izvadīt atpakaļ vidē. Noteicošais process kopējās Na^+ koncentrācijas veidošanā tomēr ir Na^+ uzņemšana (Davenport & Tester 2000; Essah et al. 2003).

Na un Cl jonu toksiskumu citoplazmā samazina jonu kompartmentalizācija vakuolās (Munns 2002). Jonu homeostāzi nodrošina jonu transporta proteīni. Dažādi Na jonu transporteri ir iesaistīti Na^+ pārvietošanā no saknēm uz dzinumiem, no simplasta uz apoplastu, no citosola uz vakuolu. Palielinoties $NaCl$ koncentrācijai vidē, pieaug šo transporteru ekspresija. Sāls tolerantās sugās novēro lielāku to ekspresiju nekā sāls jutīgās sugās (Blumwald 2000). Plazmatiskās membrānās Na^+/H^+ antiporteru jeb SOS1 veic Na^+ pārnešanu no citoplazmas uz apoplastu un ir iesaistīts arī Na^+ transportā no saknēm uz dzinumiem (Shi et al. 2002). Tonoplasta Na^+/H^+ antiporteru jeb NHX1 veic Na^+ pārnešanu no citoplazmas uz vakuolām. Šo transporteru palielināta ekspresija palielina augu sāls izturību (Moshaei et al. 2014). Piemēram, NHX1 pārekspresija mutantos *Oryza sativa* augos uzlaboja to sāls izturību. Palielinātas NHX1 ekspresijas rezultātā 100 mM $NaCl$ pieauga *Oryza sativa* sausā masa, garums, samazinājās

MDA saturs (Liu et al. 2010). Palielināta plazmatiskās membrānas N^+/H^+ antiporteru gēnu ekspresija sekmēja *Arabidopsis thaliana* sālstolerances pieaugumu. Transgēnie *Arabidopsis thaliana* augi dzinumos mazāk uzkrāja Na^+ (Shi et al. 2003).

Lai nodrošinātu jonu līdzsvaru starp citoplazmu un vakuolu, kurā lielā koncentrācijā uzkrāti Na^+ un Cl^- joni, augos sintezējas dažādi osmolīti. Tie ir labi šķīstoši, inerti, maza molekulāra izmēra savienojumi (Tester & Davenport 2003). Osmolīti ir dažādi šķīstošie cukuri, proteīni, aminoskābes un to atvasinājumi, īpaši prolīns un glicīna betaīns. Osmolītu uzkrāšanās pieaug augstā sāļumā. Sugās, kas labāk spēj izturēt sāļuma stresu, novēro augstāku osmolītu koncentrāciju (Hasegawa et al. 2000; Liang et al. 2018). Sanadhya u.c. autoru (2015) pētījumā sāļu augšņu graudzālē *Aeluropus logopoides* 100 mM NaCl apstrādē organisko osmolītu sintēze nepieauga, bet 300 mM NaCl un 150 mM NaCl + 150 mM KCl ietekmē prolīna, šķīstošo cukuru un aminoskābju sintēze būtiski pieauga, salīdzinot ar kontroli. Prolīna koncentrācija NaCl ietekmē būtiski pieauga sāls tolerantajās *Helianthus annuus* līnijās, kamēr glicīna betaīna koncentrācija būtiski nemainījās (Heidari et al. 2011). Turpretī *Prosopis alba* NaCl ietekmē būtiski pieauga glicīna betaīna koncentrācija, bet ne prolīna koncentrācija (Meloni et al. 2004). Osmolīti palīdz ne tikai osmotiskā līdzsvara uzturēšanā, bet arī oksidatīvā stresa negatīvās ietekmes samazināšanā. Pierādīts, ka osmolīti spēj saistīt brīvos radikāļus (Hong et al. 2000; Cuin & Shabala 2007). Pretēju nozīmi prolīna koncentrācijas pieaugumam sāļuma apstākļos izsaka Greenway un Munns (1980). Viņuprāt, prolīnam drīzāk ir būtiska loma augu izdzīvošanā nevis augšanas uzturēšanā sāļumā. Vēl izsaka pieņēmumu, ka prolīns uzkrājas augšanas kavēšanas dēļ.

ROS veidošanās un efektīva antioksidatīvās sistēmas darbība nav specifiska sāļumam, tomēr to pieaugumu novēro arī sāļuma apstākļos. Pētījumi pierāda, ka efektīvāka antioksidatīvās sistēmas darbība ir saistīta ar labāku augu sāls izturību. Antioksidatīvās sistēmas enzīmu aktivitāte pieaug sāļuma ietekmē. Novērots, ka izturīgākajās sugās un sugu līnijās ir lielāks pieaugums, bet ne visiem enzīmiem. Daļai enzīmu sāļuma ietekmē samazinās aktivitāte. CAT un APX aktivitāte sāls tolerantos *Oriza sativa* genotipos pieauga līdz ar NaCl koncentrācijas pieaugumu, sāls jutīgākajā genotipā CAT un APX aktivitāte samazinājās. POX aktivitāte visos genotipos samazinājās, pieaugot NaCl koncentrācijai (Demiral & Turkan 2005). Antioksidatīvo sistēmu veido arī neenzimātiski savienojumi, piemēram, askorbāts. Huang et al. (2005) pētīja askorbāta nozīmi sāļuma ietekmē, izmantojot savvaļas *Arabidopsis thaliana* (WT) un askorbāta deficītu mutantu *Arabidopsis thaliana* (vtc1). Novēroja samazinātu sāls toleranci mutantajam *A. thaliana* salīdzinājumā ar kontroles *A. thaliana*. Ūdens saturs un hlorofila koncentrācija gan WT, gan vtc1 samazinājās sāļuma ietekmē, bet vtc1 būtiski vairāk.

Sāļu koncentrācijas samazināšanai šūnās halofītos darbojas tāds mehānisms kā sāls sekrēcija uz auga orgānu virsmas caur sāls dziedzeriem. Sāls kristālu veidošanās uz orgānu virsmas pieaug, palielinoties NaCl koncentrācijai substrātā (Al Hasan et al. 2017). Šāds jonu toksiskuma samazināšanas mehānisms gan sastopams tikai nelielai daļai glikofītu sugu. Caur sāls dziedzeriem var izdalīties ne tikai Na^+ un Cl^- , bet arī Mg^+ , SO_4^{-2} , PO_4^{-3} , Ca^{+2} (Fahn 1988).

1.2. Dažādu sāļu salīdzinošā ietekme uz augiem

NaCl ietekme uz augiem tiek pētīta bieži, citu sāļu ietekmi un tās salīdzinājumu ar NaCl pēta daudz retāk. Tomēr šie pētījumi ir ļoti būtiski, jo parāda likumsakarības starp anjona un katjona ietekmi un salīdzina dažādu katjonu un anjonu ietekmi.

Obligātajām halofītu sugām vidējā sāļumā (100 – 200 mM NaCl) novēro augšanas pieaugumu (Flowers et al. 1977; Greenway and Munns, 1980; Flowers and Colmer 2008). Ir noteikts, ka šīm halofītu sugām NaCl ietekmē palielinās augšana, tomēr dažām halofītu sugām (*Aster tripolium*, *Atriplex numullaria*) ļoti līdzīgu efektu izsauc tādas pašas koncentrācijas KCl šķīdums, kamēr citām sugām KCl izraisa toksisku efektu (Flowers et al. 1977). Tas pierāda, ka arī K pārāk lielā koncentrācijā var kavēt augšanu, negatīvi ietekmēt citus procesus augā. Tas pierādās gan halofītu, gan glikofītu sugās. Piemēram pētījumā ar *Oriza sativa* novēroja, ka KCl 20 un 30 mM koncentrācijas ietekmē būtiski samazinājās dzinumu masa, garums un lapu skaits, P, Ca, Mg un Na jonu saturs dzinumos un saknēs. Šo elementu un K koncentrācijas attiecība samazinājās visos apstrādes variantos (10, 20, 30 mM KCl). Autori augšanas samazināšanos saista ar šo elementu samazinātu uzņemšanu KCl palielinātas koncentrācijas ietekmē (Shaibur et al. 2008).

Izmantojot NaCl, lai pētītu sāļuma ietekmi augos, pārsvarā uzsver Na jonu toksiskumu, tā negatīvo ietekmi uz augu augšanu un fizioloģiskajiem procesiem, tomēr ļoti būtiska ir arī Cl jonu ietekme. Tavakkoli u.c. autori (2010) salīdzināja divu *Vicia faba* genotipu jutību pret NaCl. Pētījumā salīdzināta Na^+ un Cl^- jonu atsevišķā ietekme un NaCl ietekme. Augos uzņemtā jonu koncentrācija bija līdzīga variantos ar atsevišķajiem Na^+ un Cl^- joniem un NaCl variantā. Na^+ , Cl^- , NaCl apstrāde samazināja *Vicia faba* sauso masu, augu garumu, izmaiņas atšķīrās starp genotipiem. Šie parametri vairāk samazinājās NaCl un Cl^- nekā Na^+ ietekmē. Na^+ ietekmē nedaudz pieauga hlorofila koncentrācija, salīdzinot ar kontroli, bet Cl^- un NaCl ietekmē būtiski samazinājās. Ūdens uzņemšanas samazināšanās lielāka bija Cl^- un NaCl ietekmē nekā Na^+ ietekmē. Tas pierāda, ka abiem joniem – gan Na^+ , gan Cl^- – var būt negatīva ietekme uz augšanu, taču lielāka ietekme ir Cl^- jonam.

Pētījumi par dažādu Na sāļu salīdzinošo ietekmi parāda, ka anjonam ir būtiskāka ietekme uz augu nekā katjonam Na (Manivannan et al. 2008; Gao et al. 2014). Šajos pētījumos uzsver palielināta pH nozīmi sāļuma ietekmē. Sārmaino sāļu ietekmē būtiski pieaug vides pH vērtība. Miežos neitrālo sāļu – NaCl un Na₂SO₄ – ietekmē novēroja mazāku relatīvā augšanas rādītāja, ūdens satura, fotosintēzes rādītāju samazināšanos nekā sārmaino sāļu – NaHCO₃ un NaCO₂ – ietekmē. Sārmaino sāļu ietekmē bija lielāks elektrolītu noplūdes rādītāja pieaugums. Autori to skaidro ar augstā pH izraisītu jonu uzņemšanas samazināšanos. Augsts pH vidē veicina Ca²⁺, Mg²⁺, HPO₄⁻ nogulsnešanos, tāpēc samazinās šo jonu uzņemšana augā. (Yang et al. 2009).

1.3. Augu minerālās barošanās un hormonālās regulācijas nozīme sāļuma apstākļos

Augu augšanā, vielmaiņā ir iesaistīti daudzi ķīmiskie elementi. Galvenie no tiem ir neaizstājami un to suboptimāla koncentrācija var izraisīt būtiskus augšanas un attīstības traucējumus. Atkarībā no daudzuma augā minerālelementus iedala makroelementos un mikroelementos. Makroelementi ir N, O, C, K, H, P, Mg, S, Ca, Fe. Mikroelementi ir Mg, Zn, B, Cu, Si, Mo, Cl, Se, Ni. Elementu pietiekamu uzņemšanu ietekmē gan to koncentrācija substrātā, gan citu jonu koncentrācija, gan augsnes reakcija jeb pH. Liela nozīme ir arī ūdens saturam un augsnes fizikāli ķīmiskajām īpašībām. Optimāls pH, kurā augam svarīgie elementi tiek uzņemti pietiekamā daudzumā, lielākajai daļai augu ir pH 6 – 7. Ļoti bāziskā vai skābā vidē samazinās dažādu elementu uzņemšana.

Dabiskos apstākļos atkarībā no augsnes cilmieža, organiskā materiāla aprites minerālelementu sastāvs var ievērojami variēt. Jūras piekrastē un citos sāļos biotopos augstu koncentrāciju sasniedz Na⁺ un Cl⁻ joni. Trūkst informācijas par pārējo elementu nodrošinājumu šajos biotopos. Plašāk veiktie pētījumi ir par N, K un P saturu. Piekrastes biotopos šie elementi pārsvarā ir nepietiekamā koncentrācijā, tomēr šo biotopu dabiskās sugas ir pielāgojušās šādam elementu sastāvam (Maun 2009).

Dažādu elementu papildus pievienošana gan halofītiskās sugās, gan glikofītiskās sugās uzlabo augu sāls izturību. Tas pierāda, ka, iespējams, uzlabojot augu minerālo nodrošinājumu, var panākt augu izdzīvošanu augstākās sāls koncentrācijās, uzlabot to augšanu un arī citus rādītājus, piemēram, ražas daudzumu, kas ir svarīgi lauksaimnieciski nozīmīgām kultūrām.

Daudzi pētījumi parāda, ka Ca ir viens no šādiem elementiem. Halofītiskās sugās *Arthroceum indicum* (Gul & Khan 2007), *Sorghum bicolor* (Colmer et al. 1996), *Kalidium caspium* (Tobe et al. 2002) un glikofītiskās sugās *Triticum aestivum* (Kinraide 1999), *Hordeum vulgare* (Suhayda et al. 1992) Ca pievienošana palielinātas NaCl koncentrācijas apstākļos uzlaboja augu augšanu. Apstrāde ar Ca samazināja Na⁺ uzkrāšanos *Arabidopsis thaliana*, kas

palielināja augu izdzīvotību, bet augu biomasu Na^+ uzkrāšanās neietekmēja. Pētījuma autori izsaka hipotēzi, ka Na^+ toksicitāte *Arabidopsis thaliana* nav atkarīga no Na^+ uzkrāšanās (Essah et al. 2003). Iespējams, ka Ca^{2+} kavē Na^+ uzņemšanu. (Blumwald 2000), inhibējot zemas jutības katjonu kanālus (Davenport & Tester 2003).

Uzņemtā Na^+ un K^+ daudzums ir atkarīgs gan no Na, gan K koncentrācijas vidē. Ja augstā NaCl koncentrācijā augošiem augiem substrātā pievieno K, samazinās uzņemtā Na^+ koncentrācija un pieaug K^+ koncentrācija (Kamel & Hammad, 2015).

Arī palielināta NO_3^- koncentrācija sāļuma apstākļos samazina NaCl negatīvo efektu. *Solanum melongena* labāko rezultātu tā samazināšanā novēroja NO_3^- koncentrācijā, kas šiem kultūraugiem jau skaitās virsoptimuma. NO_3^- apstrādē pieauga sakņu un dzinumumu masa, arī hlorofila koncentrācija un hlorofila *a* fluorescences parametri, K^+ uzņemšana (Singh et al. 2016).

Obligātajiem halofītiem līdz 200 mM vai dažām sugām pat vēl lielākā NaCl koncentrācijā novēro augšanas pieaugumu (Flowers et al. 1977). Piemēram, *Juncus maritimus* garums un masa pieauga 75 mM NaCl koncentrācijā (Boscaiu et al. 2013), halofītiska krūma *Acacia ampliceps* dzinumumu un sakņu garums un svaigā un sausā masa, sakņu skaits, lapu laukums, transpirācija, atvārsnīšu vadītspēja, hlorofila *a* un *b* koncentrācija pieauga 200 mM NaCl koncentrācijā. Augstākās koncentrācijās šie parametri samazinājās (Theerawitaya et al. 2015).

Halofītos augšanas pieaugumu vēl var skaidrot ar adaptāciju sāļuma apstākļiem, tomēr nelielās NaCl koncentrācijās arī glikofītu sugām novēro augšanas pieaugumu (Misra et al. 1997; Mokhamed et al. 2006). Šīs koncentrācijas gan ir mazākas nekā halofītiem, tomēr norāda uz to, ka Na un Cl joni varētu nebūt tik toksiski, kā tiek uzskatīts, bet negatīvu ietekmi tāpat kā citu minerālelementu gadījumā izraisa to lielās koncentrācijas vidē. Vēl dažu autoru darbos tiek norādīts uz specifisku regulācijas signālceļu iesaisti neliela sāļuma izraisītā augšanas pieaugumā. Ir pierādīts, ka būtiska loma šajā regulācijā ir augu fitohormonam etilēnam. Novēro, ka *Secale cereale* (Ievinsh 2017) un transgēnos *Arabidopsis thaliana* augos (Cao et al. 2007) etilēns ir atbildīgs par nelielas NaCl koncentrācijas izraisītu augšanas pieaugumu.

2. MATERIĀLI UN METODES

Eksperimentus veica LU Bioloģijas fakultātes Augu fizioloģijas katedrā laikā no 2017. gada novembra līdz 2019. gada martam.

2.1. Modeļsugu raksturojums

Darbā par modeļobjektiem izvēlētas gan sāļu biotopu, gan nesāļu biotopu sugas. *Secale cereale* ir kultūraugs, *Ranunculus sceleratus*, *Rumex confertus*, *Rumex hydrolapathum*, *Rumex maritimus* sugas ir savvaļas augi. Dažādu biotopu sugas izvēlētas, lai varētu noteikt, kā Na un K sāļu ietekme izmainās sugās ar atšķirīgu sāls toleranci.

Sējas rudzi (*Secale cereale* L.) ir graudzāļu dzimtas suga. Atkarībā no šķirnes var būt viengadīgi vai divgadīgi augi. Sējas rudzi ir sāls jutīga suga. Darbā izmantota šķirne 'Askari', sēklas ievāktas 2017. gada augustā Zs Mazkūpeņi, Vilces pagastā, Jelgavas novadā.

Ļaunā gundega (*Ranunculus sceleratus* L.) ir viengadīgs vai divgadīgs gundegu dzimtas lakstaugs. Augstums variē no 10 līdz 60 cm, stublājs ir dobs, lapas nedaudz sukulentas, dalītas, plūksnu forma olveidīga. Ūdenī augošiem augiem piezemes lapas ir garos kātos, lapu plātnes gulošas uz ūdens virsmas. Ziedi ir bāli dzelteni, auglis ir riekstiņu kopauglis, tam raksturīga cilindriskā forma. Svaigas visas auga daļas ir indīgas. Sastopama mitrās vietās gan sāļos, gan nesāļos biotopos – jūras piekrastē pludmales zemākajās un mitrākajās daļās, mitrās pļavu ieplakās, dīķos, vecupēs. Plaši izplatīta suga Eirāzijā un Ziemeļamerikā, Latvijā bieži izplatīta. Sēklas ievāktas 2018. gada augustā pārmitrā jūras piekrastē Salacgrīvā.

Blīvā skābene (*Rumex confertus* Willd.) ir daudzgadīgs sūreņu dzimtas lakstaugs. Var izaugt līdz 150 cm augstumam. Lapas forma ir garenī olveidīga. Zedkopas ir šauras, blīvas. Aug upju krastos, atmatās, kultivētos zālajos, ceļmalās, auglīgās nezālienēs. Sastopama Austrumeiropā, Latvijā ir adventīva suga (Latvijas daba^a 2019). Sēklas ievāktas 2018. gada vasarā sausā dīķa krastmalā Salaspilī.

Krastmalas skābene (*Rumex hydrolapathum* Huds.) ir daudzgadīgs sūreņu dzimtas lakstaugs. Var izaugt 100 – 200 cm augstumā. Apakšējās lapas ir ļoti lielas (garums 60 cm, platums 25 cm), plati eliptiskas, mala gluda, gals spīcs. Lapas kāta garums sasniedz trešdaļu līdz pusi no lapas garuma. Ziedkopa ir skraja, ar daudziem zariem. Aug ūdenstilpju krastos, grāvjos, applūstošos pļavu pazeminājumos. Galvenokārt Eiropā sastopama suga, Latvijā sastopama nereti visā teritorijā (Latvijas daba^b 2019). Sēklas ievāktas 2018. gada augustā jūras ietekmētā mitrējā Mērsragā.

Garlapu skābene (*Rumex longifolius* DC.) ir daudzgadīgs sūreņu dzimtas lakstaugs. Var izaugt 60 – 120 cm augstumā. Lapas ir plati lancetiskas (garums 10 – 40 cm, platums 3 – 12 cm), trīs līdz četras reizes garākas nekā platas. Ziedkopai plati piramidāla forma, blīvs

zarojums. Aug pļavās un atmatās, ceļmalās, nezālienēs, ūdenstilpju krastos. Sastopama Eirāzijas ziemeļu daļā, Latvijā retumis visā teritorijā (Latvijas daba^c 2019). Sēklas ievāktas 2018. gada augustā oļainā pludmalē Monti, Sāremā salā Igaunijā.

Jūrmalas skābene (*Rumex maritimus* L.) ir daudzgadīgs sūreņu dzimtas lakstaugs. Var izaugt 15 – 60 cm augstumā. Lapas ir lineāri lancetiskas (garums 6 – 20 cm, platums 0,5 – 20 cm), plātnes mala ir gluda, viļņaina, gals smails, lapas kāts ir īss. Stublājs no pamatnes bagātīgi zaro. Ziedkopa ir ļoti blīva, lapaina. Aug mitrās vietās jūras piekrastē, ūdenstilpju krastos. Sastopama Eirāzijā un Ziemeļamerikā, Latvijā nereti tikai jūras piekrastē (Latvijas daba^d 2019). Sēklas ievāktas 2018. gada augustā oļainā pludmalē Ohesārē, Sāremā salā, Igaunijā.

2.2. Audzēšanas metodes un apstākļi

Darbā izmantoja divu veidu augu audzēšanas metodes. Sējas rudzus audzēja ruļļu hidroponikā slēgtā 50 L caurspīdīgā plastmasas konteinerā 16 h fotoperiodā (no 6:00 līdz 22:00), 22 ± 2 °C temperatūrā, 90% relatīvajā mitrumā, $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gaismā.

Ļauno gundegu un skābenes audzēja augsnes substrātā veģetācijas traukos siltumnīcā 16 h fotoperiodā (no 6:00 līdz 22:00), $20/15 \pm 2$ °C (diena/nakts) temperatūrā, 70% relatīvajā mitrumā.

2.3. Ūdens kultūru iekārtošana un novākšana

Na un K sāļu ietekmi uz sējas rudzu augšanu un jonu uzkrāšanos pārbaudīja divos eksperimentos. Pirmajā eksperimentā iekārtoja Na un K hlorīda un sulfāta un, papildus šiem sāļiem, arī Mg hlorīda un sulfāta variantus pieaugošā koncentrācijā līdz 200 mM, papildus iekārtoja polietilēnglikola (PEG4000) variantu kā osmotiskā potenciāla kontroli (1. tabula). Otrajā eksperimentā iekārtoja dažādu Na sāļu variantus 200 mM koncentrācijā vai 100 mM koncentrācijā (1. tabula). Kontrole abos eksperimentos bija dejonizēts ūdens. Pirmo eksperimentu lielā variantu skaita dēļ sadalīja divos eksperimentos.

Rudzu sēklas 7 min sterilizēja 50% ACE šķīdumā, pēc tam sēklas 10 reizes pa 5 min skaloja dejonizētā ūdenī. Pēc skalošanas sēklas novietoja uz dejonizētā ūdenī samērcēta autoklāvēta filtrpapīra, kas ieklāts atbilstoša izmēra 2 h 60 °C karsētā traukā, pārklāja divas kārtas filtrpapīra un noslēdza trauku. Sēklas diedzēja 2 dienas 20 °C tumsā. Pēc divām dienām, kad koleoptiles garums bija aptuveni 1 cm garumā, iekārtoja ruļļu hidroponikas eksperimentu. Uz dejonizētā ūdenī samitrinātas 5 × 30 cm lielas filtrpapīra loksnes uzlika 10 sēklas. Sēklas izvēlējās pēc iespējas vienādā izmērā un koleoptiles un sakņu lielumā. Filtrpapīru satina rullī

un lika dejonizētā ūdenī caurspīdīgā 500 mL konteinerā. Katram eksperimentālajam variantam sagatavoja šādus piecus ruļļus, uz katru variantu kopā sanāca 50 rudzu dīgstu. Pirms sēklu diedzēšanas, vadoties pēc dīgtspējas izmēģinājuma rezultātiem, aprēķināja kopējo nepieciešamo sēklu skaitu. Ģenētiskās variācijas dēļ, kas izpaudās nevienādā dīgšanas ātrumā, diedzēties lika 2 reizes lielāku sēklu daudzumu.

Kad sagatavoja visiem variantiem vajadzīgo ruļļu skaitu, tos pa pieciem ielika 200 mL katra varianta šķīdumā 500 mL caurspīdīgā konteinerā, tos salika 50 L lielos konteineros, kurus aiztaisīja ar vāku un novietoja audzēšanas plauktā.

1. tabula.

Secale cereale eksperimentu varianti

Table 1.

Experimental variants of *Secale cereale*

1. eksperiments		2. eksperiments		
Variants	Koncentrācija, mM	Variants	Anjona veids	Koncentrācija, mM
Kontrole	-	Kontrole	-	-
NaCl	10, 25, 50, 100, 200	NaCl	hlorīds	200
KCl	10, 25, 50, 100, 200	CH ₃ COONa	acetāts	200
MgCl ₂	10, 25, 50, 100, 200	NaHCO ₃	hidrogēnkarbonāts	200
Na ₂ SO ₄	10, 25, 50, 100, 200	Na ₂ CO ₃	karbonāts	100
K ₂ SO ₄	10, 25, 50, 100, 200	Na ₂ SO ₄	sulfāts	100
MgSO ₄	10, 25, 50, 100, 200	Na ₂ SO ₃	sulfīts	100
PEG 4000	8, 16, 32, 64, 128	Na ₂ B ₄ O ₇	tetraborāts	100
		Na ₂ MoO ₄	molibdāts	100
		Na ₂ HPO ₄	hidrogēnfosfāts	100

Dīgstus audzēja 7 dienas, pēc tam eksperimentu novāca. Abos eksperimentos mērīja katra varianta visu dīgstu 1. un 2. lapas garumu. Pirmajā eksperimentā noteica kopējo dīgsta masu, kopā nosvēra viena ruļļa visus dīgstus. Otrajā eksperimentā nosvēra atsevišķi koleoptili, saknes, abas lapas, pēc tam dīgstu daļas žāvēja 48 h 60 °C, nosvēra dīgstu daļu sauso masu, tālāk paraugus izmantoja jonu un elektrovadītspējas noteikšanai. Nepilnīgi attīstījušos dīgstus mērījumos neizmantoja.

2.4. Veģetācijas eksperimentu iekārtošana, uzturēšana un likvidēšana

Ļaunās gundegas un visu skābeņu sēklas diedzēja un dīgstus sāļu apstrādei sagatavoja vienā veidā. Sēklas diedzēja aptuveni 1 cm biezā Biolan dārza melnzemē caurspīdīgos aizveramos konteineros. Pirms sēklu diedzēšanas konteinerus dezinficēja ar 96% etilspirtu, 30

min noturēja ultravioletajā starojumā, melnzemi un dejonizēto ūdeni melnzemes mitrināšanai autoklāvēja. Sēklas dīdēja 2 nedēļas 16 h fotoperiodā 20/15°C (diena/nakts) temperatūrā. Aiztaisītie konteineri uzturēja patstāvīgu 90% relatīvo mitrumu. Pēc 2 nedēļām dīgļus pārstādīja 200 mL lielos iepriekš 24 h 60 °C karsētos plastmasas veģetācijas traukos, ko piepildīja ar iepriekš 24 h 60 °C karsētu Biolan dārza melnzemi, kas mitrināta ar dejonizētu ūdeni. Veģetācijas traukus ievietoja 20 L aiztaisāmos plastmasas konteineros, kurus novietoja siltumnīcā. Divas nedēļas augus audzēja un pakāpeniski aklimatizēja zemākam relatīvajam mitrumam (70%). Pēc tam pārstādīja atbilstoša lieluma veģetācijas traukos. Ļaunās gundegas augus pārstādīja 500 mL lielos veģetācijas traukos, skābeņu sugas pārstādīja 1 L lielos veģetācijas traukos. Pārstādīšanu veica Biolan dārza melnzemes un kvarca smilšu (Saulkalne) maisījumā attiecībā 3:1. Šo maisījumu samitrināja ar dejonizētu ūdeni attiecībā 5:1. Divas nedēļas pēc pārstādīšanas sāka apstrādi ar sāļiem (2. un 3. tabula). Lai neizraisītu osmotisko šoku, 2 nedēļu laikā pakāpeniski palielināja sāļu koncentrāciju līdz attiecīgajai kopējai koncentrācijai. Nitrītu variantu skābeņu augiem to sliktā stāvokļa dēļ vienu apstrādes reizi izlaida, tādēļ šajos variantos galējā Na un K koncentrācija bija divas reizes mazāka nekā pārējos variantos. Augu skaits skābeņu sugām uz katru variantu dīgļu trūkuma dēļ nedaudz atšķīrās. Krastmalas, garlapu, jūrmalas skābenei uz katru variantu bija divi līdz trīs atkārtojumi, blīvajai skābenei uz katru variantu bija viens augs. Ļaunajai gundegai uz katru variantu bija pieci atkārtojumi.

Augus pēc vajadzības aplēja ar dejonizētu ūdeni, nodrošinot, ka veģetācijas trauki patstāvīgi atradās ūdenī. Ik pēc divām nedēļām augus aplēja ar Kristalona barības šķīdumu. Koncentrētu šķīdumu 125 g uz 1 L ūdens atšķaidīja dejonizētā ūdenī koncentrācijā 5 mL uz 1 L. Katram augam uzlēja 200 mL šķīduma.

Eksperimentu ar ļauno gundegu novāca 2 nedēļas pēc pēdējās apstrādes ar sāļiem. Atsevišķi nosvēra dzīvās un sausās lapas, saknes skaloja un arī nosvēra. Augu daļas žāvēja 72 h 60 °C, tad nosvēra to sauso masu. Sausos paraugus tālāk izmantoja jonu un elektrovadītspējas noteikšanai.

Eksperimentu ar skābenēm novāca 7. nedēļā pēc pēdējās apstrādes ar sāļiem. Skābeņu lapas dalīja atsevišķi pa to veidiem, ieguva katra veida lapu svaigo masu un skaitu. Lapu dalījums pamatojas uz to vecumu, lielumu un fizioloģisko nozīmi. Atsevišķi atdalīja saknes, kuras bija izaugušas veģetācijas trauka ārpusē, pārējās saknes izskaloja, nosusināja, nosvēra atsevišķi abu sakņu veidus. Lapas un saknes žāvēja 72 h 60 °C, tad nosvēra to sauso masu. Sausos paraugus tālāk izmantoja jonu un elektrovadītspējas noteikšanai.

2. tabula.

Ranunculus sceleratus eksperimenta varianti

Table 2.

Experimental variants of *Ranunculus sceleratus*

Variants	Me, g	Mola masa, g	Viela, g L ⁻¹	Koncentrācija, mM
Kontrole	0	0	0	0
NaCl	4	58.5	10.2	174.36
KCl	6.8	74.5	11.1	148.99
NaNO ₃	4	85	14.8	174.12
KNO ₃	6.8	101	17.6	174.26
NaNO ₂	4	69	12.00	173.91
KNO ₂	6.8	85	14.8	174.12
Na ₂ CO ₃	4	106	9.2	86.79
K ₂ CO ₃	6.8	138	11.3	81.88

3. tabula

Rumex sp. eksperimentu varianti.

Table 3.

Experimental variants of *Rumex* sp.

Variants	Me, g	Mola masa, g	Viela, g L ⁻¹	Koncentrācija, mM
0	0	0	0	0
NaCl	4	58.5	10.2	174.36
KCl	6.8	74.5	11.1	148.99
NaNO ₃	4	85	14.8	174.12
KNO ₃	6.8	101	17.6	174.26
NaNO ₂	2	69	6.0	86.96
KNO ₂	3.4	85	7.4	87.06

2.5. Hlorofila koncentrācijas noteikšana

Hlorofila kopējo koncentrāciju noteica tikai skābeņu sugām nedēļu pirms eksperimenta novākšanas. Hlorofila koncentrāciju noteica ar hlorofilmetru CCM-300 (Opti-Sciences). Koncentrāciju noteica visiem atkārtojumiem, trijām no fizioloģiski aktīvākajām lapām ar hlorofilmetra sensoru veica divus mērījumus.

2.6. Jonu un elektrovadītspējas noteikšana

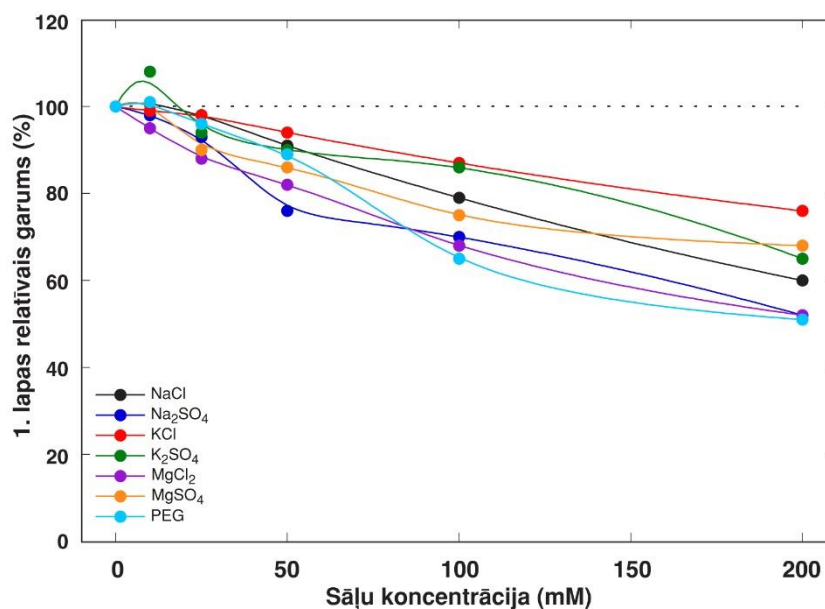
Na⁺ un K⁺ jonu koncentrācijas un elektrovadītspējas (EC) noteikšanai izmantoja Horiba LAQUAtwin mērītājus. Sausos paraugus homogēni saberza. No šīs masas paņēma 0.2 g, pievienoja nedaudz kvarca smilšu, saberza ar piestu porcelāna tīgelī, pēc tam 1 min ekstrāģēja 10 mL dejonizēta ūdens, nofiltrēja un 400 μL ekstrakta iepildīja mērītājos. Katram ekstraktam mērījumus veica divos atkārtojumos.

Sējas rudziem iesvēra 0.05 g parauga, pievienoja nedaudz kvarca smiltis, porcelāna tīgelī saberza ar piestu, pēc tam 1 min ekstrāģēja 5 mL dejonizēta ūdens. Tālākās darbības veica tāpat kā pārējām sugām.

3. REZULTĀTI

3. 1. Na un K sāļu ietekme uz *Secale cereale* augšanu un jonu uzkrāšanos

Secale cereale lapu garums un svaigā masa izmainījās Na, K, Mg sāļu un to koncentrāciju ietekmē.



3.1. attēls. *Secale cereale* 1. lapas relatīvais garums atkarībā no sāls veida un koncentrācijas attiecībā pret kontroli (d. H₂O), PEG ir osmotiskā potenciāla kontrole.

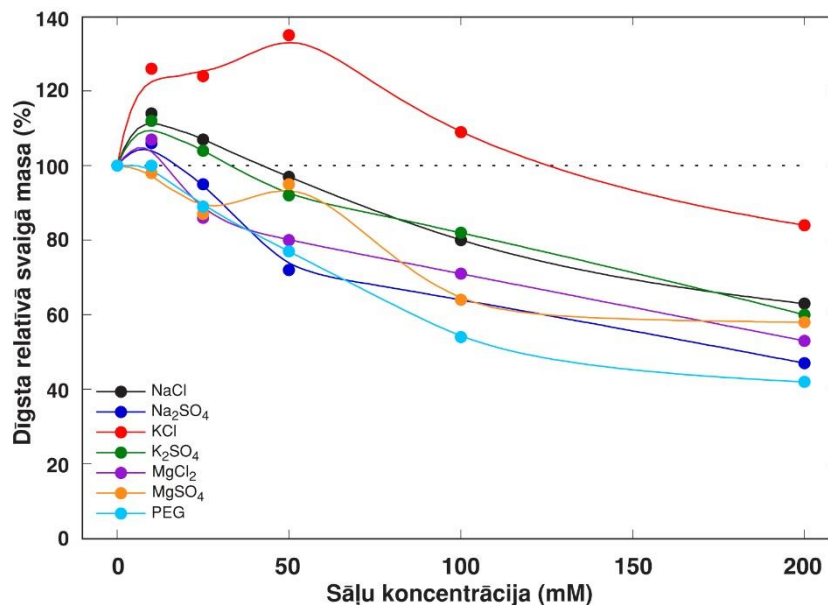
Figure 1. Relative length of *Secale cereale* 1st leaf depending on the type of salt and its concentration in relation to control (d. H₂O), PEG is a control of osmotic potential.

Pieaugot šķīduma sāļu koncentrācijai, samazinājās 1. lapas garums (1. attēls). Šo sakarību novēroja visu sāļu variantos, izņemot 100 mM K₂SO₄ un Na₂SO₄ variantu. Jau 25 mM sāļu koncentrācijā visu sāļu variantos 1. lapas garums bija mazāks nekā kontrolei. Tikai K₂SO₄ 10 mM koncentrācijas ietekmē 1. lapas garums pieauga, salīdzinot ar kontroli.

Salīdzinot sāļu anjona ietekmi uz 1. lapas garumu, novēroja, ka Na un K sulfātu ietekmē bija mazāks lapas garums nekā hlorīdu ietekmē. Mg gadījumā bija otrādi – hlorīda ietekmē mazāks lapas garums nekā sulfāta ietekmē. Novēroja arī sāļu katjona ietekmi uz 1. lapas garumu. Kopumā KCl ietekmē bija lielāks lapas garums nekā citu sāļu apstrādes ietekmē. Nākamais variants ar lielāko 1. lapas garumu bija K₂SO₄, tad NaCl un tad MgSO₄ variants. Mazākais 1. lapas garums bija Na₂SO₄ un MgCl₂ variantā.

Koncentrācijās līdz 50 mM daļai sāļu variantu lapas garums vēl bija mazāks nekā PEG – osmotiskā potenciāla kontroles – variantā, bet 100 un 200 mM koncentrācijā neviena sāļa ietekmē lapas garums nebija mazāks kā PEG variantā.

Rezultāti par 2. lapas garuma izmaiņām sāļu ietekmē (nav attēlots) bija diezgan līdzīgi 1. lapas garuma izmaiņām. Tikai KCl variantā līdz 50 mM koncentrācijai novēroja 2. lapas garuma pieaugumu, salīdzinot ar kontroli.



2. attēls. *Secale cereale* dīgsta relatīvā svaigā masa atkarībā no sāls veida un koncentrācijas attiecībā pret kontroli (d. H₂O), PEG ir osmotiskā potenciāla kontrole.

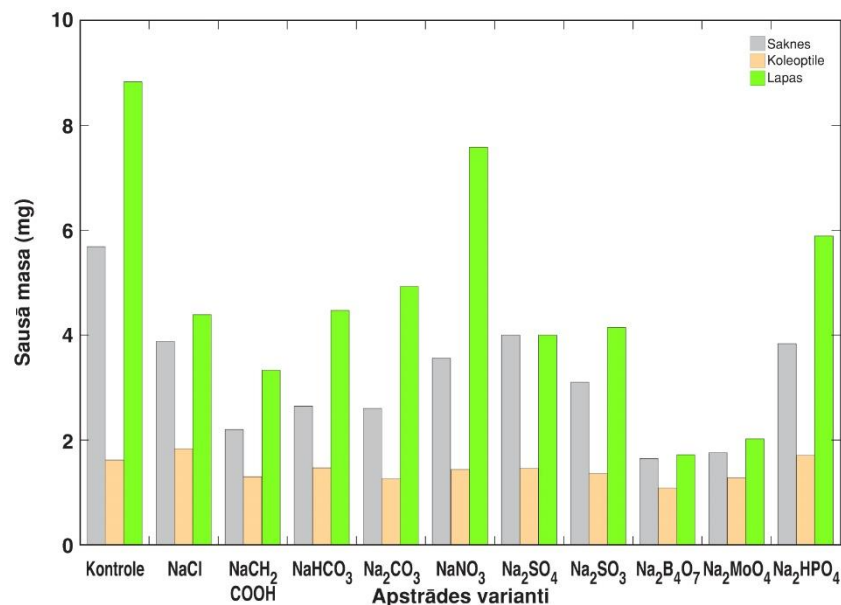
Figure 2. Relative fresh mass of *Secale cereale* idle depending on the type of salt and its concentration in relation to control (d. H₂O), PEG is a control of osmotic potential.

Salīdzinot ar kontroli, mazākajā, tas ir, 10 mM, sāļu koncentrācijā visos variantos, izņemot MgSO₄ un PEG, novēroja *Secale cereale* dīgsta svaigās masas pieaugumu (2. attēls), 25 mM sāļu koncentrācijā dīgsta svaigās masas pieaugumu novēroja KCl, K₂SO₄ un NaCl variantā. Augstākās koncentrācijās visos variantos, izņemot KCl, novēroja dīgsta svaigās masas samazinājumu. Tikai 200 mM koncentrācijā arī KCl ietekmē dīgsta svaigā masa samazinājās, salīdzinot ar kontroli.

Gan anjona, gan katjona ietekme līdzīgi kā 1. lapas garuma rezultātos izpaudās arī sausās masas rezultātos. Sulfātu ietekmē Na un K gadījumā dīgstu svaigā masa bija mazāka nekā hlorīdu ietekmē. Mg gadījumā sulfāta un hlorīda ietekmi nevarēja viennozīmīgi novērtēt. Dažās koncentrācijās hlorīda variantā bija zemāka masa, dažās – sulfāta variantā.

PEG variantā visās koncentrācijās bija mazāka dīgsta svaigā masa nekā sāļu variantos, izņemot 50 mM Na₂SO₄, 10 un 25 mM MgSO₄, 25 mM MgCl₂ variantus.

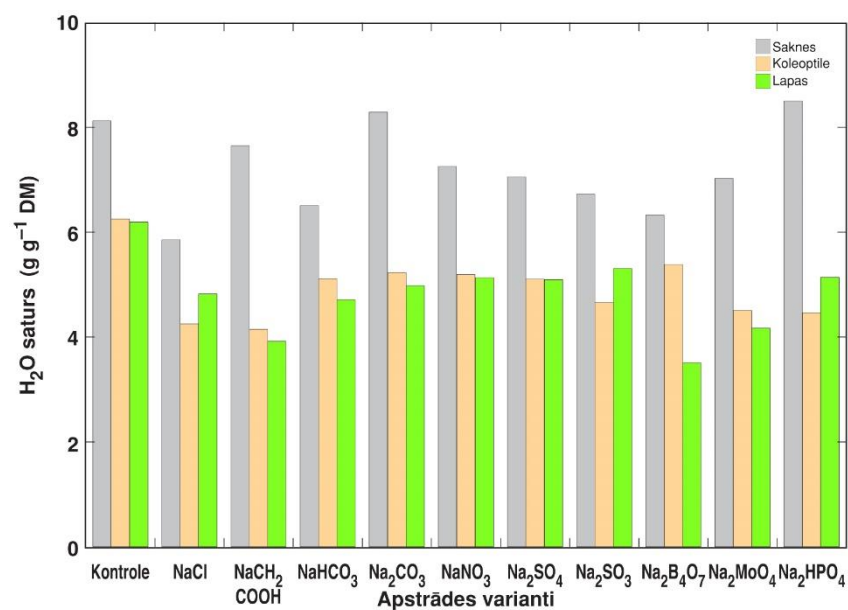
Secale cereale augšanas izmaiņas Na sāļu ietekmē atšķirās dažādos augu orgānos (3. attēls). Na sāļu ietekmē neizmainījās koleoptiles sausā masa, bet visos Na sāļu apstrādes variantos bija mazāka sakņu un lapu sausā masa nekā kontrolē.



3. attēls. *Secale cereale* dīgsta daļu sausā masa atkarībā no Na sāls veida, kontrole ir d. H₂O.

Figure 3. Dry mass of parts of *Secale cereale* idle depending on the type of Na salt, control is d. H₂O.

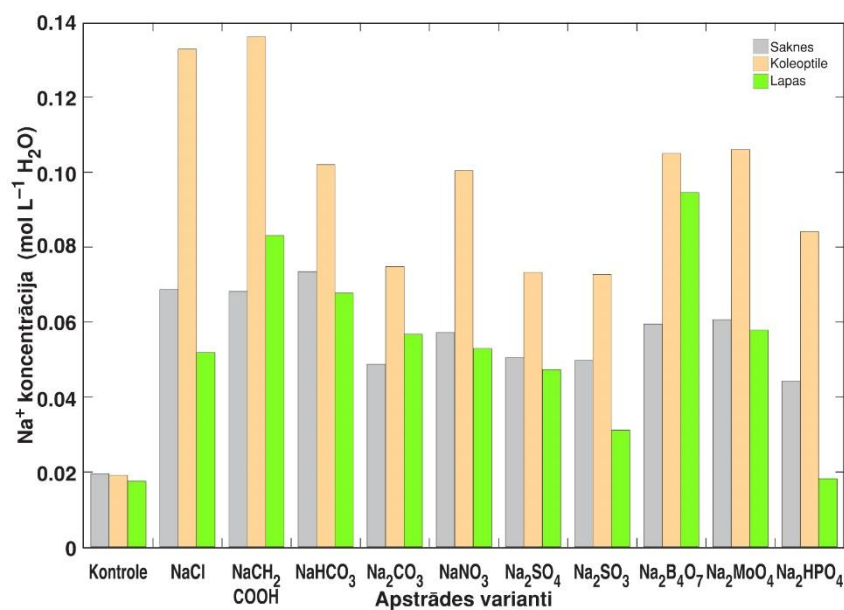
Vismazāk lapu sausā masa samazinājās NaNO₃ un Na₂HPO₄ variantā – attiecīgi 1,1 un 1,5 reizes, salīdzinot ar kontroli, visvairāk lapu sausā masa samazinājās Na₂B₄O₇ un Na₂MoO₄ variantā – aptuveni 4 reizes, salīdzinot ar kontroli. Vēl salīdzinoši maza lapu sausā masa bija NaCH₂COOH variantā, tā samazinājās 2,5 reizes, salīdzinot ar kontroli. Pārējos Na sāļu apstrādes variantos lapu sausā masa samazinājās aptuveni 2 reizes, salīdzinot ar kontroli. Vismazākā sakņu sausā masa arī bija Na₂B₄O₇ un Na₂MoO₄ variantā – aptuveni 3 reizes mazāka, salīdzinot ar kontroli. Pārējos variantos sakņu sausās masas samazinājums variēja ap 1,5 reizēm, salīdzinot ar kontroli.



4. attēls. H₂O saturs *Secale cereale* dīgsta daļās atkarībā no Na sāls veida, kontrole ir d. H₂O.

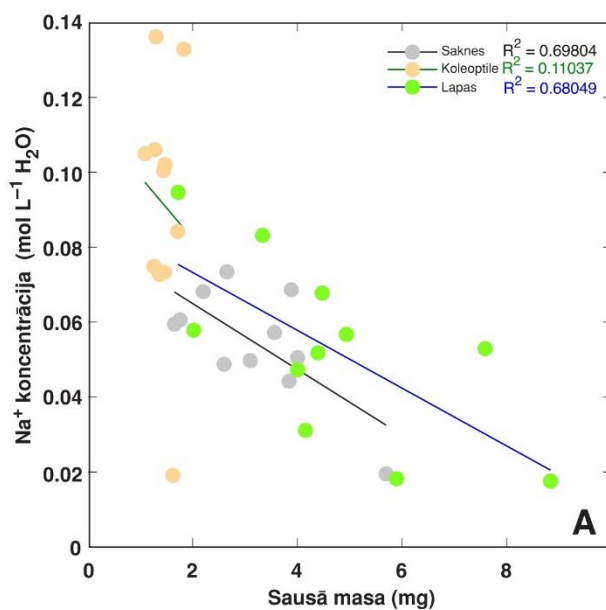
Figure 4. H₂O content in part of *Secale cereale* idle depending on the type of Na salt, control is d. H₂O.

Na sāļu ietekmē samazinājās ūdens saturs lapās un koleoptilē (4. attēls). Mazākais ūdens saturs lapās bija tajos Na sāļu variantos, kuros bija mazākā lapu sausā masa – Na₂B₄O₇, Na₂MoO₄ un NaCH₂COOH variantā. Pārējos sāļu variantos ūdens saturs lapās bija ļoti līdzīgs. Ūdens saturs saknēs Na₂CO₃ un Na₂HPO₄ variantā nedaudz pieauga, salīdzinot ar kontroli. Pārējos variantos ūdens saturs saknēs bija mazāks nekā kontrolē, NaCl variantā tas bija vismazākais, bet izmaiņas bija nelielas, salīdzinot ar citiem variantiem.



5. attēls. Na⁺ koncentrācija *Secale cereale* dīgsta daļās atkarībā no Na sāls veida, kontrolē ir d. H₂O.

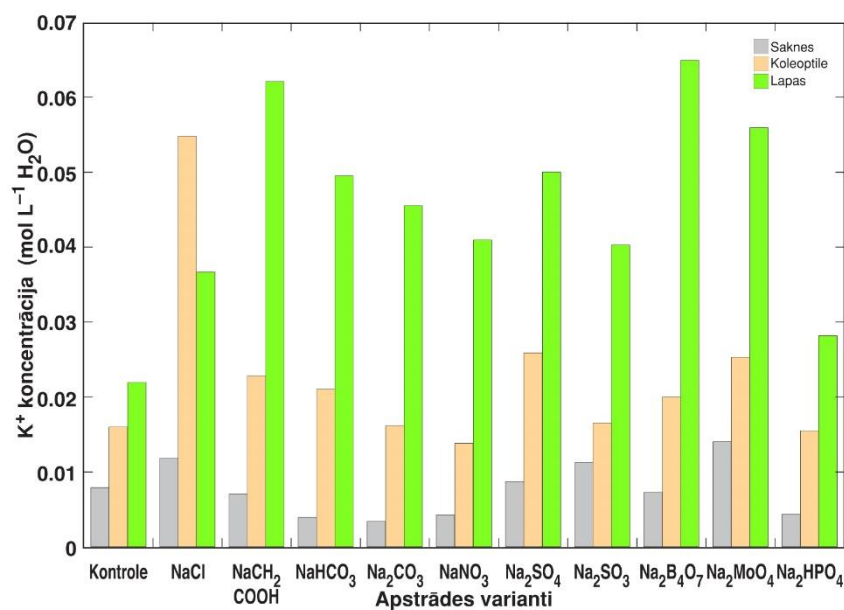
Figure 5. Na⁺ concentration in parts of *Secale cereale* idle depending on the type of Na salt, control is d. H₂O.



6. attēls. Korelācija starp Na⁺ koncentrāciju *Secale cereale* dīgstu daļās un to sauso masu.

Figure 6. Correlation between Na⁺ concentration in *Secale cereale* idles parts and their dry mass.

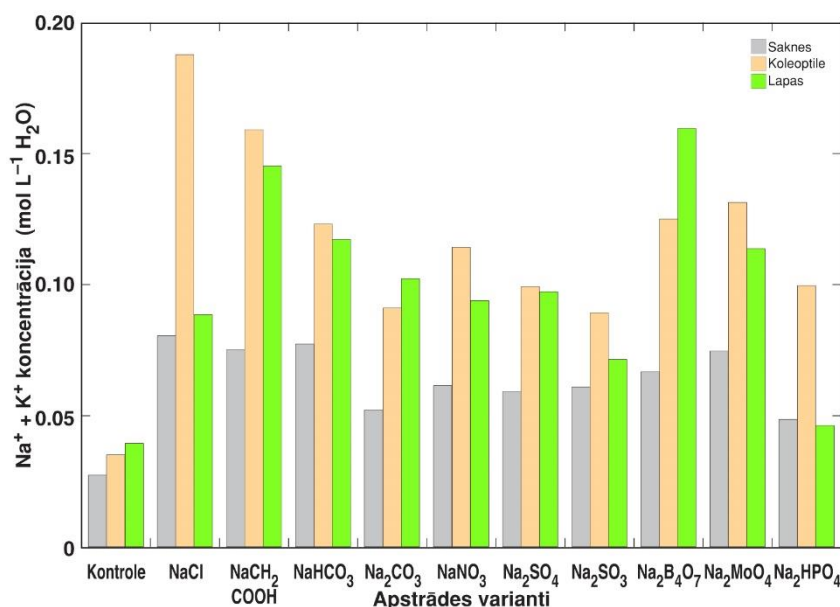
Dažādu Na sāļu ietekmē izmainījās Na⁺ koncentrācija visos auga orgānos (5. attēls). Lielākā Na⁺ koncentrācija bija koleoptilē. Koleoptilē un lapās novēroja krasākās Na⁺ koncentrācijas izmaiņas starp Na sāļu variantiem, saknēs šīs izmaiņas bija nelielas. Saknēs un lapās varēja novērot augstu negatīvu korelāciju starp Na⁺ koncentrāciju un sauso masu (6. attēls). Koleoptilē šādu korelāciju nenovēroja.



7. attēls. K⁺ koncentrācija *Secale cereale* dīgsta daļās atkarībā no Na sāls veida, kontrole ir d. H₂O.

Figure 7. K⁺ concentration in parts of *Secale cereale* idle depending on the type of Na salt, control is d. H₂O.

Dažādos Na sāļu apstrādes variants izmainījās K⁺ koncentrācija augu orgānos (7. attēls). Lielākā K⁺ koncentrācija bija lapās (izņemot NaCl variantu), mazākā saknēs. Lielākās K⁺ koncentrācijas lapās bija variantos ar vismazāko lapu sauso masu – NaCH₂COOH, Na₂B₄O₇ un Na₂MoO₄ variantā.

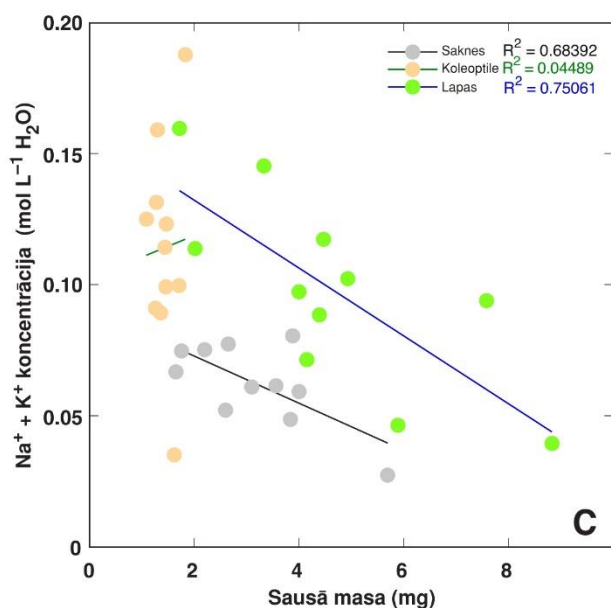


8. attēls. Na⁺ un K⁺ kopējā koncentrācija *Secale cereale* dīgsta daļās atkarībā no Na sāls veida, kontrole ir d. H₂O.

Figure 8. K⁺ concentration in parts of *Secale cereale* idle depending on the type of Na salt, control is d. H₂O.

Kopējā N⁺ un K⁺ koncentrācija variēja Na sāļu variantos (8. attēls). Mazākā koncentrācija bija saknēs, lielākā koncentrācija atšķīrās Na sāļu apstrādes variantos – pārsvarā koleoptilē, dažos variantos lapās. Saknēs un lapās novēroja negatīvu korelāciju starp kopējo Na un K jonu

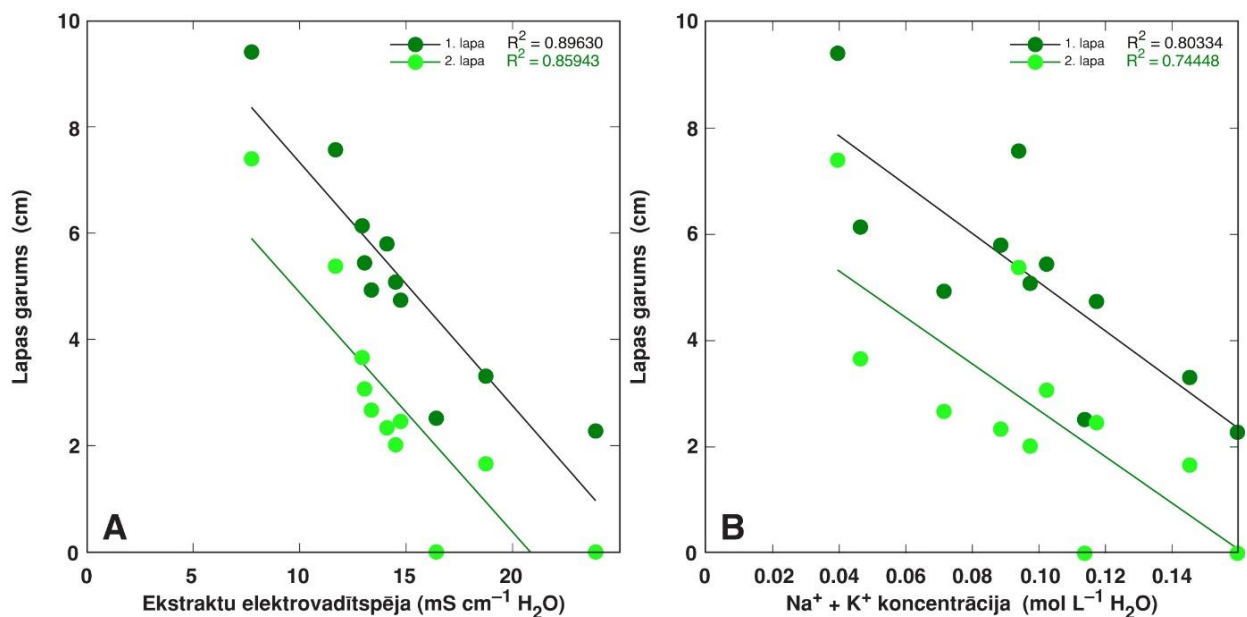
koncentrāciju un sauso masu (9. attēls). Negatīvu korelāciju novēroja arī starp kopējo jonu koncentrāciju un 1. un 2. lapas garumu (10. attēls B).



9. attēls. Korelācija starp Na⁺ un K⁺ kopējo koncentrāciju *Secale cereale* dīgstu daļās un to sauso masu .

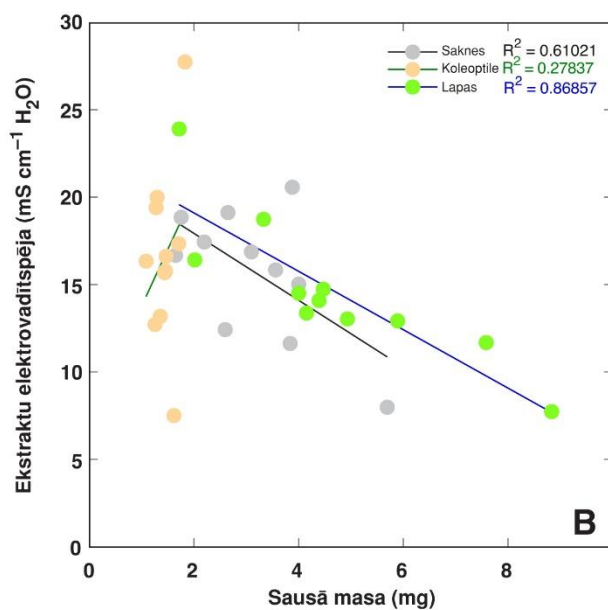
Figure 9. Correlation between Na⁺ and K⁺ common concentration in parts of *Secale cereale* idles and their dry mass.

Ekstraktu elektrovadītspēja atšķirās Na sāļu variantos (nav attēlots). Ar elektrovadītspēju novēroja līdzīgas korelācijas kā ar kopējo Na⁺ un K⁺ koncentrāciju. Negatīvu korelāciju novēroja starp elektrovadītspēju un 1. un 2. lapas garumu (10. attēls A). Negatīvu korelāciju novēroja arī starp ekstrakta elektrovadītspēju un sakņu un lapu sauso masu (11. attēls).



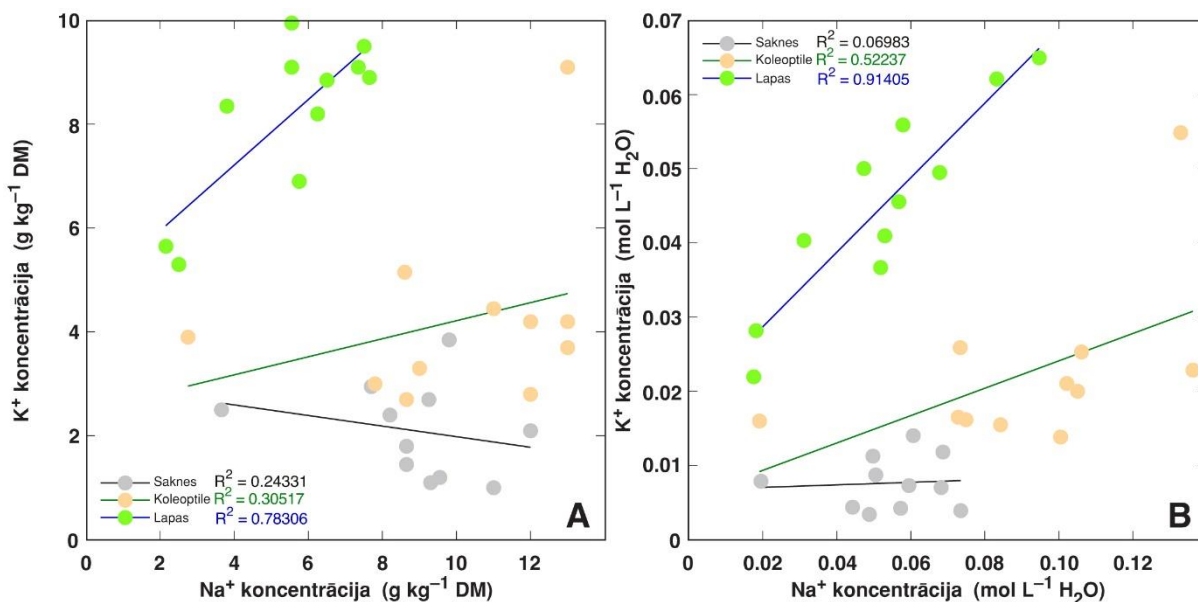
10. attēls. Korelācija starp *Secale cereale* lapu ekstraktu elektrovadītspēju un lapu garumu (A) un korelācija starp Na⁺ un K⁺ kopējo koncentrāciju *Secale cereale* lapās un lapu garumu .

Figure 10. Correlation between electrical conductivity of *Secale cereale* leaves extract and length of leaves (A) and correlation between Na⁺ and K⁺ common concentration in *Secale cereale* leaves and length of leaves (B).



11. attēls. Korelācija starp *Secale cereale* dīgstu daļu ekstraktu elektrovadītspēju un to sauso masu .

Figure 11. Correlation between electrical conductivity of parts of *Secale cereale* idles and their dry mass.



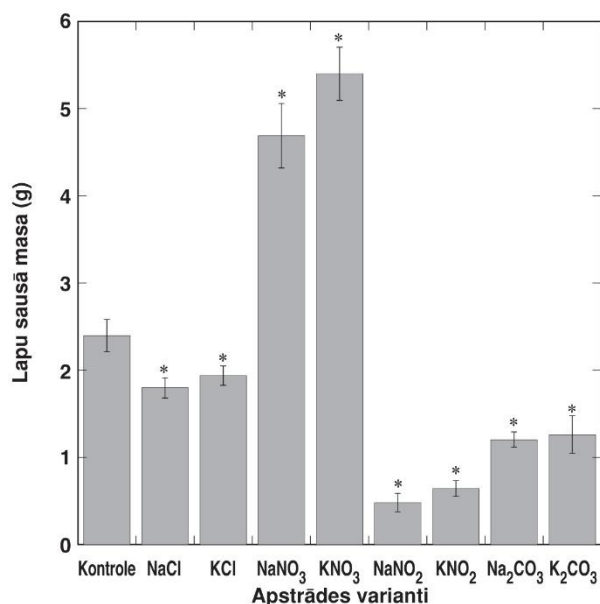
12. attēls. Korelācija starp Na⁺ koncentrāciju un K⁺ koncentrāciju *Secale cereale* dīgstu daļās, g kg⁻¹ DM (A), mol L⁻¹ DM (B).

Figure 12. Correlation between Na⁺ concentration and K⁺ concentration in parts of *Secale cereale* idles, g kg⁻¹ DM (A), mol L⁻¹ DM (B).

Pieaugot Na⁺ koncentrācijai *Secale cereale* lapās un koleoptilē, pieauga arī K⁺ koncentrācija (12. attēls). Lapās šī korelācija bija augsta, koleoptilē zema (12. att. A). Korelācija pieauga, jonu saturu izsakot no koncentrācijas sausajā masā uz koncentrāciju ūdens saturā dīgstu daļās (12. attēls B). Koleoptilē korelācija pieauga no zemas uz vidēju.

3.2. Na un K sāļu ietekme uz *Ranunculus sceleratus* augšanu un jonu uzkrāšanos

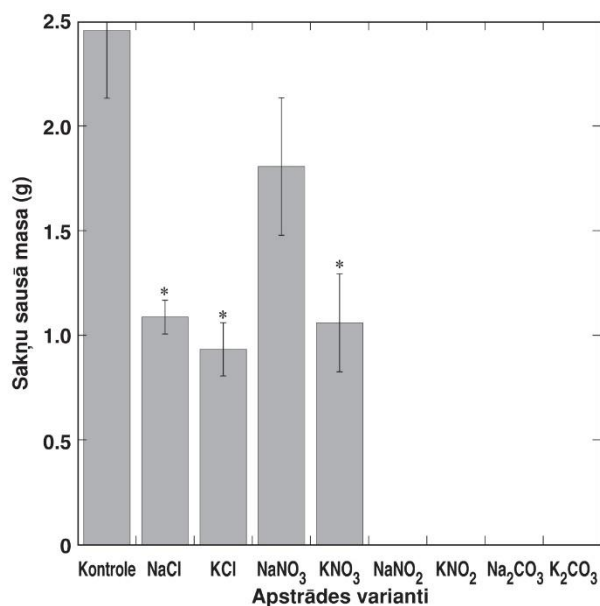
Eksperimentā ar *Ranunculus sceleratus* pārbaudīja, kā atšķiras Na un K hlorīda, nitrāta, nitrīta un karbonāta ietekme uz augu augšanu, jonu uzkrāšanos. Eksperimenta novākšanas laikā augi nitrītu un karbonātu variantos jau bija aizgājuši bojā, tāpēc rezultātos redzamas tikai šo variantu lapu sausās masas un jonu koncentrācijas tikai sausajās lapās.



13. attēls. *Ranunculus sceleratus* lapu sausā masa atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 13. Dry mass of *Ranunculus sceleratus* leaves depending on the type of Na or K salt.

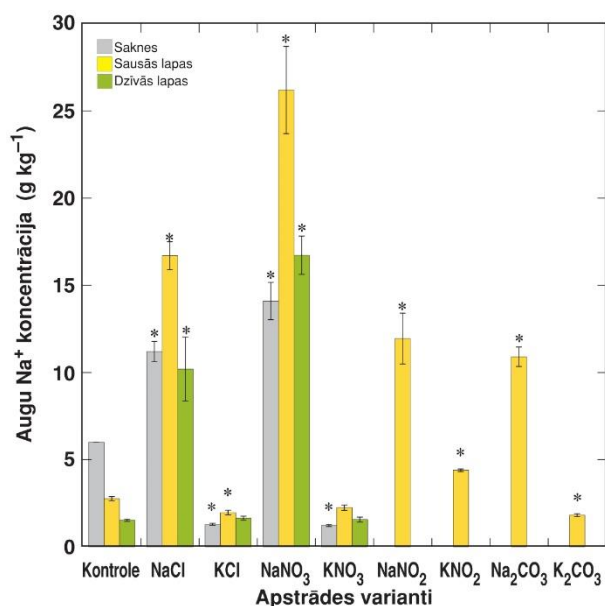
Ranunculus sceleratus lapu sausās masas rezultātos novēroja, ka visu sāļu variantos sausā masa būtiski izmainījās, salīdzinot ar kontroli (13. attēls). Starp Na un K sāļiem visos variantos novēroja ļoti nelielas atšķirības, bet būtiskas izmaiņas bija starp nitrātiem, nitrātiem, hlorīdiem un karbonātiem. Hlorīdu, nitrātu un karbonātu variantos lapu sausā masa bija būtiski mazāka, salīdzinot ar kontroli. No šiem variantiem mazākā masa bija nitrātu variantos – aptuveni 10 reizes mazāka nekā kontrolei, karbonātu variantiem aptuveni 2 reizes mazāka nekā kontrolei un hlorīdiem aptuveni 1,2 reizes mazāka nekā kontrolei. Nitrātu variantos lapu sausā masa bija būtiski lielāka nekā kontrolei, tā aptuveni 2,5 reizes pārsniedza kontroles lapu sauso masu.



14. attēls. *Ranunculus sceleratus* sakņu sausā masa atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 14. Dry mass of *Ranunculus sceleratus* roots depending on the type of Na or K salt.

Na un K sāļu ietekmē sakņu sausā masa samazinājās, salīdzinot ar kontroli (14. attēls). Sakņu sausā masa KCl, NaCl un KNO₃ variantā bija būtiski mazāka, salīdzinot ar kontroles variantu. Mazāka par kontroles variantu tā bija arī NaNO₃ variantā, bet izmaiņas bija statistiski nebūtiskas.

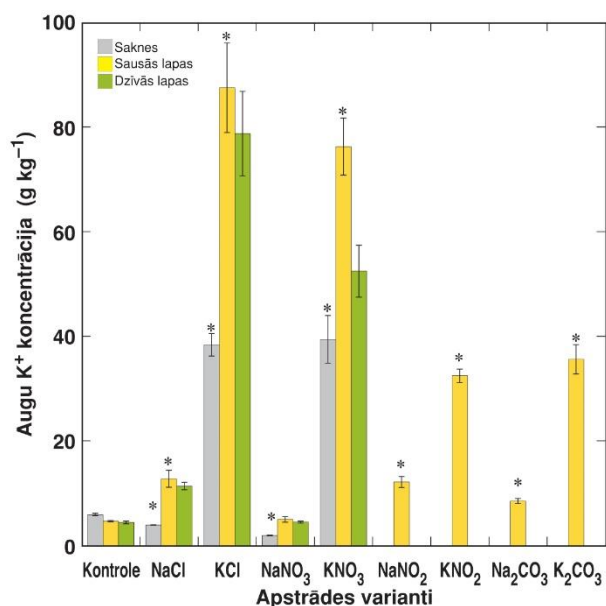


15. attēls. Na⁺ koncentrācija *Ranunculus sceleratus* auga daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 15. Na⁺ concentration in *plant parts of Ranunculus sceleratus* depending on the type of Na or K salt.

Visos Na un K sāļu apstrādes variantos lielākā Na⁺ koncentrācija bija *Ranunculus sceleratus* sausajās lapās, kontroles variantā - saknēs (15. attēls). Visos Na sāļu variantos Na⁺ koncentrācija bija statistiski būtiski lielāka nekā kontroles variantā, NaCl un NaNO₃ variantā to novēroja visās auga daļās, pārējos variantos to varēja noteikt tikai sausajās lapās. Lielākā Na⁺ koncentrācija no Na sāļu variantiem bija NaNO₃ variantā un mazākā – Na₂CO₃ variantā. Arī KNO₂ variantā Na⁺ koncentrācija sausajās lapās būtiski pārsniedza tā koncentrāciju kontroles varianta sausajās lapās. NaCl un NaNO₃ variantā arī dzīvajās lapās bija būtiski lielāka Na⁺ koncentrācija nekā kontroles variantā. KCl un KNO₂ variantā saknēs bija būtiski mazāka Na⁺ koncentrācija nekā kontroles variantā.

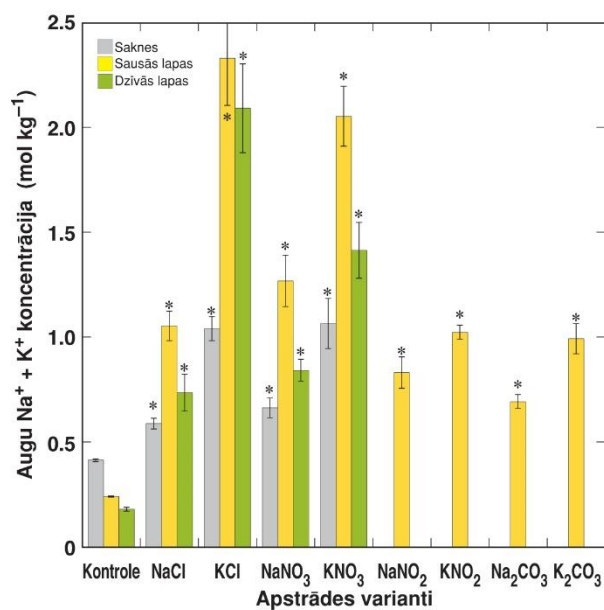
Tā kā lielākā sausā masa bija nitrātu variantos un mazākā karbonāta variantos (13. attēls), var secināt, ka augos uzņemtā Na⁺ koncentrācija nebija noteicošais faktors *Ranunculus sceleratus* augšanas kavēšanā.



16. attēls. K⁺ koncentrācija *Ranunculus sceleratus* auga daļās atkarībā no Na vai K sāls veida,.

Figure 16. K⁺ concentration in plant parts of *Ranunculus sceleratus* depending on the type of Na or K salt.

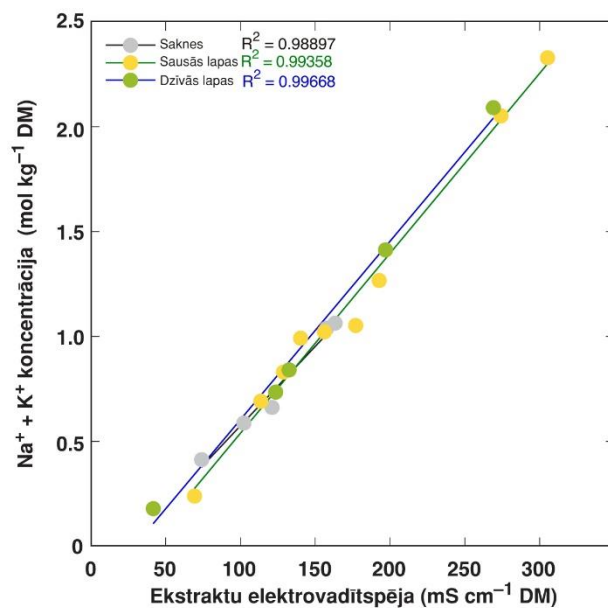
Lielākā K⁺ koncentrācija sāļu apstrādes variantos arī bija sausajās lapās (16. attēls). Bet diezgan augsta arī dzīvajās lapās, salīdzinot ar sausajām lapām, standartklūdas robežās K⁺ koncentrācija šajās lapās sakrita NaCl, KCl un kontroles variantā. Visos K sāļu apstrādes variantos un arī NaCl, NaNO₂ un Na₂CO₃ variantā sausajās lapās bija statistiski būtiski lielāka K⁺ koncentrācija nekā kontrolē. NaCl un NaNO₃ variantā saknēs K⁺ koncentrācija bija statistiski būtiski zemāka nekā kontroles variantā. Lielākā K⁺ koncentrācija bija sausajās un dzīvajās lapās KCl variantā, nedaudz mazāka KNO₃ variantā. Saknēs šajos variantos bija vienāda K⁺ koncentrācija.



17. attēls. Na⁺ un K⁺ kopējā koncentrācija *Ranunculus sceleratus* sausajās lapās, dzīvajās lapās un saknēs atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 16. Na⁺ and K⁺ common concentration in dry leaves, live leaves and roots of *Ranunculus sceleratus* depending on the type of Na or K salt.

Visos sāļu apstrādes variantos Na⁺ un K⁺ kopējā koncentrācija bija statistiski būtiski augstāka nekā kontroles variantā (17. attēls). Visos apstrādes variantos sausajās lapās bija lielākā jonu koncentrācija, bet kontroles variantā saknēs. Lielākās jonu koncentrācijas bija KCl un KNO₃ variantā, pārējos variantos ievērojami zemākas.



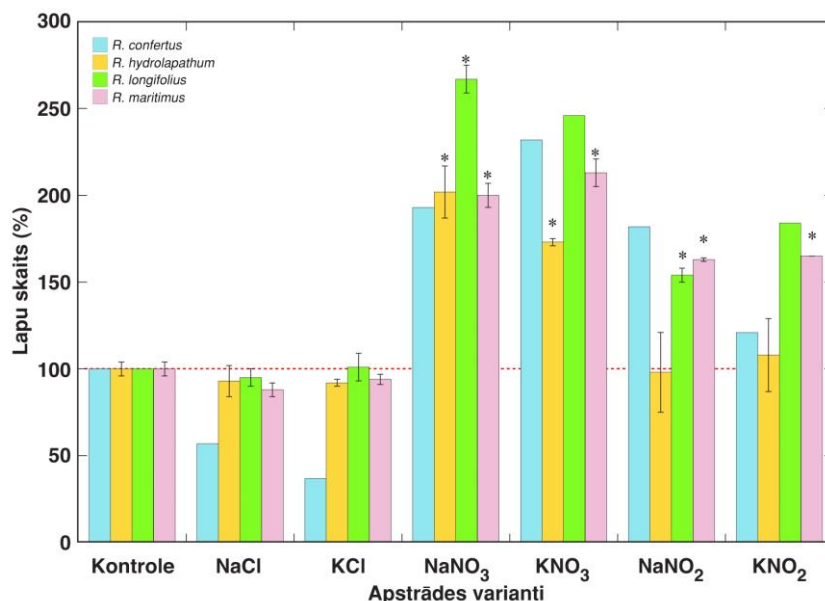
18. attēls. Korelācija starp *Ranunculus sceleratus* augu daļu ekstraktu elektrodītspēju un Na⁺ un K⁺ kopējo koncentrāciju.

Figure 18. Correlation between electric conductivity in plants parts of *Ranunculus sceleratus* and Na⁺ and K⁺ common concentration .

Visās *Ranunculus sceleratus* augu daļās novēroja ļoti augstu korelāciju starp kopējo Na⁺ un K⁺ koncentrāciju un elektrovadītspēju (18. attēls).

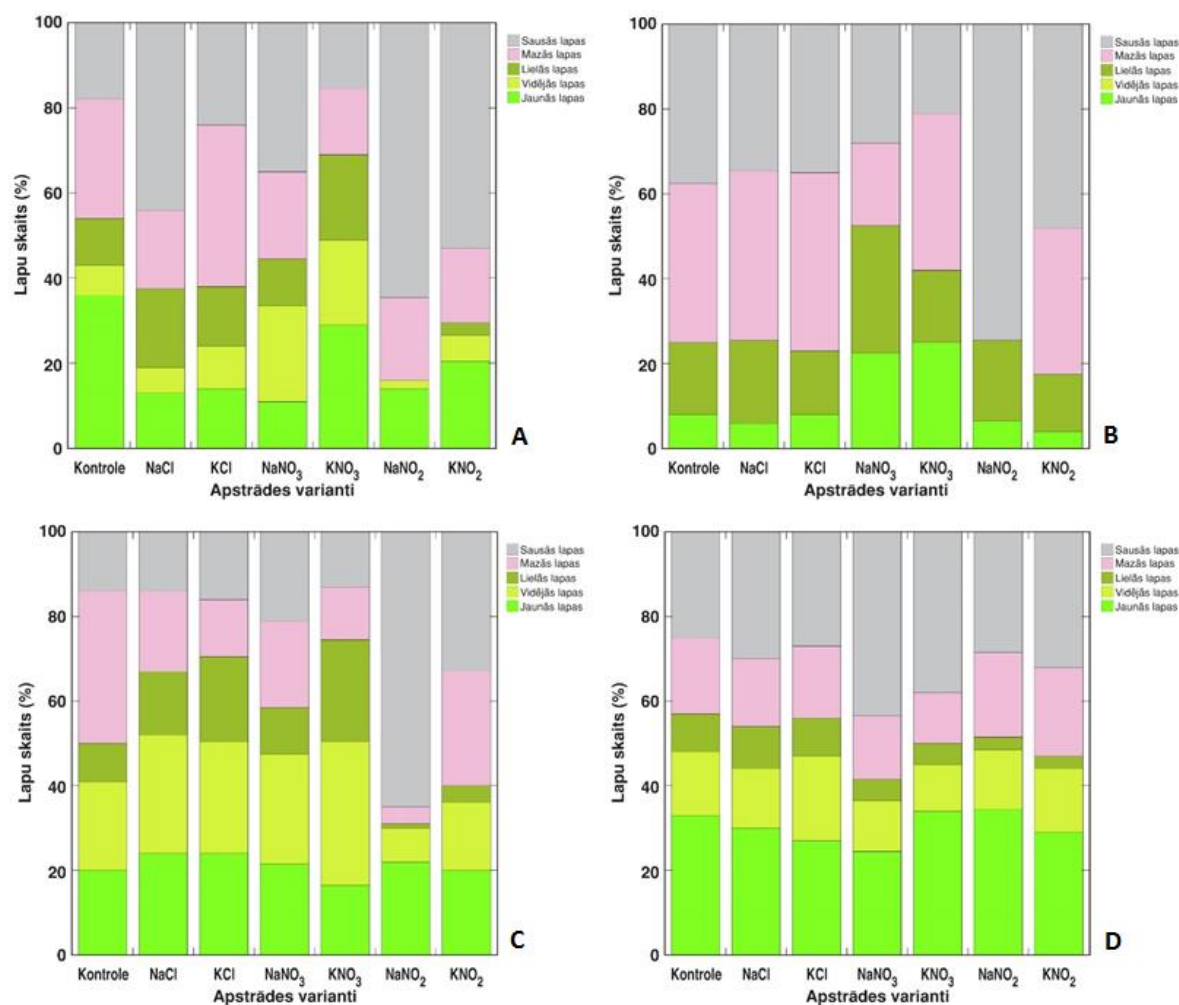
3.3. Na un K sāļu ietekme uz *Rumex* sp. sugu augšanu un jonu uzkrāšanos.

Rumex sp. sugu augšanu atšķirīgi ietekmēja dažādi Na un K sāļi. Augšanas parametru izmaiņas atšķirās starp pētītajām sugām.



19. attēls. *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius*, *R. maritimus* lapu skaits atkarībā no Na vai K sāls veida. Figure 19. Number of leaves of *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius*, *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

Rumex sp. sugu lapu skaita izmaiņas Na un K sāļu apstrādes variantos variēja starp sugām (19. attēls). Nitrātu variantos visām sugām bija lielākais lapu skaits, salīdzinot ar kontroli un citiem sāļu variantiem. Hlorīdu variantos sugām *R. hydrolapathum*, *R. longifolius*, *R. maritimus* lapu skaits nemainījās vai izmainījās nebūtiski, salīdzinot ar kontroli. *R. confertus* lapu skaits hlorīdu variantos samazinājās aptuveni divas reizes, salīdzinot ar kontroli. Nitrātu variantos bija mazāks lapu skaits nekā nitrātu variantos, bet sugām *R. longifolius*, *R. maritimus* un *R. confertus* būtiski lielāks nekā kontroles un hlorīdu variantos. Lapu skaits starp Na un K variantiem atšķirās, bet šīs izmaiņas bija nelielas un lielākoties nebija būtiskas. Vienīgi sugai *R. confertus* lapu skaits ievērojami samazinājās KNO₂ variantā, salīdzinot ar NaNO₂ variantu. Kopumā var secināt, ka anjona veidam bija lielāka ietekme uz lapu veidošanos nekā katjonam Na vai K.

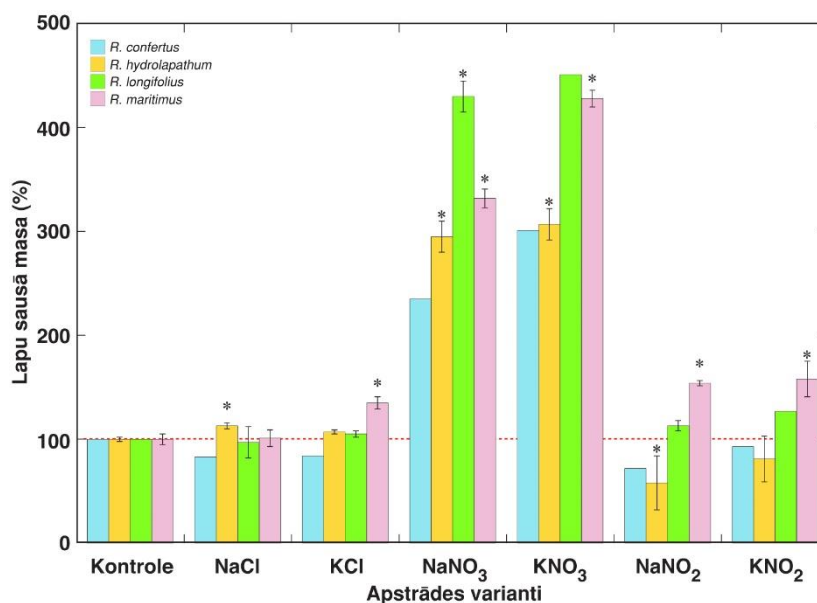


20. attēls. *R. confertus* (A), *R. hydrolapathum* (B), *R. longifolius* (C), *R. maritimus* (D) lapu skaita sadalījums pēc lapu veida % no kopējā lapu skaita atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 20. Number of leaves division by type of leaves of *R. confertus* (A), *R. hydrolapathum* (B), *R. longifolius* (C), *R. maritimus* (D) in % from whole number of leaves depending on the type of Na or K salt.

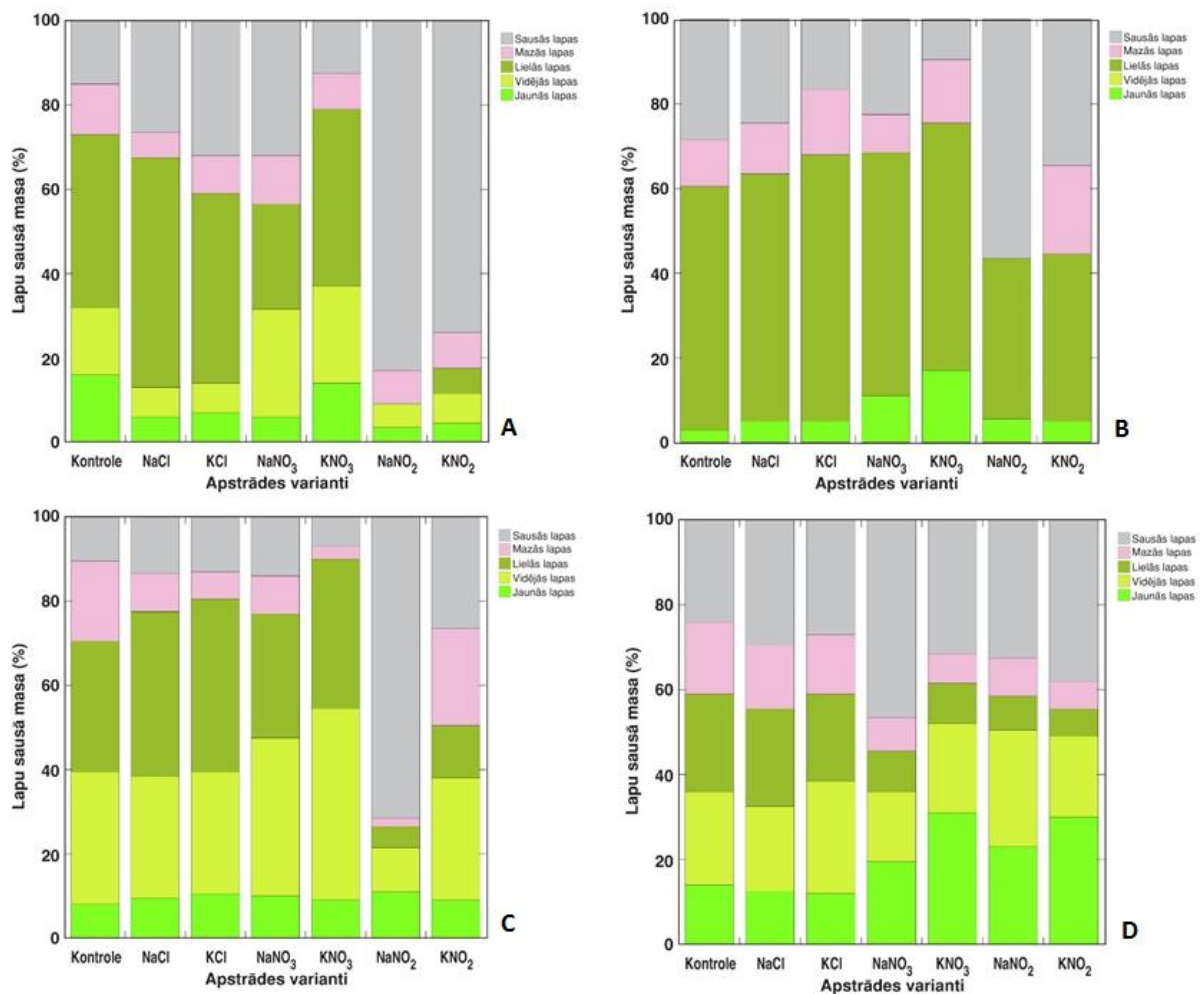
Na un K sāļu ietekmē visvairāk izmainījās sauso un jauno lapu skaita attiecība pret pārējām lapām, bet ne visās sugās (20. attēls). Salīdzinot kontroles un sāļu apstrādes variantus, *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius* visvairāk sauso lapu skaita attiecība pret pārējām lapām pieauga NaNO₂ un KNO₂ variantā. *R. confertus* abos variantos, *R. hydrolapathum* un *R. longifolius* NaNO₂ variantā sauso lapu skaits pārsniedza 50% no kopējā augs lapu skaita. *R. confertus* arī NaCl, KCl un NaNO₃ variantā pieauga sauso lapu skaita attiecība pret pārējām lapām. Arī *R. maritimus* pieauga sauso lapu skaita attiecība pret citām lapām, bet visvairāk, salīdzinot ar kontroli, NaNO₃ un KNO₃ variantā, nevis NaNO₂ un KNO₂ variantā kā pārējām sugām. *R. confertus* visos sāļu apstrādes variantos, salīdzinot ar kontroli, samazinājās jauno lapu skaita attiecība pret pārējām lapām. *R. hydrolapathum* NaNO₃ un KNO₃ variantā, salīdzinot ar kontroli, gandrīz trīs reizes pieauga jauno lapu skaita attiecība pret pārējo lapu skaitu, pārējos sāļu apstrādes variantos tā bija aptuveni tāda pati kā kontroles variantā. *R. longifolius* un *R.*

maritimus sāļu apstrādes ietekmē jauno lapu skaita attiecība pret pārējām lapām izmainījās ļoti minimāli.



21. attēls. *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius*, *R. maritimus* lapu skaits atkarībā no Na vai K sāls veida.
 Figure 21. Number of leaves of *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius*, *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

Rumex sp. sugu lapu sausās masas izmaiņas Na un K sāļu apstrādes variantos variēja starp sugām (21. attēls). Nitrāta variantos visām sugām bija lielākā lapu sausā masa, salīdzinot ar kontroli un pārējiem sāļu apstrādes variantiem. *R. longifolius* NaNO₃ un KNO₃ variantā un KNO₃ variantā arī *R. maritimus* tā aptuveni četras reizes pārsniedza kontroles lapu sauso masu, citām sugām – trīs un mazāk reizi. Hlorīda variantos lapu sausā masa bija vienāda ar kontroli vai izmainījās nedaudz. *R. hydrolapathum* NaCl variantā un *R. maritimus* KCl variantā bija neliels būtisks lapu sausās masas pieaugums, salīdzinot ar kontroli. Tikai *R. confertus* sugai lapu sausā masa samazinājās, salīdzinot ar kontroli. Nitrīta variantos tikai *R. maritimus* statistiski būtiski pieauga lapu sausā masa, salīdzinot ar kontroli. NaNO₃ variantā *R. confertus* un *R. hydrolapathum* lapu sausā masa būtiski samazinājās, salīdzinot ar kontroli.

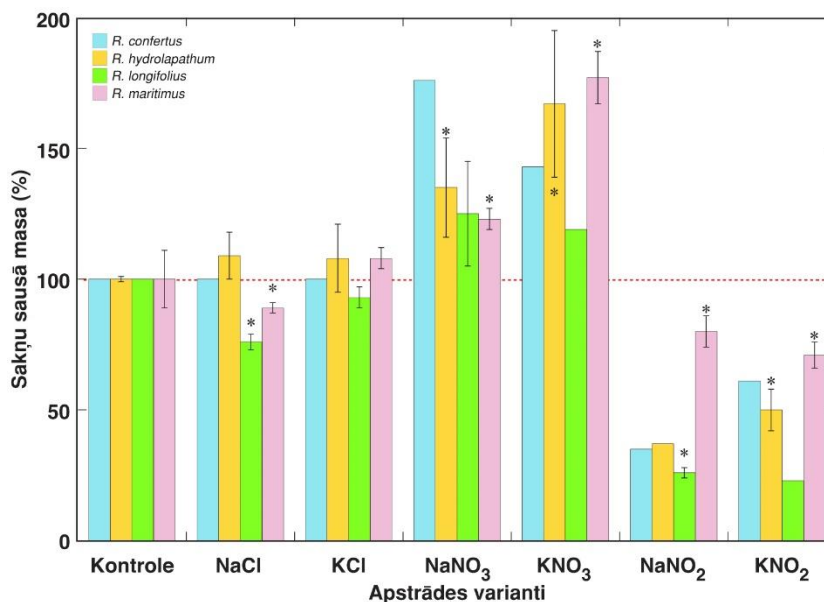


22. attēls. *R. confertus* (A), *R. hydrolapathum* (B), *R. longifolius* (C), *R. maritimus* (D) lapu veidu sadalījums % no kopējās lapu sausās masas atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 22. Type of leaves division of *R. confertus* (A), *R. hydrolapathum* (B), *R. longifolius* (C), *R. maritimus* (D) in % from whole dry mass of leaves in depending on the type of Na or K salt.

Lapu veidu sausās masas sadalījums Na un K sāļu variantos atšķīrās starp sugām (22.attēls). Visās sugās nitrīta variantos, salīdzinot ar kontroli, pieauga sauso lapu masas attiecība pret pārējo lapu masu. Visvairāk tā pieauga *R. confertus*, NaNO₂ variantā veidojot vairāk nekā 80% no visas kopējās lapu sausās masas. Arī *R. longifolius* un *R. hydrolapathum* tā ievērojami pieauga, vismazāk tā pieauga *R. maritimus*, kur NaNO₃ variantā sauso lapu masa pat bija lielāka nekā abos nitrīta variantos. *R. longifolius* visos variantos, izņemot NaNO₂ variantu, bija mazāka sauso lapu masa nekā citās sugās. Lielo un vidējo lapu īpatsvars atšķīrās katrai sugai. *R. hydrolapathum* vispār nebija fizioloģiski vidējo lapu, un lielās lapas visos variantos, izņemot nitrīta variantus, veidoja lielāko daļu no kopējās lapu sausās masas. *R. confertus* jauno lapu sausās masas attiecība pret pārējo lapu masu, salīdzinot ar kontroli, ievērojami samazinājās visos sāļu apstrādes variantos, izņemot KNO₃ variantu, kamēr citām sugām Na un K sāļu apstrādes variantos jauno lapu sausās masas attiecība pret pārējo lapu sauso masu pieauga vai nemainījās. *R. hydrolapathum* jauno lapu sausās masas attiecība ievērojami

pieauga tikai nitrātu variantos, *R. maritimus* gan nitrātu, gan nitrītu variantos. *R. longifolius* jauno lapu sausās masas attiecība pret pārējo lapu sauso masu nemainījās sāļu apstrādes ietekmē. *R. maritimus* visos sāļu variantos bija lielāka jauno lapu masas attiecība pret pārējām lapām nekā citām sugām.



23. attēls. *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius*, *R. maritimus* sakņu sausā masa atkarībā no Na vai K sāls veida.

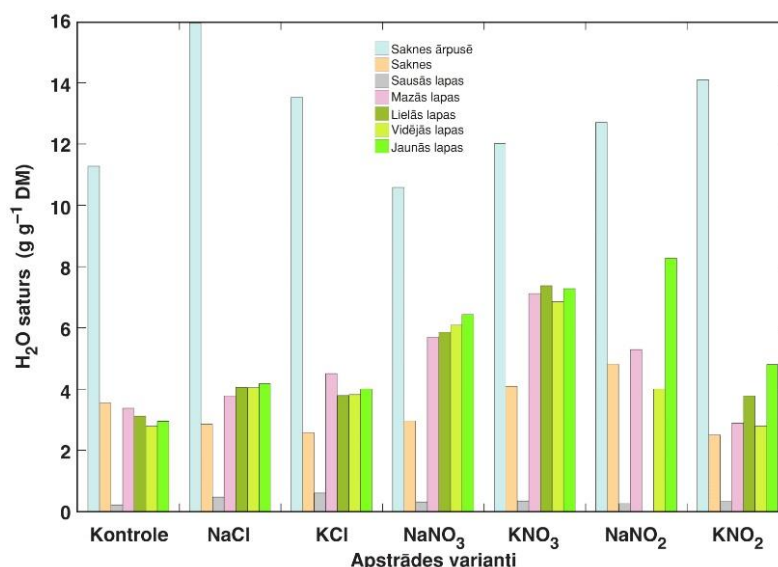
Figure 23. Dry mass of roots of *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius*, *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

Sakņu sausās masas izmaiņas Na un K sāļu ietekmē variēja starp sugām (23. attēls). Sakņu sausā masa hlorīda variantos vismazāk izmainījās, salīdzinot ar kontroli. Nitrāta un nitrīta variantos sakņu sausās masas izmaiņas, salīdzinot ar kontroli, ir daudz lielākas. Nitrāta variantos sakņu sausā masa būtiski pieauga visās sugās, salīdzinot ar kontroli. *R. maritimus* un *R. hydrolapathum* tā bija augstāka KNO₃ variantā, bet *R. confertus* – NaNO₃ variantā. Nitrīta variantos visās sugās sakņu sausā masa būtiski samazinājās, salīdzinot ar kontroli. *R. maritimus* tā samazinājās vismazāk. *R. confertus* un *R. hydrolapathum* sakņu sausā masa lielāka bija KNO₂ nekā NaNO₃ variantā.

Salīdzinot augšanas parametru rezultātus, var secināt, ka augšanu kavējoša vai stimulējoša ietekme Na un K sāļu apstrādē vairāk bija atkarīga no anjona. Bet šīs ietekmes lielums atšķīrās starp sugām. Visām sugām nitrāta varianti stimulēja augšanu, bet lapu un sakņu masas un lapu skaita pieaugums atšķīrās starp sugām. Hlorīdu ietekme atšķīrās starp sugām un augšanas parametriem. Kopumā hlorīdu variantos augu masa un lapu skaits vismazāk izmainījās, salīdzinot ar kontroli. *R. confertus* hlorīdu variantos pārsvarā visos parametros bija vislielākais augšanas samazinājums, salīdzinot ar citām sugām. Nitrītu augšanu stimulējoša vai kavējoša ietekme, salīdzinot ar kontroli, atšķīrās starp sugām. Visām sugām nitrītu ietekmē

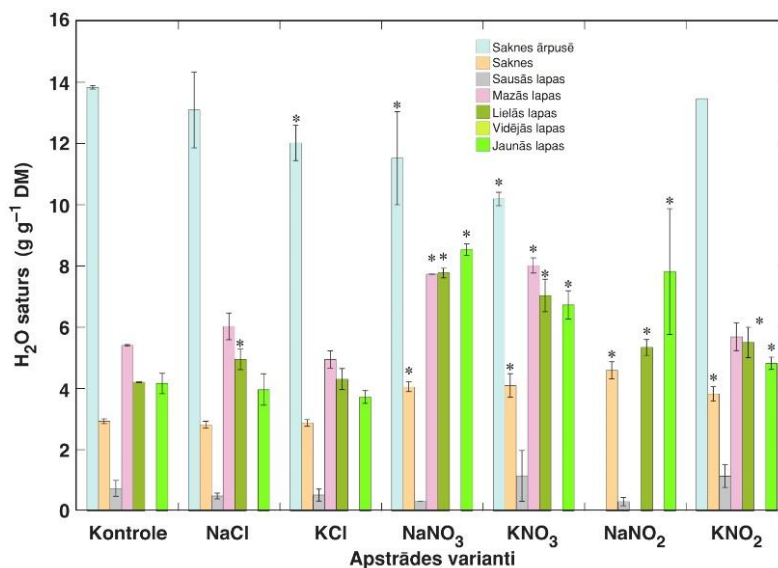
pieauga lapu skaits, *R. hydrolopathum* šis pieaugums bija vismazākais. *R. longifolius* un *R. maritimus* nitrītu ietekmē pieauga lapu sausā masa, *R. hydrolopathum* un *R. confertus* – samazinājās. Visām sugām nitrītu ietekmē samazinājās sakņu sausā masa. Salīdzinot sugas, kopumā labākie augšanas rādītāji nitrītu ietekmē bija *R. maritimus*.

Katjona ietekme atšķīrās starp sugām un dažādiem sāļu variantiem. Pārsvārā lielāka parametru vērtība bija K sāļa variantā, bet dažām sugām daļā variantu novēroja, ka tā bija lielāka Na sāļa variantā. Dažos gadījumos parametru vērtība nemainījās starp Na un K sāļu variantiem. Pēc augšanas parametru rezultātiem var secināt, ka gan anjona, gan katjona ietekme uz augšanu bija atkarīga arī no katras sugas individuālajām īpatnībām.



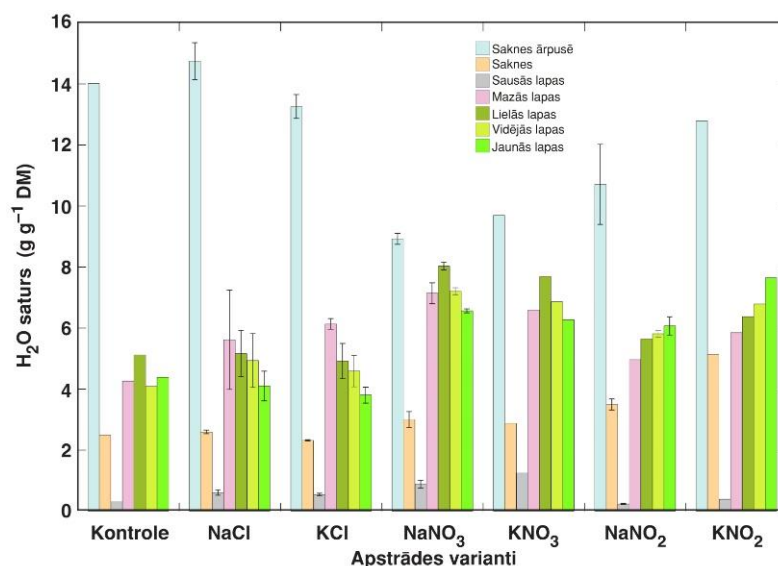
24. attēls. *R. confertus* ūdens saturs dažādās auga daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 24. Water content in different parts of plant of *R. confertus* depending on the type of Na or K salt.



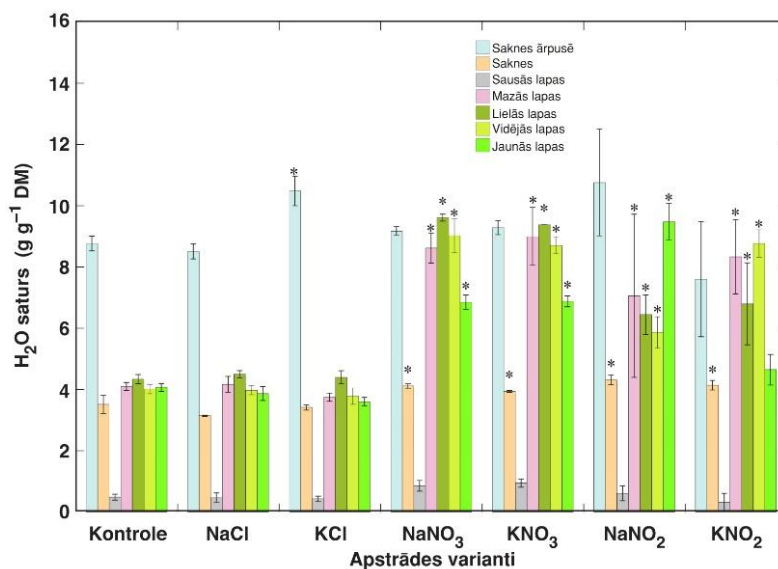
25. attēls. *R. hydrolopathum* ūdens saturs dažādās auga daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 25. Water content in different parts of plant of *R. hydrolopathum* depending on the type of Na or K salt.



26. attēls. *R. longifolius* ūdens saturs dažādās auga daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 26. Water content in different parts of plant of *R. longifolius* depending on the type of Na or K salt.

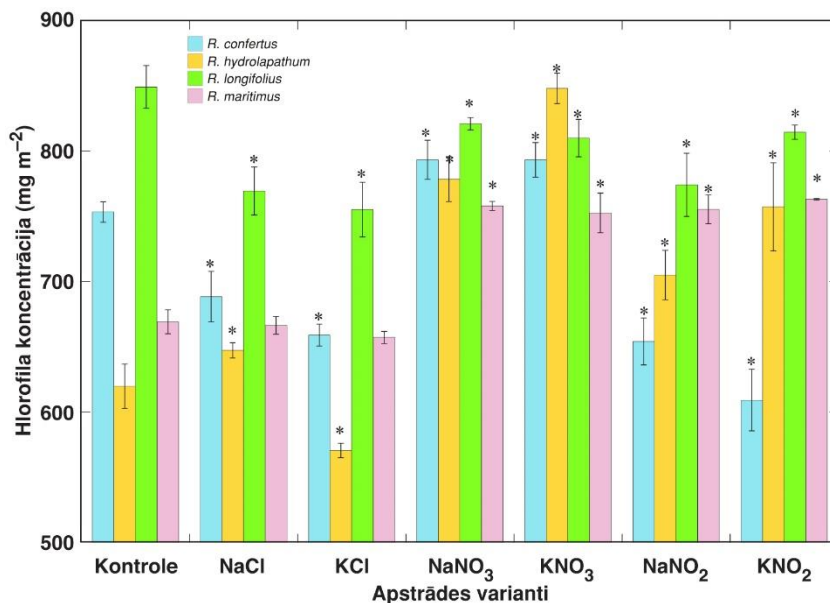


27. attēls. *R. maritimus* ūdens saturs dažādās auga daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 27. Water content in different parts of plant of *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

Na un K sāļu apstrādes ietekmē lapās ūdens saturs nemainījās vai pieauga, salīdzinot ar kontroli (24.–27. attēls). Hlorīda variantos visās sugās tas nemainījās, nitrāta variantos pieauga, nitrīta variantos nemainījās vai pieauga. Salīdzinot sugas, visvairāk izceļas *R. maritimus*, kam ūdens satura izmaiņas ievērojami atšķiras no pārējām sugām. *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius* visos variantos ārējās saknēs bija lielāks ūdens saturs nekā citās auga daļās. *R. maritimus* nitrāta un nitrīta variantos ūdens saturs ārējās saknēs bija aptuveni tāds kā dažādu veidu lapās un, lai gan kontrolē un hlorīda variantos ūdens saturs ārējās saknēs bija aptuveni divas reizes lielāks nekā citās auga daļās, tas bija ievērojami mazāks (pat līdz divām reizēm), salīdzinot ar citām sugām. *R. maritimus* lielajās, vidējās un mazajās lapās nitrāta variantos bija

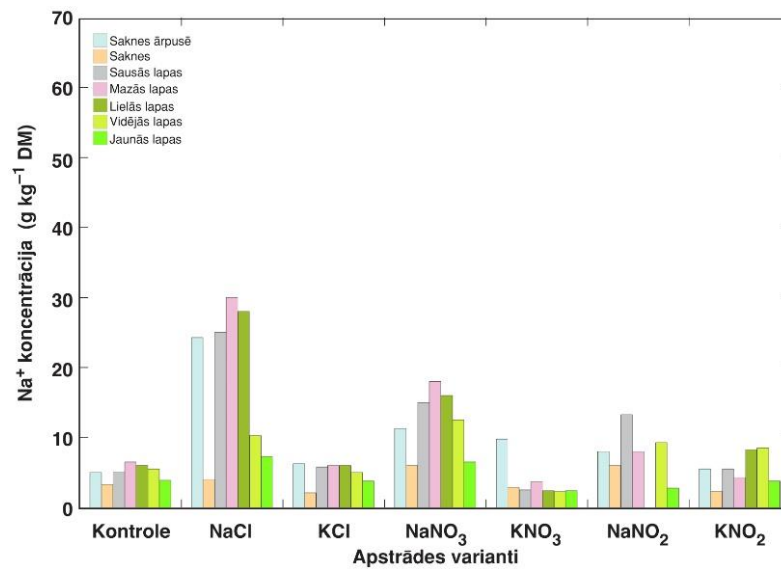
aptuveni 2,3 reizes lielāks ūdens saturs nekā kontrolē un hlorīdu variantos, šajās lapās nitrāta variantos bija lielākais ūdens saturs, salīdzinot ar citām sugām. *R. maritimus* arī nitrāta variantos bija augsts ūdens saturs, salīdzinot ar ūdens saturu kontrolē un citās sugās nitrāta variantos.



28. attēls. *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius*, *R. maritimus* hlorofila koncentrācija atkarībā no Na vai K sāls.

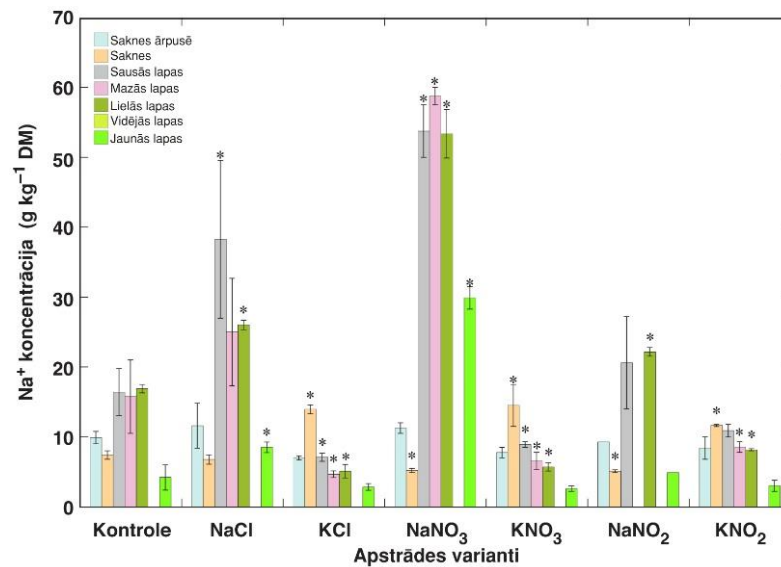
Figure 28. Chlorophyll concentration of *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius*, *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

Hlorofila koncentrācijas izmaiņas Na un K sāļu ietekmē variēja starp sugām (28. attēls). Lielākā hlorofila koncentrācija bija *R. longifolius* lapās. Visos sāļu apstrādes variantos šai sugai tā nedaudz, bet būtiski samazinājās, salīdzinot ar kontroli, bet tik un tā saglabājot lielāku koncentrāciju nekā citās sugās, izņemot KNO₃ variantu. *R. confertus* hlorīda un nitrāta variantos hlorofila koncentrācija būtiski samazinājās, salīdzinot ar kontroli, bet nitrāta variantos būtiski palielinājās. *R. hydrolapathum* nitrāta un nitrīta variantos hlorofila koncentrācija statistiski būtiski pieauga, salīdzinot ar kontroli, un gan nitrāta, gan nitrīta gadījumā K sāls variantā tā bija lielāka nekā Na variantā, bet hlorīdu gadījumā bija tieši otrādi – Na hlorīda variantā hlorofila koncentrācija statistiski būtiski pieauga, bet K hlorīda variantā būtiski samazinājās, salīdzinot ar kontroli. *R. maritimus* hlorīda variantos hlorofila koncentrācija būtiski neizmainījās, salīdzinot ar kontroli, bet nitrāta un nitrīta variantos statistiski būtiski pieauga.



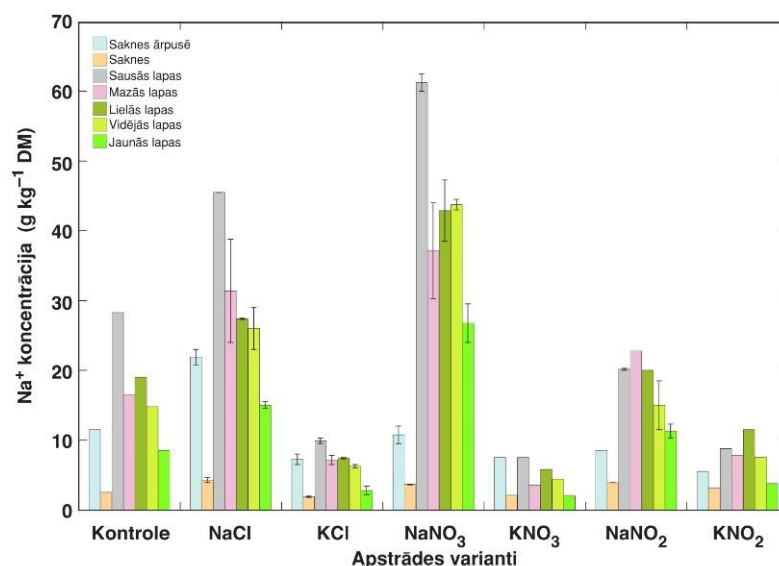
29. attēls. Na⁺ koncentrācija, g kg⁻¹ DM, *R. confertus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 29. Na⁺ concentration, g kg⁻¹ DM, in plants parts of *R. confertus* depending on the type of Na or K salt.



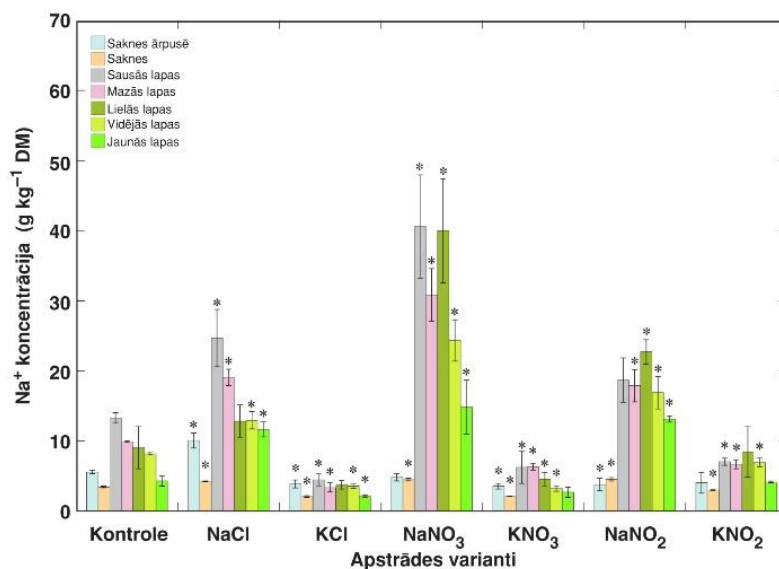
30. attēls. Na⁺ koncentrācija, g kg⁻¹ DM, *R. hydrolapathum* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 30. Na⁺ concentration, g kg⁻¹ DM, in plants parts of *R. hydrolapathum* depending on the type of Na or K salt.



31. attēls. Na⁺ koncentrācija, g kg⁻¹ DM, *R. longifolius* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 31. Na⁺ concentration, g kg⁻¹ DM, in plants parts of *R. longifolius* depending on the type Na or K salt.



32. attēls. Na⁺ koncentrācija, g kg⁻¹ DM, *R. maritimus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 32. Na⁺ concentration, g kg⁻¹ DM, in plants parts of *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

Na⁺ koncentrācija sausajā masā dažādos apstrādes variantos un augu daļās variēja starp sugām (29.- 32. attēls). Lielākās koncentrācijas izmaiņas novēroja lapās. *Rumex* sp. sugās no augu daļām vismazākā Na⁺ koncentrācija kontroles un K sāļu apstrādes variantos bija jaunajās lapās un visos variantos – saknēs (izņemot *R. hydrolapathum*). Minētajās augu daļās un variantos visās sugās bija ļoti līdzīgas koncentrācijas, un tās minimāli izmainījās Na un K sāļu ietekmē, tāpēc tālāk aprakstīto rezultātu izvērtēšanā šo augu daļu un variantu rezultātus neņēma vērā.

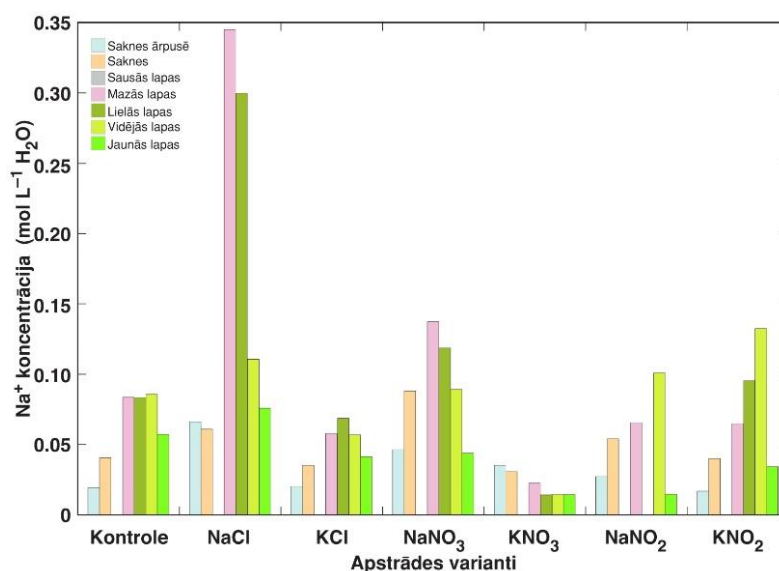
Kopumā *R. confertus* uzkrāja vismazāk Na⁺. Tikai *R. confertus* sugai lielākās Na⁺ koncentrācijas no apstrādes variantiem bija NaCl variantā, pārējām sugām – NaNO₃ variantā.

Arī kontroles un NaNO₂ variantā novēroja atšķirības starp *R. confertus* un pārējām sugām. Kontroles variantā citās sugās Na⁺ koncentrācija pārsvarā bija divas un četras reizes lielāka nekā *R. confertus*, NaNO₂ variantā – pārsvarā divas reizes lielāka nekā *R. confertus*.

R. maritimus ir nākamā no pētītajām *Rumex* sp. sugām ar mazākajām Na⁺ koncentrācijām. Visos variantos, izņemot KNO₃, tā uzkrāja mazāk Na⁺ nekā *R. longifolius* un visos variantos uzkrāja mazāk Na⁺ nekā *R. hydrolapathum*. NaCl variantā *R. maritimus* bija aptuveni divas reizes mazāka un NaNO₃ variantā aptuveni 1,5 reizes mazāka Na⁺ koncentrācija nekā *R. longifolius* un *R. hydrolapathum*. NaNO₂ variantā šajās trijās sugās bija aptuveni vienāda Na⁺ koncentrācija.

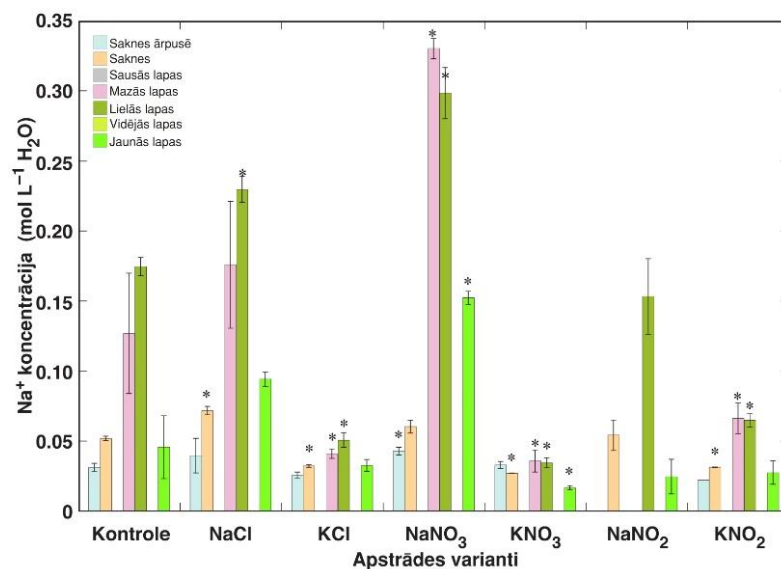
No pētītajām *Rumex* sp. sugām *R. hydrolapathum* un *R. longifolius* bija lielākās Na⁺ koncentrācijas. Abām sugām visos variantos bija ļoti līdzīgas Na⁺ koncentrācijas, izņemot dažas atšķirības. Kontrolē *R. longifolius* sausajās lapās bija par 1,5 reizēm lielāka Na⁺ koncentrācija nekā *R. hydrolapathum*. NaNO₃ variantā *R. hydrolapathum* lielajās un mazajās lapās bija 1,2 reizes lielāka Na⁺ koncentrācija nekā *R. longifolius*. K sāļu apstrādes variantos *R. hydrolapathum* lielākā Na⁺ koncentrācija bija saknēs, turpretī visās pārējās sugās, tai skaitā arī *R. longifolius*, šajos variantos saknēs bija viena no mazākajām Na⁺ koncentrācijām.

Salīdzinot Na⁺ koncentrācijas izmaiņas sugās dažādu Na sāļu ietekmē, var secināt, ka Na⁺ uzņemšana ir ļoti atkarīga no sugas individuālajām īpatnībām. Nozīme ir arī sāļa anjona veidam, par ko liecina tas, ka visās trijās sugās ar lielākajām Na⁺ koncentrācijām lapās, lielākas tās bija NaNO₃ variantā.



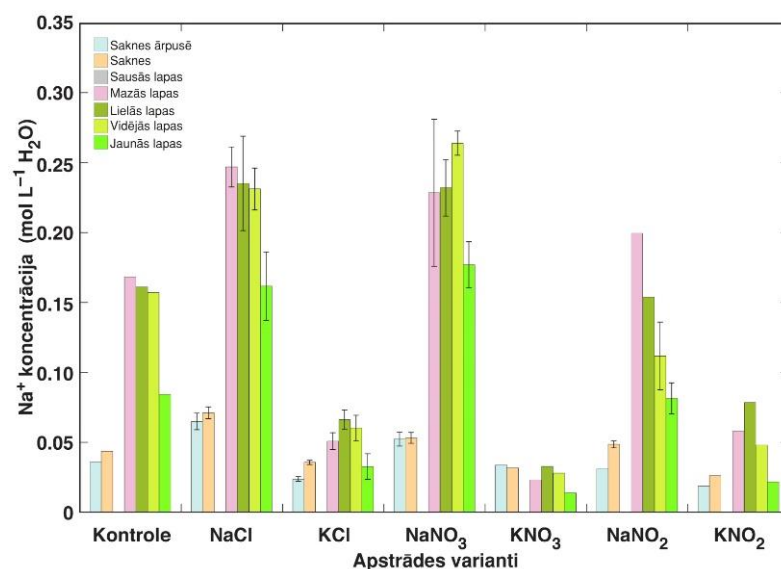
33. attēls. Na⁺ koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. confertus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 33. Na⁺ concentration, mol L⁻¹ H₂O DM, in plants parts of *R. confertus* depending on the type of Na or K salt.



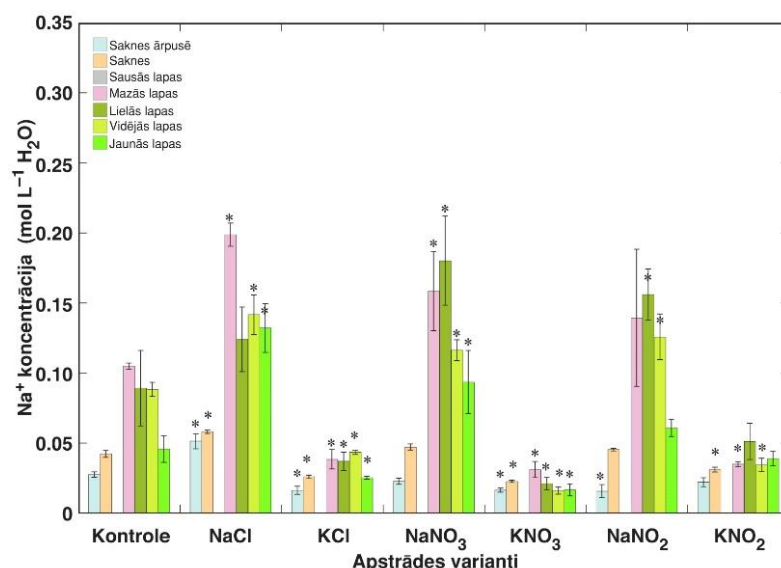
34. attēls. Na⁺ koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. hydrolapathum* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 34. Na⁺ concentration, mol L⁻¹ H₂O DM, in plants parts of *R. hydrolapathum* depending on the type of Na or K salt.



35. attēls. Na⁺ koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. longifolius* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

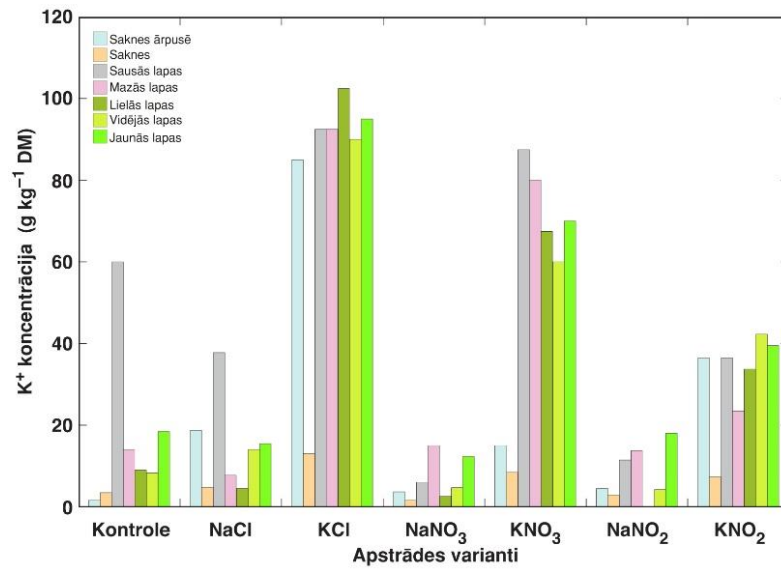
Figure 35. Na⁺ concentration, mol L⁻¹ H₂O DM, in plants parts of *R. longifolius* depending on the type of Na or K salt.



36. attēls. Na⁺ koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. maritimus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

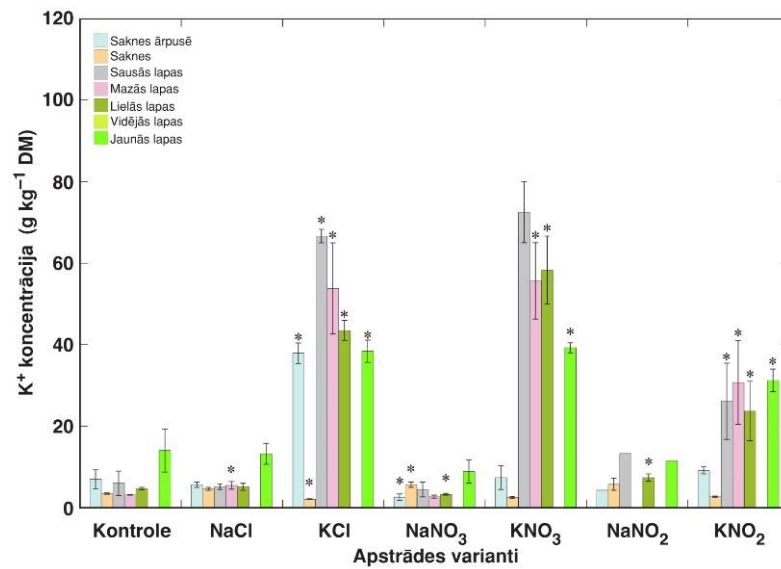
Figure 36. Na⁺ concentration, mol L⁻¹ H₂O DM, in plants parts of *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

Na⁺ koncentrācijas attiecības starp apstrādes variantiem un *Rumex* sp. sugām izmainījās, kad Na⁺ koncentrāciju izteica molos uz ūdens saturu. (33.-36. attēls). *R. confertus* kopumā Na⁺ koncentrācija sausajā masā bija vismazākā, salīdzinot ar citām sugām. Bet Na⁺ koncentrācija uz ūdens saturu NaCl variantā lielajās un mazajās lapās bija lielāka nekā citās sugās šajā un citos variantos. Vēl vienīgi *R. hydrolapathum* tāda pati Na⁺ koncentrācija bija NaNO₃ variantā mazajās un lielajās lapās. *R. confertus* kontrolē bija mazākas Na⁺ koncentrācijas nekā citām sugām, bet KNO₂ variantā lielākas nekā citām sugām. Kontroles variantā lielākās Na⁺ koncentrācijas lielajās, mazajās un vidējās lapās bija *R. longifolius* un *R. hydrolapathum* (tikai mazajās un lielajās lapās, jo vidējo lapu šai sugai nebija). Gan *R. longifolius*, gan *R. maritimus* Na⁺ koncentrācija sausajā masā atšķīrās starp Na sāļu apstrādes variantiem, bet Na⁺ koncentrācija ūdens saturā *R. longifolius* bija ļoti līdzīga NaCl un NaNO₃ variantā, nedaudz mazāka tā bija NaNO₂ variantā, un *R. maritimus* tā bija līdzīga visos trijos Na sāļu apstrādes variantos. *R. maritimus* NaCl variantā bija mazāka Na⁺ koncentrācija ūdens saturā nekā pārējās sugās un NaNO₃ variantā mazāka nekā *R. hydrolapathum* un *R. longifolius*.



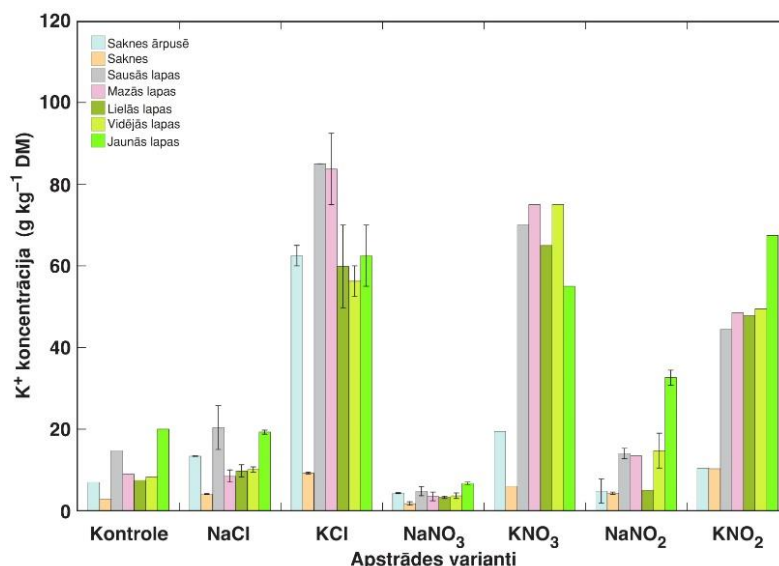
37. attēls. K⁺ koncentrācija, g kg⁻¹ DM, *R. confertus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 37. K⁺ concentration, g kg⁻¹ DM, in plants parts of *R. confertus* depending on the type of Na or K salt.



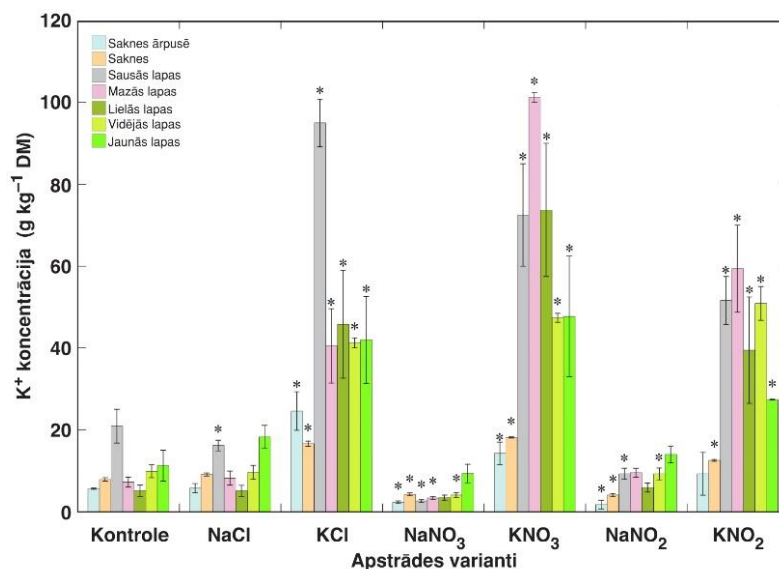
38. attēls. K⁺ koncentrācija, g kg⁻¹ DM, *R. hydrolapathum* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 38. Na⁺ concentration, g kg⁻¹ DM, in plants parts of *R. hydrolapathum* depending on the type of Na or K salt.



39. attēls. K^+ koncentrācija, $g\ kg^{-1}\ DM$, *R. longifolius* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 39. K^+ concentration, $g\ kg^{-1}\ DM$, in plants parts of *R. longifolius* depending on the type of Na or K salt.

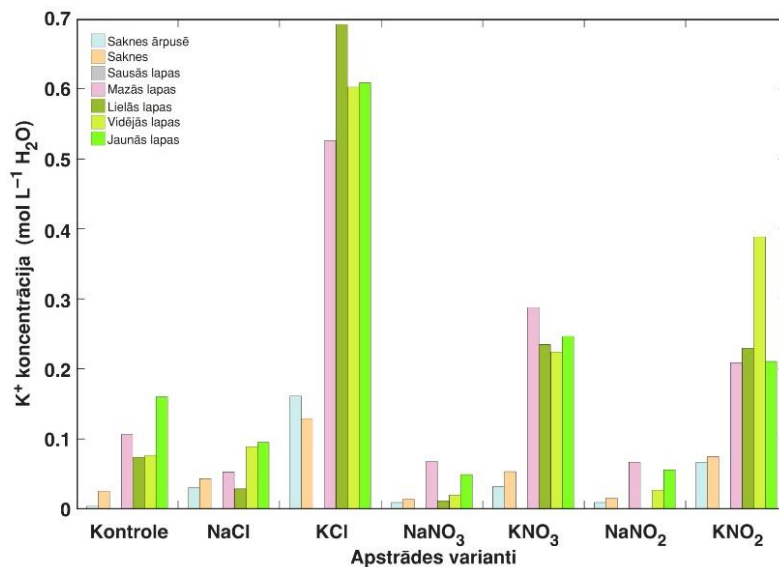


40. attēls. K^+ koncentrācija, $g\ kg^{-1}\ DM$, *R. maritimus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 40. K^+ concentration, $g\ kg^{-1}\ DM$, in plants parts of *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

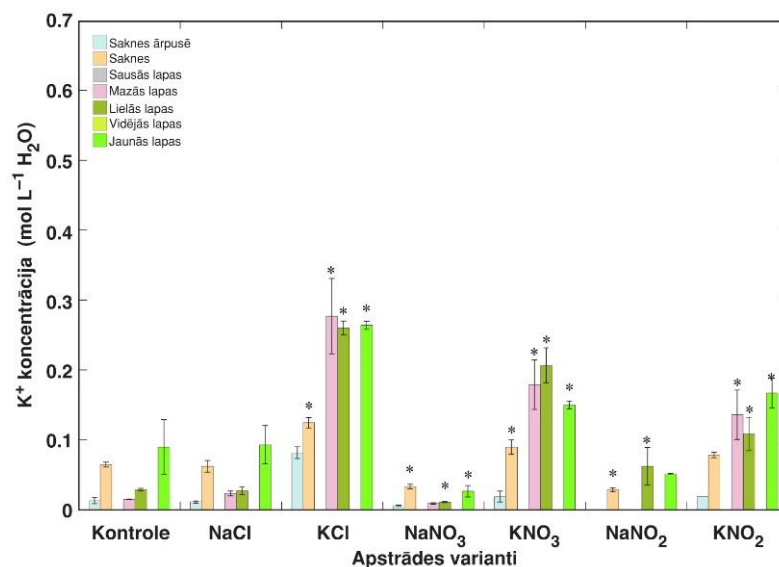
K^+ koncentrācija sausajā masā atšķīrās starp sugām (37.-40. attēls). Visvairāk K^+ uzkrāja *R. confertus*. Šajā sugā KCl variantā visās auga daļās, izņemot saknes, K^+ koncentrācija veidoja 9-10% no sausās masas. Vēl šāda koncentrācija bija *R. maritimus* sausajās lapās NaCl variantā un mazajās lapās $NaNO_3$ variantā. *R. confertus* KNO_3 variantā bija mazāka K^+ koncentrācija nekā KCl variantā, bet arī salīdzinoši augsta visās lapās. *R. confertus* kontroles un NaCl variantā bija augstāka K^+ koncentrācija nekā citās sugās. NaCl variantā sausajās lapās tā bija aptuveni 2-10 reizes augstāka nekā citu sugu sausajās lapās. *R. longifolius* KCl un KNO_3 variantā bija mazāka K^+ koncentrācija nekā *R. confertus*, bet gandrīz visās lapās augstāka nekā *R. maritimus* un *R. hydrolapathum*. *R. longifolius* un *R. maritimus* KNO_2 variantā bija lielāka K^+

koncentrācija sausajā masā nekā pārējās divās sugās. Kopumā no visām sugām vismazākā K^+ koncentrācija bija *R. hydrolapathum*.



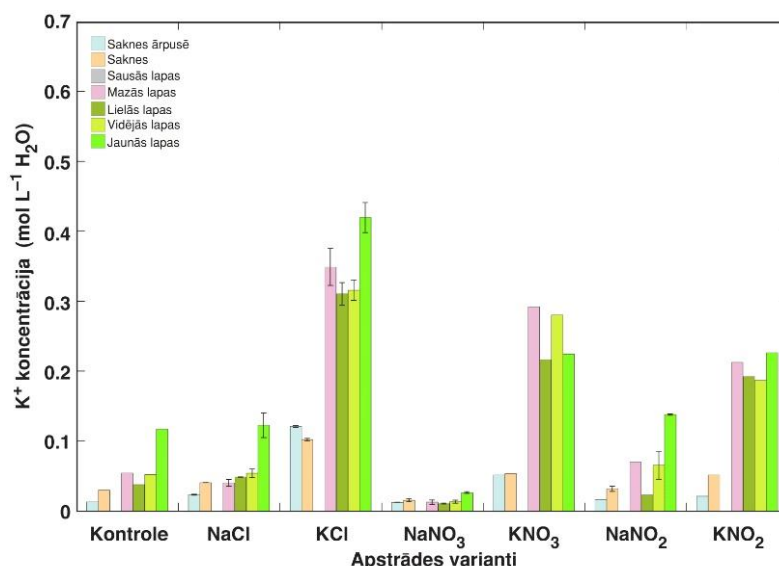
41. attēls. K^+ koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. confertus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 41. K^+ concentration, mol L⁻¹ H₂O, in plants parts of *R. confertus* depending on the type of Na or K salt.



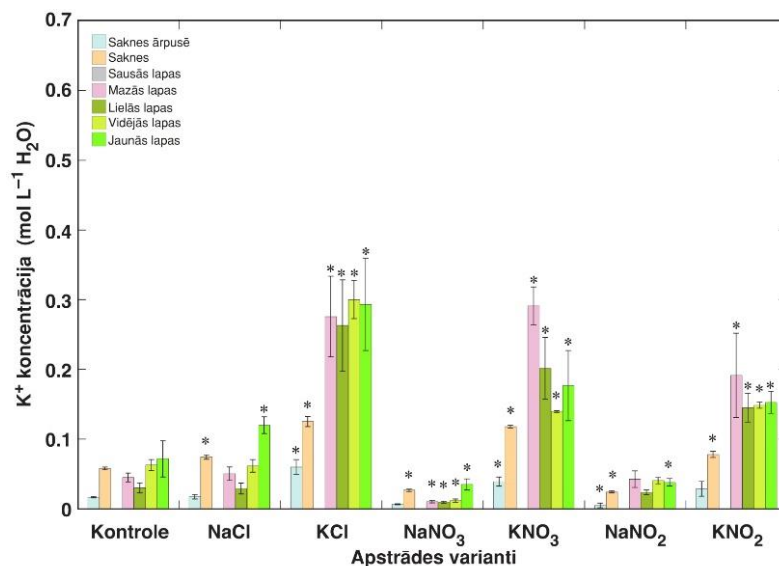
42. attēls. K^+ koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. hydrolapathum* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 42. K^+ concentration, mol L⁻¹ H₂O, in plants parts of *R. hydrolapathum* depending on the type of Na or K salt.



43. attēls. K^+ koncentrācija, $\text{mol L}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, *R. longifolius* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

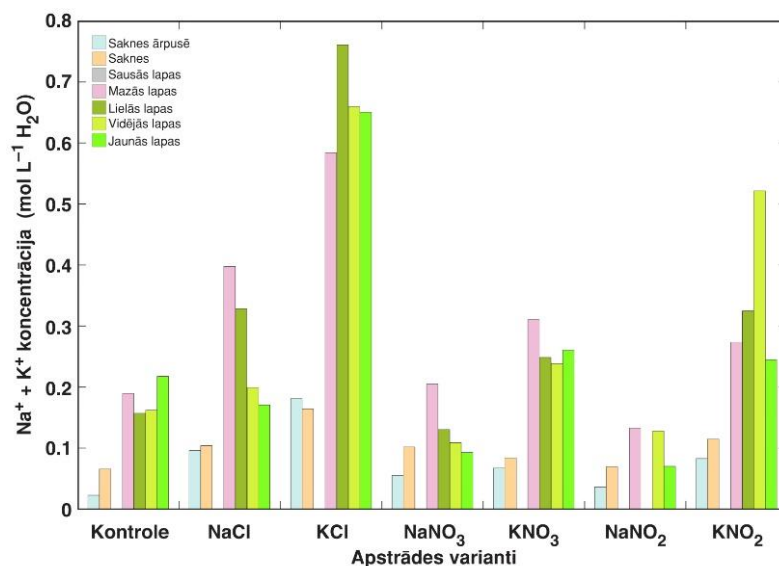
Figure 43. K^+ concentration, $\text{mol L}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, in plants parts of *R. longifolius* depending on the type of Na or K salt.



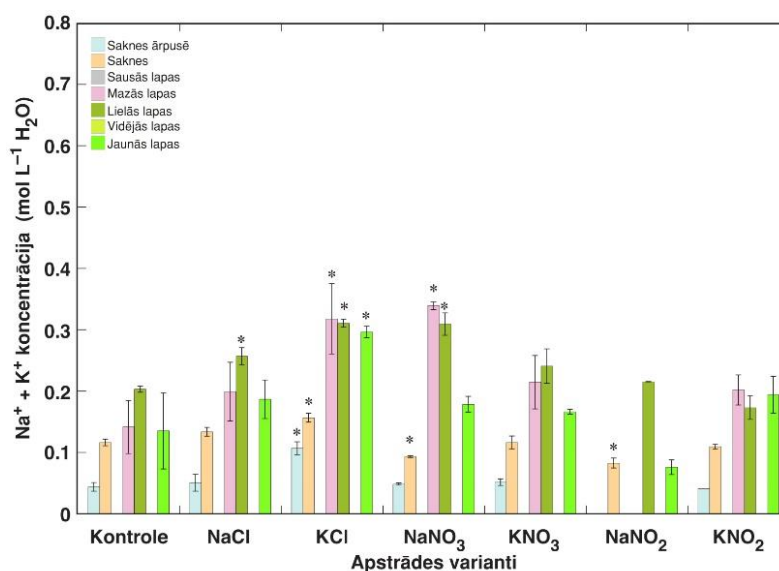
44. attēls. K^+ koncentrācija, $\text{mol L}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, *R. maritimus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 44. K^+ concentration, $\text{mol L}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, in plants parts of *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

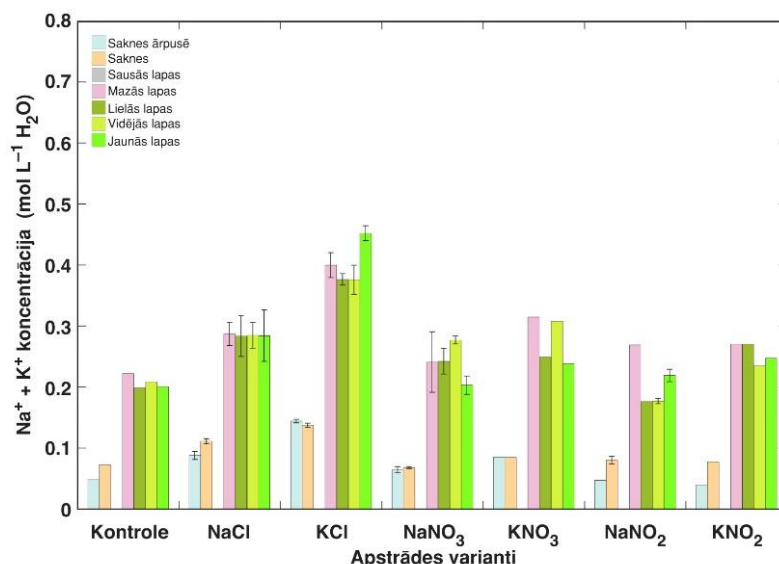
Arī K^+ tāpat kā Na^+ koncentrāciju sausajā masā izsakot koncentrācijā uz ūdens saturu, izmainās tās attiecība starp sugām un variantiem (41.-44. attēls). K^+ koncentrācija ūdens saturā vēl uzskatāmāk nekā K^+ koncentrācija sausajā masā parāda, ka no pētītajām *Rumex* sp. sugām *R. confertus* visvairāk uzkrāja K^+ . Arī KNO_2 variantā ūdens saturā bija lielākā K^+ koncentrācija pretēji koncentrācijai sausajā masā, kur citās sugās tā bija lielāka nekā *R. confertus*. KCl variantā visvairāk atšķīrās K^+ koncentrācija starp *R. confertus* un citām sugām. *R. hydrolaphum*, *R. longifolius* un *R. maritimus* rezultātos novērojama sakarība, ka no K sāļu variantiem lielākā K^+ koncentrācija bija KCl variantā, KNO_3 tā bija mazāka un KNO_2 variantā – vismazākā.



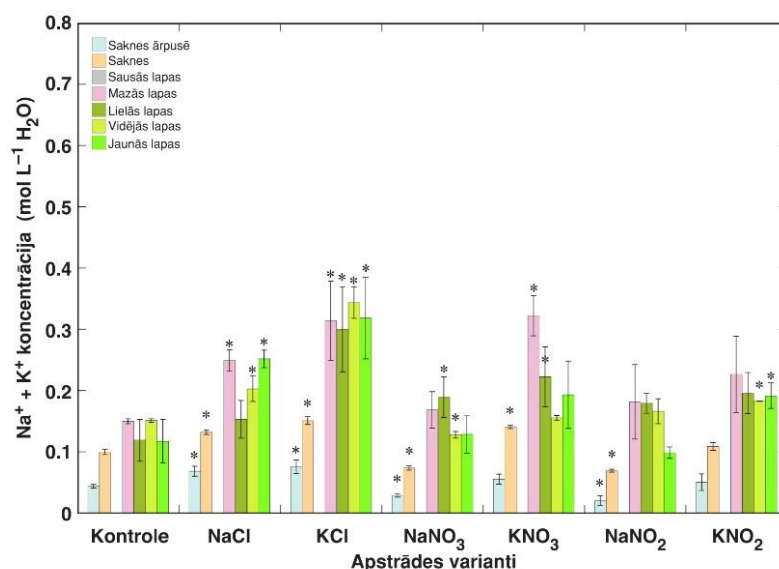
45. attēls. Na⁺ un K⁺ kopējā koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. confertus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.
 Figure 45. Na⁺ and K⁺ common concentration, mol L⁻¹ H₂O, in plants parts of *R. confertus* depending on the type of Na or K salt.



46. attēls. Na⁺ un K⁺ kopējā koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. hydrolapathum* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.
 Figure 46. Na⁺ and K⁺ common concentration, mol L⁻¹ H₂O, in plants parts of *R. hydrolapathum* depending on the type of Na or K salt.



47. attēls. Na⁺ un K⁺ kopējā koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. longifolius* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.
 Figure 47. Na⁺ and K⁺ common concentration, mol L⁻¹ H₂O, in plants parts of *R. longifolius* depending on the type of Na or K salt.

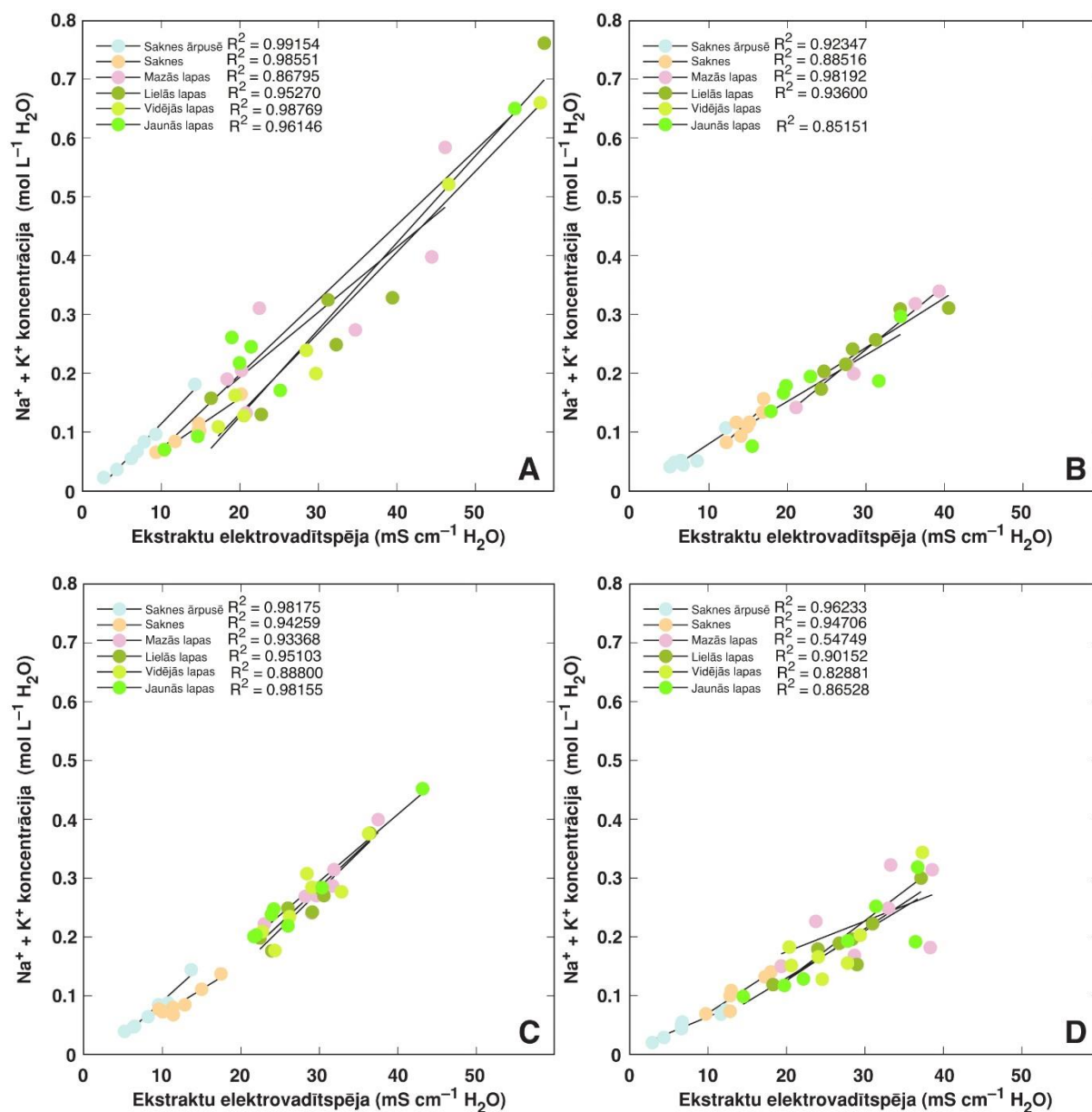


48. attēls. Na⁺ un K⁺ kopējā koncentrācija, mol L⁻¹ H₂O, *R. maritimus* augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.
 Figure 48. Na⁺ and K⁺ common concentration, mol L⁻¹ H₂O, in plants parts of *R. maritimus* depending on the type of Na or K salt.

Rezultātos par Na⁺ un K⁺ kopējās koncentrācijas izmaiņām sausajā masā (rezultāti nav attēloti) novēroja, ka lielākā kopējā jonu koncentrācija pārsvarā bija nitrātu un hlorīdu variantos. Sausajās lapās lielākajā daļā variantu sugās bija līdzīgas koncentrācijas. Dzīvajās lapās lielākās koncentrācijas bija *R. confertus* un *R. longifolius*, mazākās koncentrācijas – *R. hydrolapathum* un *R. maritimus*.

Salīdzinot Na⁺ un K⁺ kopējo jonu koncentrāciju ūdens saturā starp sugām (45.-48. attēls), var novērot, ka lielākā Na⁺ un K⁺ kopējā koncentrācija bija KCl variantā. *R. hydrolapathum*

pārējos variantos bija ļoti līdzīga koncentrācija, *R. longifolius* un *R. maritimus* pārējos variantos bija nedaudz mazāka, starp variantiem diezgan līdzīga koncentrācija. *R. confertus* KCl variantā lapās bija lielākā Na^+ un K^+ kopējā jonu koncentrācija no visām *Rumex* sp. sugām. Tā aptuveni divas reizes pārsniedza koncentrāciju NaCl un KNO_2 variantā un divas līdz astoņas reizes pārsniedza koncentrāciju *R. confertus* pārējos variantos un pārējo sugu visos variantos. Mazākā Na^+ un K^+ kopējā jonu koncentrācija bija *R. hydrolapathum* un *R. maritimus* augu daļās.



49. attēls. Korelācija starp Na^+ un K^+ kopējo koncentrāciju un ekstraktu elektrovadītspēju *R. confertus* (A), *R. hydrolapathum* (B), *R. longifolius* (C), *R. maritimus* (D) augu daļās atkarībā no Na vai K sāls veida.

Figure 49. Correlation between Na^+ and K^+ common concentration and extract electrical conductivity in plants parts of *R. confertus* (A), *R. hydrolapathum* (B), *R. longifolius* (C), *R. maritimus* (D) depending on the type of Na or K salt.

Visās sugās visās augu daļās (izņemot *R. maritimus* mazās lapas) novēroja augstu korelāciju starp kopējo Na⁺ un K⁺ koncentrāciju un augu daļu ekstraktu elektrovadītspēju (49. attēls).

DISKUSIJA

Sāļums tiek uzskatīts par vienu no augu abiotiskajiem traucējumiem, kam ir nelabvēlīga ietekme uz augu attīstību, augšanu (Sairam & Tyagi 2004). Tomēr tā ietekmi nevar viennozīmīgi vērtēt kā negatīvu, jo fizioloģiskās, bioķīmiskās izmaiņas, kuru rezultātā var kavēties augu attīstība un samazināties augšana vai tieši pretēji – palielināties, ir atkarīgas no vairākiem faktoriem: augu sugas, sāls veida un koncentrācijas, citu traucējumu mijiedarbības ar augstu sāļu jonu koncentrāciju.

Viens no būtiskākajiem faktoriem ir augu suga. Sāļu koncentrācija, kādā sākas augšanas kavēšana un kādā augi aiziet bojā, ļoti variē starp sugām. Augu sugu sāls tolerancei ir saistīta ar to dabiskajiem biotopiem. Augstas sāļu koncentrācijas (200 mM un augstāka NaCl koncentrācija) bez augšanas traucējumiem vai salīdzinoši zemiem traucējumiem pārsvarā iztur savvaļas augu sugas, kas dabiski izplatījušās biotopos ar augstu sāļu koncentrāciju. Efektīva dažādu sāļuma pielāgojumu izmantošana nodrošina šo sugu izdzīvošanu augstās sāļu koncentrācijās. Lielai daļai kultūraugu, tai skaitā šajā darbā izmantotajai sugai *Secale cereale*, jau zemās sāļu koncentrācijās novērojami augšanas traucējumi (Flowers & Colmer 2008). Morant-Manceau u.c. autoru (2004) pētījumā kultūraugu *Triticum diococcum* un *Secale cereale* sausā masa 110 mM NaCl koncentrācijā samazinājās par 70%, salīdzinot ar kontroli. Savukārt, sāls tolerantai sugai *Shepherdia argentea* sausā masa 200 mM NaCl koncentrācijā samazinājās nebūtiski, salīdzinot ar kontroli, bet 600 mM koncentrācijā samazinājās gandrīz par 50% (Qin et al. 2010), arī *Spartina alterniflora*, sāls mitrāju sugai, novērota augsta sāls tolerance, tās relatīvais augšanas rādītājs 600 mM NaCl un Na₂SO₄ apstrādē tikai par 30% samazinājās, salīdzinot ar kontroli (Li et al. 2010).

Šajā darbā iegūtie rezultāti arī parāda ievērojamas atšķirības starp augu sugām. *Secale cereale* sausā masa 200 mM NaCl sāļu koncentrācijā samazinājās par 50%, salīdzinot ar kontroli. Šī darba un Morant-Manceau u.c. autoru (2004) pētījuma rezultāti gan atšķiras, tomēr tie abi parāda, ka *Secale cereale* ir jutīgāka suga pret augstu sāļu koncentrāciju nekā šajā darbā pētītās savvaļas sugas. No pētītajām *Rumex* sugām tikai *R. confertus* 174 mM NaCl ietekmē nedaudz samazinājās lapu sausā masa, bet pārējām sugām tā bija tāda pati kā kontrolē. Šo *R. confertus* lielāku jutīgumu pret sāļumu var sasaistīt ar tās dabisko atradni, kas vienīgajai no pētītajām *Rumex* sugām nebija biotopā, kas saistīts ar augstu vides sāļumu.

Vēl viens būtisks faktors, no kā atkarīga sāļuma ietekme, ir sāls veids. Lielākajā daļā pētījumu pārbauda NaCl pieaugošanas koncentrācijas ietekmi uz dažādu augu sugu augšanu, fizioloģiskajiem procesiem. Šajos pētījumos sāļu negatīvo iedarbību uz augšanu, attīstību, fotosintēzi skaidro ar augsnes ūdens potenciāla samazināšanos, Na⁺ un K⁺ uzņemšanas konkurenci K⁺ kanālos (Blumwald 2000), kā rezultātā augā lielā koncentrācijā uzkrājas Na⁺ un

ir nepietiekama K^+ koncentrācija. (Sharma et al. 1997; Jaleel et al. 2008). Tas izjauc osmotisko līdzsvaru augā, citosolā Na joni kavē enzīmu darbību (Jaleel et al. 2007). Bet, kā uzsver Tavakkoli u.c. autori (2010), mazāka uzmanība tiek pievērsta Cl^- ietekmei. Vispārinot var teikt, ka sāļuma negatīvo ietekmi vairāk skaidro ar katjona toksiskumu, mazāku uzmanību pievēršot sāļu anjona ietekmei. Tomēr pētījumi, kuros salīdzināta dažādu Na sāļu ietekme, pierāda, ka ļoti būtiska loma ir arī Na sāls anjona veidam. *Helianthus annuus* augšanu atšķirīgi ietekmēja vienādas koncentrācijas Na_2CO_3 , Na_2SO_4 , $NaCl$ apstrāde. Na_2CO_3 ietekmē bija lielākais augšanas samazinājums, tam sekoja Na_2SO_4 un tad $NaCl$ apstrāde (Manivannan et al. 2008). Līdzīgi arī Farghaly u.c. autoru (2014) pētījumā, salīdzinot Na_2CO_3 un $NaCl$ ietekmi uz *Helianthus annuus* un *Simmondsia chinensis* augšanu, negatīvāka ietekme bija Na_2CO_3 .

Pētījumos par dažādu Na sāļu ietekmi pārsvarā uzsvars tiek likts nevis uz katra anjona veida ietekmi, bet sāļu sārmainumu vai neitralitāti. Yang, Shi and Wang (2008), Li u.c. autori (2010), Gao u.c. autori (2014), izmantojot Na sāļus dažādās apstrādes kombinācijās, pētīja neitrālo – $NaCl$, Na_2SO_4 – un sārmaino – $NaHCO_3$, Na_2CO_3 – sāļu salīdzinošo ietekmi. Visos pētījumos sārmainajiem sāļiem bija negatīvāka ietekme uz augšanu. Sārmaino sāļu ietekmē būtiski pieauga augsnes pH vērtība. $NaHCO_3$ un Na_2CO_3 100 mM koncentrācijā pH vērtība bija 10,4, kamēr $NaCl$ un Na_2SO_4 100 mM koncentrācijā pH vērtība bija 7,1 (Liu et al. 2010). Augsta pH vērtība var kavēt augam nepieciešamo jonu uzņemšanu, izmainīt jonu līdzsvaru augā (Yang et al. 2008b). Augiem augstā sārmaino sāļu koncentrācijā ir jāspēj pielāgoties gan lielai jonu koncentrācijai vidē, kā tas ir arī neitrālo sāļu ietekmē, gan augstam vides pH (Shi and Wang 2005). Šo papildus traucējumu skaidro kā būtisku iemeslu sārmaino sāļu negatīvākai ietekmei uz augšanu salīdzinājumā ar neitrālo sāļu ietekmi. Minētajos pētījumos bez šīs sakarības novērotas osmotiskās pielāgošanās atšķirības. Sārmaino sāļu ietekmē pieauga prolīna, šķīstošo cukuru un organisko skābju saturs, kamēr neitrālo sāļu ietekmē bija lielāka Cl^- , NO_3^- , $H_2PO_4^-$ koncentrācija. Sārmaino sāļu lielāka negatīvāka ietekme uz augšanu varētu būt izskaidrojama ar lielu enerģijas patēriņu organisko osmotisko savienojumu sintēzē. Neitrālo sāļu ietekmei pakļautos augos nebija tāds enerģijas zudums, jo osmotisko līdzsvaru nodrošināja neorganiskie anjoni (Gao et al. 2014). Šajā darbā iegūtie sausās masas rezultāti sakrīt ar minēto pētījumu rezultātiem. *Ranunculus sceleratus* sausā masa Na_2CO_3 un $NaCl$ ietekmē samazinājās, salīdzinot ar kontroli, Na_2CO_3 ietekmē masas samazinājums bija ievērojami lielāks nekā $NaCl$ variantā. Var secināt, ka palielināta pH vērtība ir viens no iemesliem, kāpēc Na_2CO_3 variantā bija mazāka sausā masa.

Augā K^+ ir būtiska nozīme enzīmu darbības nodrošināšanā. Citoplazmā aptuveni 100 – 200 mM K^+ koncentrācija nodrošina optimālu enzīmu darbību (Wang et al. 2013). Augsta Na^+ koncentrācija izjauc šo līdzsvaru, tādā veidā kavējot enzīmu darbību (Jaleel et al. 2007). K^+ ir

arī būtiska nozīme turgora nodrošināšanā, atvārsnīšu darbībā (Wang et al. 2013). Augsta Na⁺ koncentrācija vidē kavē K⁺ uzņemšanu. Sārmaino sāļu ietekmē *Avena sativa* augos Na⁺ saturs vairāk pieauga un K⁺ saturs vairāk samazinājās nekā neitrālo sāļu ietekmē. Rezultātā arī Na⁺/K⁺ attiecība vairāk pieauga sārmaino sāļu ietekmē (Gao et al. 2014). Tādu pašu sakarību novēroja arī pētījumā ar *Triticum aestivum* (Yang et al. 2008a). Na⁺/K⁺ attiecību kā sāls tolerances raksturojošu parametru izmanto daudzos sāļuma ietekmes pētījumos. Spēju samazināt Na⁺ koncentrāciju un salīdzinoši augstā koncentrācijā uzņemt K⁺ saista ar augu sugu sāls toleranci (Salehi, Arzani 2014). Tātad, jo zemāka Na⁺/K⁺ attiecība sāļuma apstākļos, jo optimālāka fizioloģisko procesu norise ir iespējama. Jau tikko minētajos pētījumos un pētījumos, kur pārbauda NaCl ietekmi pieaugošās koncentrācijās, tas pierādās. Tomēr pētījumos, kur salīdzina dažādu Na sāļu ietekmi, tas ne vienmēr pierādās. Novērots, ka glikofītu sugās šim parametram ir lielāka ietekme uz augšanu. Gan šajā darbā, gan dažos citos pētījumos iegūtie rezultāti liek secināt, ka Na⁺/K⁺ attiecība nav tik vienkārši interpretējama. Gan sārmaino, gan neitrālo sāļu ietekmē halofītā *Suaeda glauca* pieauga Na⁺ koncentrācija, bet sārmaino sāļu ietekmē pieaugums bija lielāks. K⁺ koncentrācija sāļu variantos bija daudz mazāka nekā kontrolē – 1,5 līdz vairāk nekā 2 reizes mazāka, bet, palielinoties sāļu koncentrācijai vidē, K⁺ uzņemšana pieauga. Lielāks K⁺ koncentrācijas pieaugums bija sārmaino sāļu ietekmē. Na⁺/K⁺ attiecība sāļu apstrādē bija ievērojami lielāka nekā kontrolē, bet, pieaugot sāļu koncentrācijai vidē no 100 līdz 400 mM, jonu attiecības pieaugums bija neliels, turklāt starp sārmaino un neitrālo sāļu apstrādi Na⁺/K⁺ attiecība būtiski nemainījās. Turpretī augšanas samazinājums sārmaino sāļu ietekmē bija ievērojami lielāks (Yang, Shi and Wang 2008).

Šajā darbā pētītajā sugā *Ranunculus sceleratus* Na un K nitrāta un karbonāta variantos bija gan mazākā K⁺, gan Na⁺ koncentrācija un arī mazākā lapu sausā masa. NaNO₃ variantā bija augstākā Na⁺ koncentrācija. KCl variantā bija augstākā K⁺ koncentrācija, nedaudz mazāka tā bija KNO₃ variantā. Na un K nitrāta variantā lapu sausā masa bija 2 līdz 10 reizes lielāka nekā citos variantos. Tas liek secināt, ka *Ranunculus sceleratus* augšana nebija atkarīga no Na⁺ un K⁺ koncentrācijas un šo jonu attiecības, bet lielākā ietekme bija sāļu anjona fizioloģiskajai lomai. Nitrātu variantos augā uzņemamā slāpekļa forma – NO₃⁻ – noteica šo sāļu izraisīto lielo biomasas pieaugumu.

Na⁺ un K⁺ koncentrāciju augos parasti izsaka gramos uz sauso masu. Tas ļauj spriest par auga spēju uzkrāt jonus, tomēr fizioloģiski būtiskāk par kopējo jonu koncentrāciju ir tas, kāda ir šo jonu koncentrācija citoplazmā un vakuolās. Tāpēc šajā darbā Na un K jonu saturu izteica arī molos uz ūdens saturu. Pēc šiem rezultātiem gan nevar pateikt, kāds ir Na⁺ daudzums citoplazmā un vakuolās, tomēr var spriest par kopējo Na⁺ osmotisko ietekmi. *R. confertus* NaCl apstrādes variantā mazajās un lielajās lapās, salīdzinot ar pārējām sugām, bija lielākā Na⁺

koncentrācija molos uz ūdens saturu. Tas varētu izskaidrot, kāpēc vienīgi šai *Rumex* sugai NaCl ietekmē samazinājās lapu skaits un sausā masa. Na⁺ koncentrācija gramos uz sauso masu šo sakarību neparāda, jo citās *Rumex* sugās tā pat bija augstāka. Interesanti, ka pārējos Na sāļu variantos Na⁺ koncentrācija molos uz ūdens saturu *R. confertus* mazajās un lielajās lapās bija ievērojami zemāka nekā NaCl variantā. Tas liecina par anjona būtisko nozīmi Na⁺ uzņemšanā. Neparasti ir tas, ka K⁺ koncentrācija molos uz ūdens saturu KCl variantā *R. confertus* lapās bija aptuveni 1,8 līdz 2,3 reizes lielāka nekā citās sugās. KCl variantā tikai *R. confertus* samazinājās lapu skaits un lapu masa. Kā pierāda rezultāti, pārāk liela K jonu koncentrācija izraisa būtisku augšanas samazināšanos. Iespējams, ka svarīgs rādītājs ir Na un K jonu kopējā koncentrācija. Kopumā hlorīdu variantos *Rumex* sp. sugās bija lielākā jonu koncentrācija, bet, tā kā nitrītu variantos *R. confertus* un *R. hydrolapathum* bija mazāka lapu sausā masa nekā kontrolē un sakņu sausā masa visām sugām bija mazāka nekā kontrolē, var secināt, ka lielāka ietekme uz augšanu bija anjona fizioloģiskajai ietekmei. Arī uz *Ranunculus sceleratus* augšanu lielāka ietekme bija anjonam nevis kopējai Na un K jonu koncentrācijai. Turpretī *Secale cereale* augšanu būtiski ietekmēja kopējā Na un K jonu koncentrācija. Sakņu un lapu masai, 1. un 2. lapas garumam bija augsta negatīva korelācija ar Na⁺ un K⁺ kopējo koncentrāciju. No šiem dažādo sugu rezultātiem izriet saistība, ka Na un K kopējai jonu koncentrācijai ir ļoti būtiska ietekme uz glikofītu augšanu, bet halofītiem šāda ietekme nav novērojama, to augšanu vairāk ietekmē sāļu anjona veids. Šo saistību varētu skaidrot ar to, ka halofītu sugās augstā koncentrācijā esošo Na⁺ negatīvo ietekmi uz osmotisko līdzsvaru, enzīmu darbību samazina Na⁺ uzglabāšana vakuolās. To nodrošina lielāka Na⁺ transporteru gēnu ekspresija, palielināta organisko osmotisko savienojumu sintēze vai neorganisko anjonu spēja uzturēt uzturēt osmotisko līdzsvaru (Shi et al. 2002; Shi et al. 2003; Yang, Shi & Wang 2008; Tian et al. 2017) Iespējams, ka darbā izmantotajos jūras piekrastes mitrāju un sausās, oļainās pludmales augos – *Ranunculus sceleratus*, *R. maritimus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius* – arī darbojas šie sāļuma pielāgošanās mehānismi, kā to novēro pētījumos ar citām sāls tolerantām sugām. Turpmākos pētījumos varētu pārbaudīt, vai šī hipotēze ir patiesa.

Vēl sāļuma izraisītas izmaiņas augos tiek skaidrotas ne tikai ar jonu osmotisko ietekmi, bet specifisku regulatoro sistēmu darbību. Pētījumā ar *Secale cereale* novērots masas un lapu garuma pieaugums Na, K, Mg hlorīdu un sulfātu sāļu 10 un 25 mM koncentrācijas ietekmē. Apstrādē ar etilēna receptoru bloķētāju 1-metilciklopropēnu (MCP) šādu pieaugumu vairs nenovēroja. Tas pierāda etilēna nozīmi nelielas koncentrācijas sāļu izraisītā *Secale cereale* lapu garuma un masas pieaugumā (Ievinsh 2017). Šajā darbā eksperimentā ar *Secale cereale* arī iegūti līdzīgi rezultāti. Dīgstu svaigā masa pieauga Na un K hlorīda un sulfāta un MgCl₂ 10 mM koncentrācijas ietekmē, KCl, K₂SO₄, NaCl arī 25 mM koncentrācijas ietekmē.

Eksperimentā ar *Ranunculus sceleratus* novērots, ka augsta gaisa mitruma apstākļos (90%) etilēna ietekmē pieauga lapu kātu garums. Gan eksogēnā, gan endogēnā etilēna ietekmē būtiski samazinājās Na^+ uzkrāšanās lapu plātnēs (Ievinsh, nepublicēta informācija). Pētījumā par NaCl ietekmi *Oryza sativa* genotipos nelielas koncentrācijas (0,5%) NaCl ietekmē vienā genotipā novēroja augšanas parametru samazināšanos, bet otrā genotipā novēroja augšanas parametru pieaugumu, augstākās koncentrācijās augšanas parametri samazinājās abos genotipos samazinājās. Eksperimenta laikā *Oriza sativa* augi bija daļēji applūduši, kas veicināja etilēna sintēzi (Misra et al. 1997). Turpmākos pētījumos šajā darbā izmantotajās sāls tolerantajās jūras piekrastes sugās varētu pārbaudīt etilēna nozīmi nelielas koncentrācijas dažādu sāļu ietekmē un saistību ar palielinātu mitrumu.

Pētītajām *Rumex* sugām ir īpatnēja lapu augšana. Vecākās lapas aiziet bojā, bet augšanas konusā veidojas jaunas lapas. Uz šo īpašību balstās darbā izmantotais lapu sadalījums, kas varētu nebūt pilnīgi precīzs, jo lapu atšķiršana balstījās uz to novietojumu augā un izmēru. Izmēru atšķirības lielajām un vidējām lapām bija nelielas, to sadalījumu varēja nedaudz ietekmēt subjektīvais vērtējums, tomēr arī aptuvenais lapu skaits un masa sniedz labu priekšstatu par sāļu veida ietekmi un atšķirībām starp sugām. Sauso lapu skaitu varēja precīzi noteikt. Sausajās lapās bija liela, tomēr lielākajā daļā gadījumu ne lielākā Na un K jonu koncentrācija. Iespējams, ka šo lapu bojāeju izraisīja regulēta šūnu bojāeja, lai, lapām atdaloties, samazinātu uzņemto toksisko jonu koncentrāciju. Lapu novecošanās procesam *Lycopersicon esculentum* kultivāros novērota saistība ar Na un Cl jonu uzkrāšanos un K un Ca jonu nepietiekamu koncentrāciju (Al-Karaki 2000). Anjona veidam šajā darbā bija lielāka ietekme uz veco lapu atmiršanu nekā katjonam. Tomēr gan anjona, gan katjona ietekme atšķīrās starp sugām. *R. confertus* izmaiņas starp K un Na ietekmi hlorīdu un nitrītu variantos bija ļoti minimālas, uzsverot, ka šai sugai nepietiekama N nodrošinājumā arī lielai K jonu koncentrācijai ir negatīva ietekme. Nitrīta variantos sauso lapu masas un skaita pieaugums attiecībā pret pārējo lapu masu un skaitu *R. confertus*, *R. hydrolapathum*, *R. longifolius* sugās norāda, ka NO_2^- anjonam bija būtiska ietekme uz lapu atmiršanu, tas būtiski pastiprināja citos variantos novēroto Na^+ ietekmi. *R. hydrolapathum* visskaidrāk izpaužas, gan Na^+ , gan NO_2^- ietekme uz lapu atmiršanu *R. maritimus* Na^+ ietekmi uz sauso lapu skaitu un masu novērojama tikai NaNO_3 variantā. NO_2^- negatīvā ietekme bija neliela, salīdzinot ar kontroli, pretēji NO_2^- ietekmei citās sugās.

Palielinoties sāļu koncentrācijai, samazinās augu ūdens saturs, jo vidē esošo sāļu jonu augstā koncentrācija samazina augsnes ūdens potenciālu, tādēļ ir apgrūtināta ūdens uzņemšana sakņu šūnās. Ūdens saturam ir saistība ar fotosintēzes norisi. Samazinātas transpirācijas dēļ ir nepietiekama gāzu apmaiņa, nepietiekams CO_2 daudzums, kā rezultātā samazinās ogļhidrātu

sintēze (Gamble & Burke, 1985). Un samazināta CO₂ fiksācija kopā ar elektronu transporta ķēdes palielinātu reducēšanos var izraisīt reaktīvo skābekļa formu (ROS) veidošanos (Miller et al. 2010). Organiskie osmotiskie savienojumi palīdz samazināt osmotisko potenciālu auga šūnās, tādā veidā nodrošinot ūdens uzņemšanu (Heidari et al. 2011). Neorganiskie katjoni un anjoni arī palīdz samazināt osmotisko potenciālu (Morant-Manceau et al. 2004). *Rumex* sugās Na un K sāļu ietekmē ūdens saturs augu daļās pieauga vai nemainījās. *Secale cereale* ūdens saturs lapās un koleoptilē Na sāļu ietekmē samazinājās. Var secināt, ka *Rumex* sugas spēja samazināt šūnsulas osmotisko potenciālu, tādā veidā nodrošinot pietiekamu ūdens uzņemšanu, bet glikofītam *Secale cereale* šāda spēja nepiemīt. *Rumex* sugu lapu sausās masas nesamazināšanās hlorīdu ietekmē (izņemot *R. confertus*), salīdzinot ar kontroli, liek secināt, ka šajās sugās neorganiskajiem anjoniem un katjoniem varētu būt lielāka nozīme osmotiskā līdzsvara nodrošināšanā nekā organiskiem savienojumiem, jo organisko osmolītu sintēze, lai gan nodrošina osmotisko līdzsvaru, tomēr patērē lielas enerģijas rezerves (Munns and Tester 2008).

Augsnes un augu ekstraktu elektrovadītspēja (EC) raksturo augsnē izšķīdušo vai audos esošo kopējo jonu koncentrāciju (Munns & Tester 2008). Šajā darbā visām pētītajām sugām novēroja augstu korelāciju starp augu ekstraktu EC un kopējo Na⁺ un K⁺ jonu koncentrāciju. Tas parāda, ka K un Na ir galvenie elektrolīti augā.

Galvenais šī darba uzdevums bija saprast, kāda ir Na un K sāļu salīdzinošā ietekme un kāda ir sāļu katjona un anjona loma sāļuma ietekmē uz augiem. Šāda veida pētījumi, kur Na sāļu ietekmi salīdzina ar K sāļu ietekmi, tiek veikti diezgan reti. Romo un Haferkamp (1987) pētījumā nebija būtiskas atšķirības starp NaCl un KCl ietekmi uz *Sarcobatus vermiculatus* sēklu dīgtspēju. Reich u.c. autoru (2017) pētījumā Na₂SO₄ un K₂SO₄ bija lielāka negatīvā ietekme uz *Brassica rapa* augšanu nekā NaCl un KCl. Katjona ietekme arī bija vērojama, Na ietekmē bija mazāka svaigā masa nekā K ietekmē, taču izmaiņas nebija būtiskas. Ca, Mg, P saturs vairāk samazinājās sulfātu ietekmē. Singh u.c. autoru (2016) pētījumā novēroja NO₃⁻ pozitīvo ietekmi uz dažādu parametru izmaiņām sāļuma apstākļos. NaCl negatīvo ietekmi *Solanum melongena* augos samazināja apstrāde ar NO₃⁻. Lielāko NaCl toksicitātes samazinājumu novēroja virsoptimuma NO₃⁻ koncentrācijas variantā. NO₃⁻ ietekmē pieauga hlorofila *a* fluorescences parametri F_v/F_o, F_v/F_m, hlorofila koncentrācija, K⁺ uzņemšana, sakņu un dzinumumu masa, samazinājās Na⁺ uzņemšana. Šie rezultāti parāda, ka anjonam ir būtiskāka nozīme sāļu ietekmē nekā katjnam, tie arī parāda augstas NO₃⁻ koncentrācijas pozitīvo ietekmi uz augiem vidē ar augstu Na⁺ un Cl⁻ saturu. Šajā darbā iegūtie rezultāti variē starp sugām, bet arī parāda līdzīgu katjona un anjona ietekmi.

Rumex sugu rezultātos novēroja nelielu Na un K ietekmi. Tā atšķīrās starp sugām un sāļu variantiem, kas liecina par to ka sugu individuālās īpašības vairāk nosaka Na un K ietekmi un ka arī anjonam ir nozīme Na un K ietekmē. Tomēr kopumā anjona veidam bija daudz lielāka ietekme. Arī *Ranunculus sceleratus* rezultātos Na un K ietekme nedaudz nebūtiski atšķīrās. *Secale cereale* rezultātos bija lielākās K un Na ietekmes atšķirības starp sugām. Visām *Rumex* sugām un *Ranunculus sceleratus* sausā masa nitrātu variantos vairākas reizes pārsniedza sauso masu kontrolē. *Secale cereale* sausā masa NaNO_3 ietekmē samazinājās, salīdzinot ar kontroli, tomēr samazinājums bija vismazākais, salīdzinot ar citiem Na sāļiem. Nākamā lielākā *Secale cereale* masa no Na sāļu apstrādes variantiem bija Na_2HPO_4 variantā. Nitrātu variantos *Ranunculus sceleratus* bija mazākā lapu sausā masa no visiem variantiem, tā bija aptuveni 4 reizes mazāka nekā kontrolē, eksperimenta beigās augi šajā variantā bija aizgājuši bojā. *Rumex* sugām nitrāta variantos bija labāki, bet, salīdzinot ar citiem variantiem, arī zemākie masas rezultāti. Izturīgākā suga nitrātu variantos un arī kopumā, salīdzinot ar citām sugām, bija *R. maritimus*. Šai sugai bija lielākais ūdens saturs lapās Na un K sāļu variantos, mazāka Na^+ koncentrācija, salīdzinot ar citām sugām. Iespējams, ka šo labāko rādītāju iemesls ir *R. maritimus* spēja efektīvāk nodrošināt osmotisko līdzsvaru, spēja selektīvāk uzņemt K un Na jonus no vides vai arī etilēna regulēta augšana un jonu uzņemšana.

Visu modeļsugu rezultāti parāda, ka anjona veidam bija lielāka ietekme uz augšanu nekā katjonam, anjona veids arī ietekmēja Na un K jonu koncentrāciju augos. Kopumā šo sugu rezultāti parāda, kuriem anjoniem ir negatīvākā, kuriem pozitīvākā ietekme uz augšanu. Anjona ietekme ir atkarīga arī no sugas. Glikofītam *Secale cereale* pretēji savvaļas sugu masas pieaugumam nitrāta ietekmē nebija lielāka masa kā kontrolē.

Dažādu Na sāļu pētījumi vairāk ir vērsti uz sāls sārmaino vai neitrālo īpašību nozīmi, mazāk akcentējot katra anjona nozīmi, tajos pierādās, ka palielināts vides pH ir būtisks faktors, kādēļ sārmaino sāļu ietekme ir negatīvāka nekā neitrālo (Li et al. 2010; Gao et al. 2014). Šajā darbā iegūtie rezultāti arī to pierāda. No šī darba rezultātiem izriet vēl viens iemesls, kāpēc atšķiras sāļu ietekme. NO_3^- un H_2PO_4^- anjoni parāda pozitīvāku ietekmi uz augšanu, salīdzinot ar citiem anjona veidiem. Tā kā šādu anjonu veidā augi uzņem savu fizioloģisko procesu norisei nepieciešamo N un P (Schachtman et al. 1998; Nasholm et al. 2009), var secināt, ka sāļu ietekme ir atkarīga no anjona fizioloģiskās nozīmes augā, no tā nepieciešamā daudzuma augā, no auga spējas uzņemt šos anjonus un iesaistīt vielmaiņas procesos.

Iespējams, ka optimāls un virsoptimuma nodrošinājums ar minerālelementiem arī citām augu sugām ne tikai sāļo biotopu dabiskās floras sugām palīdzētu izturēt augstākas sāļu koncentrācijas. Lai vairāk izprastu NO_3^- nozīmi sāļuma apstākļos, varētu iekārtot eksperimentus ar citām savvaļas un kultūraugu sugām variantos ar palielinātu NO_3^- saturu un arī citu elementu

saturu un salīdzināt, kādu NaCl koncentrāciju šīs sugas iztur palielinātā minerālelementu nodrošinājumā.

Šajā darbā modeļobjektus audzēja kontrolētos apstākļos hidroponikā un augsnē. Hidroponikā sāļu ietekmi salīdzināja, kā kontroli izmantojot dejonizētu ūdeni. Šīs metodes priekšrocības ir tādas, ka sāļu jonu uzņemšanu neietekmē augsnes īpašības, mijiedarbība ar citiem joniem, ir novērsta nekontrolējamu apstākļu ietekme. Veģetācijas eksperimentos augus audzēja siltumnīcā kontrolētos apstākļos. Arī šajā metodē priekšrocība ir konkrētā apstrādes veida ietekme bez citu nekontrolējamu apstākļu mijiedarbības. Šādos kontrolētos eksperimentos var precīzāk salīdzināt apstrādes veidu ietekmi. Tomēr dabā sāļuma ietekme mijiedarbojas ar citiem mainīgiem abiotiskiem un biotiskiem faktoriem. Turklāt darbā izmantoto modeļsugu dabiskās dzīvotnes ir atšķirīgas. Visām sugām veģetācijas eksperimentos nodrošināja vienādu gaisa un augsnes mitrumu. Iespējams, ka sauso biotopu sugām tas bija papildus traucējums sāļuma ietekmei. Sāļuma ietekmes izturība dabā var atšķirties arī neoptimāla minerālelementu nodrošinājuma dēļ, kāds tas jo īpaši ir novērojams jūras piekrastes biotopos vieniem no svarīgākajiem elementiem augā – N, K, P (Maun 2009).

SECINĀJUMI

1. Na un K sāļu katjonu un anjonu ietekme uz augu augšanu, jonu uzkrāšanos ir atkarīga no sugas un sāls veida.
2. Tikai glikofītam *Secale cereale* visos sāļu veidos un koncentrācijās izpaužas K jonu pozitīvāka ietekme uz augu augšanu, salīdzinot ar Na jonu ietekmi. Savvaļas sugām *Ranunculus sceleratus*, *Rumex confertus*, *Rumex hydrolapathum*, *Rumex longifolius* un *Rumex maritimus* Na joniem ir negatīvāka vai pozitīvāka, vai tāda pati ietekme kā K joniem.
3. No darbā pētītajām sugām tikai *Secale cereale* novēro augstu korelāciju starp Na jonu koncentrāciju, Na un K jonu kopējo koncentrāciju audos un augšanas samazināšanos.
4. Visās darbā pētītajās sugās Na un K sāļu anjonam ir lielāka nozīme uz augu augšanu un jonu uzkrāšanos nekā katjonam Na vai K. Anjona pozitīva vai negatīva ietekme uz augšanu ir atkarīga no tā fizioloģiskās lomas augā.
5. *Rumex maritimus* salīdzinājumā ar citām pētītajām sugām pēc lapu un sakņu sausās masas, hlorofila koncentrācijas, ūdens satura audos, Na jonu koncentrācijas audos uzrāda augstāko sāls izturību.
6. Starp augu ekstraktu elektrovadītspēju un Na un K jonu kopējo koncentrāciju novēro augstu pozitīvu korelāciju.

PATEICĪBAS

Paldies darba vadītājam prof. Ģedertam Ieviņam par palīdzību darba tapšanā, sniegtajiem padomiem, darba manuskripta izskatīšanu.

Paldies Unai Andersonei-Ozolai par palīdzību sēklu diedzēšanā un augu kopšanā.

Paldies Elvīrai Miesniecei par palīdzību *Ranunculus sceleratus* paraugu analizēšanā.

LITERATŪRAS SARAKSTS

- Al Hassan M., Estrelles E., Soriano P., Lopez-Gresa M. P., Belles J. M., Boscaiu M., Vicente O. 2017. Unraveling salt tolerance mechanisms in halophytes: a comparative study on four Mediterranean *Limonium* species with different geographic distribution patterns. – *Frontiers in Plant Science*, 8: 1438.
- Al-Karaki G. N. 2000. Growth, water use efficiency, and sodium and potassium acquisition by tomato cultivars grown under salt stress. – *Journal of Plant Nutrition*, 23(1): 1-8.
- Ashraf M., Ali Q. 2008. Relative membrane permeability and activities of some antioxidant enzymes as the key determinants of salt tolerance in canola (*Brassica napus* L.) *Environmental and Experimental Botany*, 63: 266–273.
- Banu N. A., Hoque A., Watanabe-Sugimoto M., M. M. Islam., M. Uraji., Matsuoka K., Nakamura Y., Murata Y. 2010. Proline and glycinebetaine ameliorated NaCl stress via scavenging of hydrogen peroxide and methylglyoxal but not superoxide or nitric oxide in tobacco cultured cells. – *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*, 74(10): 2043–2049.
- Blumwald E. 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. – *Current Opinion in Cell Biology*, 12: 431–434.
- Blumwald E., Aharon G. S., Apse M. P. 2000. Sodium transport in plant cells. – *Biochimica et Biophysica Acta*, 1465: 140–15.
- Boscaiu M., Lull C., Llinares J., Vicente O., Boira H. 2013. Proline as a biochemical marker in relation to the ecology of two halophytic *Juncus* species. – *Journal of Plant Ecology*, 6: 177–186.
- Cao W. H., Liu J., He X. J., Mu R.L., Zhou H. L., Chen S. Y, Zhang J. S. 2007. Modulation of ethylene responses affects plant salt stress responses. – *Plant Physiology*, 143: 707–719.
- Colmer T. D., Fan T. W.-M., Highashi R. M., Lauchli A. 1996. Interactive effects of Ca⁺ and NaCl salinity on the ionic relations and proline accumulation in the primary root tip of *Sorghum bicolor*. – *Plant Physiology*, 97: 421–424.
- Cuin T. A. and Shabala S. 2007. Compatible solutes reduce ROS-induced potassium efflux in *Arabidopsis* roots. – *Plant, Cell and Environment*, 30: 875–885.
- Davenport R. J., Tester J. 2000. A weakly voltage-dependent, nonselective cation channel mediates toxic sodium influx in wheat. – *Plant Physiology*, 122: 823–834.
- Demiral T. & Turkan I. 2005. Comparative lipid peroxidation, antioxidant defense systems and proline content in roots of two rice cultivars differing in salt tolerance. – *Environmental and Experimental Botany*, 53: 247–257.

- Essah P. A., Davenport R., Tester M. 2003. Sodium influx and accumulation in *Arabidopsis*. – *Plant Physiology*, 133: 307–318.
- Fahn A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. – *New Phytologist*, 108: 229–257.
- Fayez K. A., Bazaid S. A. 2014. Improving drought and salinity tolerance in barley by application of salicylic acid and potassium nitrate. – *Journal of Saudi Society of Agricultural Sciences*, 13: 45–55.
- Farghaly F. A., Radi A. A., Abdel-Wahab D. A., Hamada A. M. 2014. Comparative study of alkaline and saline stresses on two oil-producing plants. – *The Egyptian Journal of Experimental Biology (Botany)*, 10(1): 13–25.
- Flowers T. J., Colmer T. D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. – *New Phytologist*, 179: 945–963.
- Flowers T. J., Troke P. F., Yeo A. R. 1977. The mechanisms of salt tolerance in halophytes. – *Annual Reviews in Plant Physiology*, 28: 89–121.
- Gamble P. E., Burke J. J. 1984. Effect of water stress on the chloroplast antioxidant system. – *Plant Physiology*, 76: 615–621.
- Gao Z., Han J., Mu C., Lin J., Li X., Lin L., Sun S. 2014. Effects of saline and alkaline stresses on growth and physiological changes in oat (*Avena sativa* L.) seedlings. – *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici*, 42(2): 357–362.
- Greenway H., Munns R. 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. – *Annual Review in Plant Physiology*, 31: 149–190.
- 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*. Netherlands: Springer, pp. 107–114.
- Hasegawa P. M., Bressan R. A., Zhu J. K., Bohnert H. J. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 51: 463–499.
- Heidari A., Toorchi M., Bandelghagh A., Shabiba M. R. 2011. Effect of NaCl stress on growth, water relations, organic and inorganic osmolytes accumulation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines. – *Universal Journal of Environmental Research and Technology*, 1: 351–362.
- Hong Z., Lakkineni K., Zhang Z., Verma D. P. S. 2000. Removal of feedback inhibition of δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiology*, 122: 1129–1136.

- Huang C., He W., Guo J., Chang X., Su P., Zhang L. 2005. Increased sensitivity to salt stress in an ascorbate-deficient *Arabidopsis* mutant. – *Journal of Experimental Botany*, 56: 3041–3049.
- Ievinsh G. 2017. Effect of different salts on growth and physiological characteristics of *Secale cereale* seedlings: a possible relationship with ethylene. *Environmental and Experimental Biology*, 15: 51–52 *Abstract of the 75th Scientific Conference of the University of Latvia*.
- Yang C. W., Shi D., Wang D. 2008b. Comparative effect of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.). – *Plant Growth Regulation*, 56: 179–190.
- Yang C. W., Wang P., Li C. Y., Shi D. C., Wang D. L. 2008a. Comparison effect of salt and alkali stresses on the growth and photosynthesis of wheat. – *Photosynthetica*, 46(1): 107–114.
- Yang C. W., Zhang M. L., Liu J., Shi D. C., Wang D. L. 2009. Effects of buffer capacity on growth, photosynthesis, and solute accumulation of a glycophyte (wheat) and a halophyte (*Chloris virgata*). – *Photosynthetica*, 47(1): 55–60.
- Yang C., Shi D., Wang D. 2008. Comparative effect of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.). – *Plant Growth Regulators*, 56: 179–190.
- Jaleel C. A., Gopi R., Manivannan P., Panneerselvam R. 2007. Responses of antioxidant defense system of *Catharanthus roseus* (L.) G. Don. to paclobutrazol treatment under salinity. – *Acta Physiologiae Plantarum*, 29: 205–209.
- Jaleel C. B., Sankar B., Sridharan R., Panneerselvam R. 2008. Soil salinity alters growth, chlorophyll content and secondary metabolite accumulation in *Catharanthus roseus*. – *Turkish Journal of Biology*, 32: 79–83.
- Kamel M., Hammad S. 2015. Is the soil K/Na ratio the first defense line against salinity? – *European Journal of Biological Research*, 5(3): 42–51.
- Kibria M. G., Hossain M., Murata Y., Hoque A. 2017. Antioxidant defense mechanisms of salinity tolerance in rice genotypes. – *Rice Science*, 24(3): 155–162.
- Kinraide 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.
- Latvijas daba^a. 2019. Blīvā skābene. <https://www.latvijasdaba.lv/augi/rumex-confertus-willd/>
- Latvijas daba^b. 2019. Krastmalas skābene. <https://www.latvijasdaba.lv/augi/rumex-hydrolapathum-huds/>
- Latvijas daba^c. 2019. Garlapu skābene. <https://www.latvijasdaba.lv/augi/rumex-longifolius-dc/>

- Latvijas daba^d. 2019. Jūrmalas skābene. <https://www.latvijasdaba.lv/augi/rumex-maritimus-l/>
- Li R., Shi F., K. Fukuda. 2010. Interactive effects of various salt and alkali stresses on growth, organic solutes and cation accumulation in a halophyte *Spartina alterniflora* (Poaceae). – *Environmental and Experimental Botany*, 68: 66–74.
- Liang W., Ma X., Wan P., Liu L. 2018. Plant salt-tolerance mechanism: A review. – *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 495: 286–291.
- Liu S., Zheng L., Yanhong X., Zhang Q., Wang L., Shou H. 2010. Overexpression of OsVP1 and OsNHX1 increases tolerance to drought and salinity in rice. – *Journal of Plant Biology*, 53: 444–452.
- Manivannan P., Jaleel C. A., Sankar B., Kiskorekumar A., Murali P. V., Somasundaram R., Panneerselvam R. 2008. Mineral uptake and biochemical changes in *Helianthus annuus* under treatment with different sodium salts. – *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 62: 58–63.
- Maricle B. R., Lee R. W. 2006. Effects of environmental salinity on carbon isotope discrimination and stomatal conductance in *Spartina grasses*. – *Marine Ecology Progress Series*, 313: 305–310.
- Maun M.A. 2009. *The Biology of Coastal Sand Dunes*. New York: Oxford University Press.
- Meloni D. A., Gulotta M. R., Martinez C. A., Oliva M. A. 2004. The effects of salt stress on growth, nitrate reduction and proline and glycinebetaine accumulation in *Prosopis alba*. – *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 16(1): 39–46.
- Miller G., Suzuki N., Ciftci-Yilmaz and Mittler R. 2010. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. – *Plant, Cell and Environment*, 33: 453–467.
- Misra A. N., Sahu S. M., Misra M., Singh P., Meera I., Das N., Kar M., Sahu P. 1997. Sodium chloride induced changes in leaf growth, and pigment and protein contents in two rice cultivars. *Biologia Plantarum*, 39(2): 257–262.
- Mokhamed A. M., Raldugina G. N., Kholodova V. P., Kuznetsov V. V. 2006. Osmolyte accumulation in different rape genotypes under sodium chloride salinity. – *Russian Journal of Plant Physiology*, 53 (5), 649–655.
- Morant-Manceau A., Pradier E., Tremblin G. 2004. Osmotic adjustment, gas exchanges and chlorophyll fluorescence of a hexaploid triticale and its parental species under salt stress. – *Journal of Plant Physiology*, 161: 25–33.
- Moshaei M. R., Nematzadeh G. A., Askari H., Nejad A. S. M., Pakdin A. 2014. Quantitative gene expression analysis of some sodium ion transporters under salinity stress in *Aeluropus littoralis*. – *Saudi Journal of Biological Sciences*, 21: 394–399.

- Munns and Tester. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. – *Annual Review of Biology*, 59:651–681.
- Munns R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. – *Plant, Cell and Environment*, 25: 239–250.
- Nandy P., Das S., Ghose M., Spooner-Hart R. 2007. Effects of salinity on photosynthesis, leaf anatomy, ion accumulation and photosynthetic nitrogen use efficiency in five Indian mangroves. – *Wetlands Ecology and Management*, 15: 347–357.
- Nasholm T., Kielland K., Ganeteg U. 2009. Uptake of organic nitrogen by plants. – *New Phytologist*, 182: 31–48.
- Orsini F., Paino D'Urzo M., Inan G., Serra S., Dong-Ha Oh., Mickelbart M. V., Consiglio F., Li X., Jeong J. C., Dae-Jin Yun, Bohnert H., J., Ray A. Bressan R. A., Maggio A. 2010. A comparative study of salt tolerance parameters in 11 wild relatives of *Arabidopsis thaliana*. – *Journal of Experimental Botany*, 61–13: 3787–3798.
- Pinheiro H. A., Silva J. V., Endres L., Ferreira V. M., Camara C. A., Cabral F. F., Oliveira J. F., de Carvalho L. W. T., dos Santos J. M., dos Santos Filho B. G. 2008. Leaf gas exchange, chloroplastic pigments and dry matter accumulation in castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings subjected to salt stress conditions. – *Industrial Crops and Products*, 27: 385–392.
- Qados A. M. S. A. 2010. Effect of salt stress on plant growth and metabolism of bean plant *Vicia faba* (L.). – *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*, 10: 7–15.
- Qin J., Dong W. Y., He K. N., Chen J., Liu J. and Wang Z. L. 2010. Physiological responses to salinity in Silver buffaloberry (*Shepherdia argentea*) introduced to Qinghai high-cold and saline area, China. – *Photosynthetica*, 48(1): 51–58.
- Radi A. A., Farghaly F. M., Hamada A. M. 2013. Physiological and biochemical responses of salt-tolerant and salt-sensitive wheat and bean cultivars to salinity. – *Journal of Biological and Earth Sciences*, 3: B72–B88.
- Reich M., Aghajanzadeh T., Helm J., Parmar S., Hawkesword M. J. De Kok L. J. 2017. Chloride and sulfate salinity differently affect biomass, mineral nutrient composition and expression of sulfate transport and assimilation genes in *Brassica rapa*. – *Plant Soil*, 411: 319–332.
- Romo J. T., Haferkamp M. R. 1987. Effects of osmotic potential, potassium chloride and sodium chloride of germination of greasewood (*Sarcobatus vermiculatus*). – *Great Basin Naturalist*, 47: 110–116.
- Sairam R. K., Tyagi A. 2004. Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. – *Current Science*, 86: 407–421.

- Salehi M., Arzani A. 2014. Evaluation of triticale genotypes for salt tolerance using physiological traits. – *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 26 (3): 277–283.
- Sanadhya P., Agarwal P. and Agarwal P. K. 2015. Ion homeostasis in a salt-secreting halophytic grass. – *AoB Plants*, 7: plv055.
- Schachtman D. P., Reid R. J., Ayling S. M. 1998. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. – *Plant Physiology*, 116: 447–453.
- Shahbaz M., Ashraf M., Akram N. A., Hanif A., Hameed S., Joham S., Rehman R. 2011. Salt-induced modulation in growth, photosynthetic capacity, proline content and ion accumulation in sunflower (*Helianthus annuus* L.). – *Acta Physiologiae Plantarum*, 33: 1113–1122.
- Shaibur M. R., Shamim A. H. M., Kawai S. 2008. Growth response of hydroponic rice seedlings at elevated concentrations of potassium chloride. – *Journal of Agriculture Rural*, 6: 43–53.
- Sharma S., Sharma K. P., Uppal S. K. 1997. Influence of salt stress on growth and quality on sugarcane. – *Plant Physiology*, 2: 179–180.
- Shi D., Wang D. 2005. Effects of various salt-alkaline mixed stresses on *Anerurolepidium chinense* (Trin.) Kitag. – *Plant and Soil*, 271: 15–26.
- Shi H., Lee B. H., Wu S. J., Zhu J. K. 2003. Overexpression of a plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter gene improves salt tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *Nature Biotechnology*, 21: 81–85.
- Shi H., Quiuntero F. J., Pardo J. M. And Zhu J. K. 2002. The putative plasma membrane Na⁺/H⁺ antiporter SOS1 controls long distance Na⁺ transport in plants. – *The Plant Cell Online*, 14:465–477.
- Singh M., Singh V. P., Prasad S. M. 2016. Nitrogen modifies NaCl toxicity in eggplant seedlings: Assessment of chlorophyll *a* fluorescence, antioxidative response and proline metabolism.
- Suhayda C. G., Redmann R. E., Harvey B. L., Cipywnyk. 1992. Comparative response of cultivated and wild barley species to salinity stress and calcium supply. – *Crop Science abstract*, 32: 154–163.
- Taibi K., Taïbi F., Abderrahim L. A., Ennajah A. Belkhodja M., Mulet J. M. 2016. Effect of salt stress on growth, chlorophyll content, lipid peroxidation and antioxidant defence systems in *Phaseolus vulgaris*. – *South African Journal of Botany*, 105: 306–312.
- Tavakkoli E., Renagasamy P., McDonald G. K. 2010. High concentrations of Na⁺ and Cl⁻ ions in soil have simultaneous detrimental effect on growth of faba bean under salinity stress. – *Journal of Experimental Botany*, 61 (15): 4449–4459.

- Theerawitaya C., Tisarum R., Samphumphuang T., Singh H. P., Cha-Um S., Kirdmanee C., Takabe T. 2015. Physio-biochemical and morfological characters of halophyte legume shrub, *Acacia ampliceps* seedlings in response to salt stress under greenhouse. – *Frontiers in Plant Science*, 6: 630.
- Tian F., Wang W., Liang C., Wang X., Wang G., Wang W. 2017. Overaccumulation of glycine betaine makes the function of the thylakoid membrane better in wheat under salt stress. – *The Crop Journal*, 5: 73–82.
- 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: 163–159.
- Wang M., Zheng Q., Shen Q., Guo S. 2013. The critical role of potassium in plant stress response. – *International Journal of Molecular Sciences*, 14: 7370–7390.
- Wang W., Vinocur B., Altman A. 2003. Plant responses to drought, salinity, and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. – *Planta*, 218: 1–14.
- Willmer C. M. 1983. *Stomata*. Longman, London.
- Zhang M., Fang Y., Ji Y., Jiang Z., Wang L. 2013. Effects of salt stress on ion content, antioxidative enzymes and protein profile in different tissues of *Broussonetia papyrifera*. – *South African Journal of Botany*, 85: 1–9.
- Zhu G. Y., Kinet J. M., Lutts S. 2001. Characterization of rice (*Oryza sativa* L.) F-3 populations selected for salt rezistance. Physiological behaviour during vegetative growth. – *Euphytica*, 121: 251–263.
- Zhu J. K. 2001. Plant salt tolerance. – *Trends in Plant Science*, 6: 66–71.

Maģistra darbs “Nātrija un kālija sāļu salīdzinošā ietekme uz dažādu sugu augu augšanu un jonu uzkrāšanos” izstrādāts LU Bioloģijas fakultātē.

Ar savu parakstu apliecinu, ka pētījums veikts patstāvīgi, izmantoti tikai tajā norādītie literatūras avoti un iesniegtā darba elektroniskā kopija atbilst izdrukai.

Autors: Zaiga Landorfa-Svalbe

03.06.2019.

Rekomendēju darbu aizstāvēšanai

Vadītājs: Dr. hab. biol., prof. Ģederts Ieviņš

03.06.2019.

Recenzents:

Dr. biol. Doc. Jevgenija Nečajeva

Darbs iesniegts Bioloģijas fakultātē 03.06.2019.

Metodiķe:

Darbs aizstāvēts maģistra gala pārbaudījumu komisijas sēdē

06.06.2019. prot. Nr. ____, vērtējums _____

Komisijas sekretārs/e: