

LATVIJAS UNIVERSITĀTE  
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE  
AUGU FIZIOLOĢIJAS KATEDRA

NaCl UN SMAGO METĀLU SĀĻU IETEKME UZ PIEKRASTES  
MITRĀJA AUGA KRASTMALAS SKĀBENES *RUMEX*  
*HYDROLAPATHUM* AUGŠANU UN JONU UZKRĀŠANOS

Maģistra darbs

Autors: Silvija Ieviņa

Stud. apl. Nr. sm17048

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

RĪGA 2020

## KOPSAVILKUMS

Pētījuma mērķis bija kontrolētos apstākļos pārbaudīt krastmalas skābenes izturību un jonu uzkrāšanos NaCl un smago metālu (kadmija, hroma, niķeļa un svina) sāļu ietekmē. Augus audzēja automatiskajā siltumnīcā, kur tos apstrādāja ar dažādām attiecīgās vielas koncentrācijām un mērīja hlorofila koncentrāciju un hlorofila *a* fluorescenci. Pēc novākšanas žāvētām auga daļām veica jonu analīzi. Krastmalas skābene izvairījās no jonu uzkrāšanas jaunajās lapās visos variantos. Savukārt uzkrāšanas vieta atšķīrās – Na, Cd un Ni maksimāli uzkrājās vecajās, nokaltušajās lapās, bet Cr un Pb saknēs. Pēc izmaiņām lapu hlorofila koncentrācijā un hlorofila *a* fluorescencē nevarēja paredzēt NaCl un smago metālu ietekmi uz augiem. Krastmalas skābene ir potenciāli izmantojama sāļainu un ar kadmiju un svinu piesārņotu augšņu rekultivācijai un attīrīšanai.

Atslēgvārdi: fitoremediācija, metālu uzkrāšanās, nātrija uzkrāšanās, hlorofils, hlorofila *a* fluorescence.

## SUMMARY

The aim of the study was to determine tolerance and ion accumulation of *Rumex hydrolapathum* plants in the presence of NaCl and heavy metal (cadmium, chromium, nickel and lead) salts. The plants were cultivated in an automated greenhouse where they were treated with different concentration of the respective substances, and leaf chlorophyll concentration and chlorophyll *a* fluorescence was measured. After harvesting ion analysis was performed in dried plant parts. *R. hydrolapathum* avoided ion accumulation in young leaves in all treatments. However, the maximum ion accumulation occurred in old leaves for Na, Cd and Ni, but for Cr and Pb in roots. From the changes in leaf chlorophyll concentration and chlorophyll *a* fluorescence the growth of plants could not be predicted. *R. hydrolapathum* could be potentially used for soil remediation polluted with NaCl, cadmium and lead.

Keywords: phytoremediation, metal accumulation, sodium accumulation, chlorophyll, chlorophyll *a* fluorescence.

# SATURS

Ievads .....	5
Literatūras apskats.....	6
2.1.    Piekrastes mitrāju ekoloģija un augu sugu fizioloģiskie pielāgojumi .....	6
2.2.    Nebiogēnie smagie metāli kā vides piesārņotāji un to toksiskums augiem....	12
2.3.    Augu izturības mehānismi smagajiem metāliem .....	15
2.4.    Smago metālu uzkrāšanās: augi hiperakumulanti.....	16
3. Materiāli un metodes.....	19
3.1.    Augu materiāls un audzēšana .....	19
3.2.    Eksperimentu shēma .....	19
3.3.    Augu fizioloģiskās un morfoloģiskās analīzes .....	21
3.4.    Augu ķīmiskās analīzes .....	21
3.5.    Rezultātu apstrāde.....	22
Rezultāti .....	23
4.1.    Augsnes mitruma un NaCl ietekme .....	23
4.2.    Dažādu NaCl koncentrāciju ietekme .....	28
4.3.    Smago metālu ietekme.....	35
Diskusija.....	23
Secinājumi.....	51
Pateicības.....	52
Literatūras saraksts.....	53

## IEVADS

Augsnes piesārņojums ar smagajiem metāliem (SM) ir nopietna mūsdienu problēma, kurai var būt būtiskas negatīvas sekas uz cilvēka veselību (Singh *et al.* 2011). Tādu nozaru kā industriālā rūpniecības, ražošanas un lauksaimniecības darbību rezultātā augsnē nonāk arvien vairāk SM. Fitoekstrakcija ir augu augsnes un ūdens attīrīšanas metode, kura balstās uz dažu augu spēju uzņemt un uzkrāt SM to virszemes daļās (Suman *et al.* 2018). Tā ir videi draudzīga attīrīšanas metode no SM, kurai ir salīdzinoši zemas izmaksas (Garbisu *et al.* 2001). Tomēr liela daļa dabisko metālu hiperakumulantu, kuri parasti uzkrāj tikai vienu specifisku metālu, ir lēni augoši un ar mazu biomasu. Pēdējo gadu laikā ir pieaugusi interese par halofītu izmantošanu fitoremediācijā SM attīrīšanai no augsnes (Liang *et al.* 2017). Tas tādēļ, jo sāls un SM tolerancei ir līdzīgi mehānismi (Manousaki *et al.* 2011b).

*Rumex hydrolapathum*, kura dabīgi aug sāļos mitrājos, ir potenciāli izmantojama fitoremediācijai (Ievinsh *et al.* 2020). Tādēļ ir nozīmīgi noskaidrot *R. hydrolapathum* spēju augt, uzņemt un uzkrāt vairāku SM dažādās to koncentrācijās substrātā.

Maģistra darba mērķis: izmantojot *R. hydrolapathum* no sāļā mitrāja, kontrolētos apstākļos pārbaudīt augu izturību un jonu uzkrāšanos NaCl un smago metālu sāļu ietekmē.

Lai sasniegtu izvirzīto mērķi, maģistra darbam ir šādi uzdevumi:

- 1) pārbaudīt substrāta mitruma nozīmi atbildes reakcijā uz NaCl;
- 2) analizēt pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmi uz augu augšanu, fizioloģiskajiem rādītājiem un elektrolītu uzkrāšanos;
- 3) noskaidrot pieaugošu Cd koncentrāciju ietekmi uz augu augšanu, fizioloģiskajiem rādītājiem un Cd uzkrāšanos;
- 4) noskaidrot pieaugošu Cr koncentrāciju ietekmi uz augu augšanu, fizioloģiskajiem rādītājiem un Cr uzkrāšanos;
- 5) noskaidrot pieaugošu Ni koncentrāciju ietekmi uz augu augšanu, fizioloģiskajiem rādītājiem un Ni uzkrāšanos;
- 6) noskaidrot pieaugošu Pb sāļu koncentrāciju ietekmi uz augu augšanu, fizioloģiskajiem rādītājiem un Pb uzkrāšanos atkarībā no anjona veida.

# LITERATŪRAS APSKATS

## 2.1. Piekrastes mitrāju ekoloģija un augu sugu fizioloģiskie pielāgojumi

### 2.1.1. Vides sāļums

Pārmērīgs sāļums ir viens no nozīmīgākajiem vides faktoriem, kas ierobežo pilnvērtīgu augu augšanu. Augsni sāļu padara tajā esošie ūdenī šķīstošie sāļi, visbiežāk nātrijs hlorīds (NaCl). Sāļa augsne ir sastopama ne tikai jūru un okeānu tuvumā, bet arī iekšzemē. Paaugstināta sāļu klātbūtne augsnē un ūdenī būtiski negatīvi ietekmē lauksaimniecības augu augšanu visā pasaulē, jo kultūraugi lielākoties ir neizturīgi pret augsnes sāļumu, tā rezultātā samazinot ražas.

Augsne ir uzskatāma par sāļu, ja tās elektrovadītspēja (angl. *electrical conductivity*, EC) mitrai augsnei ir vismaz  $4 \text{ dS m}^{-1}$  25 °C temperatūrā, kas ir apmēram 40 mM NaCl (McGeorge *et al.* 1954). Jo augsne ir sāļāka, jo augstāka ir tās EC. Tomēr tādi faktori kā augsnes pH, relatīvais ūdens saturs un osmotiskais spiediens var ietekmēt tās EC (McGeorge *et al.* 1954). Atbilstoši šim pieņēmumam, šobrīd aptuveni 6% no visas pasaules sauszemes ir sasāļota. Nozīmīgāk ir, ka vismaz 20% no pasaules lauksaimniecības augsnēm ir sāļas (Munns 2005), turklāt paredz, ka ar laiku aizvien vairāk pieaugs sasāļotās lauksaimniecības zemju platības cilvēka darbības rezultātā. Lielākai daļai lauksaimniecības augu kultūru 40 mM NaCl būtiski negatīvi ietekmē to augšanu un līdz ar to arī ražu (Munns *et al.* 2008). Turklāt daudziem augiem būtiskas negatīvas sekas uz augšanu parādās augsnēs, kuru sāļums ir pat zem 40 mM NaCl (Bui *et al.* 2013). Tādēļ ir nozīmīgi uzlabot vai nu lauksaimniecības augu spēju augt sāļā augsnē vai arī uzlabot augsni.

Augsnes sāļums var būt dabīgi radies, kā arī cilvēka izraisīts vai vecināts. Dabīgais jeb primārais augsnes sāļums rodas ilgā laika periodā. Laikapstākļu ilgstošā ietekmē noārdās un sadalās ieži, kā rezultātā augsnē nonāk dažādi šķīstoši sāļu savienojumi. Šādi augsnē nokļūst nātrijs, magnijs un kalcijs hlorīdi, dažādi karbonāti. Vēl augsnē dabīgi nonāk sāļi, pārsvarā NaCl, no okeāniem un jūrām ar vēja un lietus palīdzību. Lietus ūdens satur no 6 līdz 50 mg  $\text{kg}^{-1}$  NaCl. Augstās sāls koncentrācijas lietū ir piejūras reģionos un, attālinoties no jūrām un okeāniem, tā samazinās. Savukārt cilvēka izraisīta augsnes pasālināšanās jeb sekundārais sāļums notiek izjaucot jonu līdzsvaru, ko piegādā augiem un ko augi uzņem. Tas notiek audzējot viengadīgus kultūraugus daudzgadīgo augu vietā un nepareizi apūdeņojot laukus – paaugstinās ūdens līmenis un notiek sāls koncentrēšanās sakņu zonā.

Dažādu sāļu savienojumu klātbūtne augsnē vai ūdenī augu ietekmē divos veidos. Pirmais ir osmotiskais stress, kura rezultātā augam samazinās spēja uzņemt pietiekamu ūdens daudzumu. Otrais iemesls ir sāls jonu toksicitāte.

Osmotisko stresu augs piedzīvo uzreiz pēc nonākšanas sāļā vidē (Horie *et al.* 2011). Augsta sāls koncentrācija augsnē palielina osmotisko spiedienu un samazina ūdens potenciālu. Lai augs uzņemtu ūdeni, tā saknēs osmotiskam spiedienam jābūt lielākam nekā augsnē, tomēr, ja sāls dēļ osmotiskais spiediens ir paaugstināts, tad ir apgrūtināta ūdens uzņemšana vai augs pat atdod ūdeni augsnei. Turklāt sāls radītais ūdens deficīts ietekmē visu augu, ne tikai tā saknes, jo arī citās auga daļās, samazinoties šūnu turgora spiedienam, samazinās šūnu izmēri (Yoo *et al.* 2009). Tā rezultātā auga lapas izmērs ir mazāks un tās ir biezākas. Osmotiskais stress augam arī izraisa izmaiņas atvārsnīšu darbībā. Gāzu apmaiņa caur atvārsnītēm samazinās, pieaugot NaCl koncentrācijai (Brugnoli *et al.* 1991), tādēļ samazinās augā uzņemtais CO<sub>2</sub> daudzums, kas nepieciešams fotosintēzei.

Līdzīgi kā citu jonu paaugstinātas koncentrācijas, arī Na un Cl joni var izraisīt jonu disbalansu (Hasegawa *et al.* 2000). Kad sāls daudzums augā ir sasniedzis noteiktu robežu, augs nespēj vairs uzturēt jonu homeostāzi un ir traucēti visi auga galvenie fizioloģiskie procesi – samazinās fotosintēzes intensitāte un traucēta auga augšana. Paaugstināts Na<sup>+</sup> jona daudzums augsnē traucē pietiekamu K<sup>+</sup> jonu uzņemšanu, tādēļ ka Na<sup>+</sup> un K<sup>+</sup> joni konkurē par uzņemšanu auga saknēs, jo tiem ir vienāds transporta mehānisms (Rodríguez-Navarro 2000). K<sup>+</sup> joni augā piedalās dažādos nozīmīgos procesos kā fotosintēzē, turgora veidošanā, katjonu – anjonu līdzsvara nodrošināšanā, enzīmu aktivizācijā (Hafsi *et al.* 2014). Laika gaitā daļa augu sugu liekos sāļus novada uz vecajām lapām un tās var atmirt. Kaut arī tas ir viens no auga aizsargmehānismiem pret pārsāļu vidi, augam nākas “upurēt” savas vecās lapas. Samazinās gan kopējais fotosintēzējošo lapu skaits, gan arī augs zaudē barības vielas, kuras bez sāls stresa no vecajām lapām augs būtu transportējis uz jaunajām (Chaves *et al.* 2009). Kaut arī atmirst vecās lapas, turpinās jaunu lapu veidošana. Auga atbilde uz sāls radīto osmotisko stresu ir līdzīga, kāda augam ir sausuma ietekmē. Sāļu negatīvo ietekmi uz augu nosaka arī auga suga, augsnes sastāvs un klimats (Tang *et al.* 2014).

Kopā šīs sāls radītās negatīvās sekas būtiski ietekmē auga attīstību dažādās tā dzīves fāzēs vai arī var izraisīt auga bojāeju. Sasāļota vide nelabvēlīgi ietekmē augu jau dīgšanas fāzē, bet dīgšanas ātrums un uzdīgušo sēklu skaits sāļā vidē ir atkarīgs no augu sugas. Paaugstināta NaCl koncentrācijā būtiski samazinājās dīgspēja tādiem lauksaimniecības

augiem kā tomātam (*Solanum lycopersicum*) (Kaveh *et al.* 2011), rapsim *Brassica napus* (Bordi 2010), kviešiem (*Triticum aestivum*) (Begum *et al.* 1992). Sasāļotas augsnes ir viens no pasaulē galvenajiem ražas limitējošiem faktoriem sausos un vidēji sausos reģionos (Munns *et al.* 2008). Lielākā daļa lauksaimniecības augu sāls ietekmē vai nu iet bojā vai arī samazinās to augšana (Serrano *et al.* 1999). Sāls radītais stress būtiski arī ietekmē auga ražu. Zeltainajām pupiņām (*Vigna radiata*) sāls stress būtiski ietekmēja pākstu skaitu uz auga, sēklu aizmetņu skaitu pākstī un sēklu masu (Ahmad *et al.* 2014). ASV Lauksaimniecības departamenta lauksaimniecības izpētes centrs (USDA-ARS 2019) ir apkopojis datus par sāļu robežu substrātā dažādām lauksaimniecības augu sugām. Norādīta sāļu koncentrācija substrātā, kuru pārkāpjot, būtiski samazinās konkrētā auga raža. Piemēram, dārza pupiņas (*Vicia faba*) negatīvi reaģēja uz 1,6 dS m<sup>-1</sup> (aptuveni 16 mM NaCl) un rīsi (*Oryza sativa*) būtiski samazināja ražu 3 dS m<sup>-1</sup>. Savukārt tolerantāki lauksaimniecības augi pret NaCl ir kvieši (*Triticum aestivum*) – 6 dS m<sup>-1</sup> un rudzi (*Secale cereale*) – 11,4 dS m<sup>-1</sup>. Citā pētījumā lēcām (*Lens culinaris*) novēroja ražas samazināšanos par 20% 2 dS m<sup>-1</sup> un pat 90 – 100 % 3,2 dS m<sup>-1</sup> (Katerji *et al.* 2001). Atceroties, ka augsne tiek uzskatīta par sāļu sākot no 4 dS m<sup>-1</sup>, dažu lauksaimniecības augu ražas būtiski samazinās arī augsnē, kas nekvalificējas kā sāļa.

Augus var iedalīt glikofītos un halofītos, balstoties uz to sāls toleranci un spēju augt sāļā vidē. Glikofīti, kuri ietver lielāko daļu lauksaimniecības augu, nespēj augt sāļā vidē un 100 – 200 mM NaCl koncentrācijās būtiski samazinās augu augšana (Horie *et al.* 2012). Savukārt halofīti spēj augt šādā vidē, jo tiem pastāv dažādi morfoloģiski un anatomiski pielāgojumi. Sāls koncentrācijas robeža, kas atdala halofītus no glikofītiem pēc dažādu autoru domām ir atšķirīga, tomēr vairākos pētījumos šī robeža ir minēta 200 mM NaCl (Flowers *et al.* 2010). Halofīti spēj optimāli augt 200 mM vai augstākās NaCl koncentrācijās, tomēr no visām pasaules augu sugām halofītu daudzums ir tikai apmēram 1% (Flowers, Colmer 2008). Pastāv arī halofīti, kuru optimālai augšanai ir pat nepieciešams paaugstināts NaCl daudzums augsnē, šie augi ir euhalofīti jeb īstie halofīti. Tomēr šie euhalofīti spēj konkurēt ar citiem augiem tikai vidē, kur citiem augiem ir apgrūtināta augšana pārāk liela sāļu daudzuma dēļ.

Augiem ir izveidojušies vairāki mehānismi, lai novērstu sāls jonu radīto stresu. Šie mehānismi ietver: 1) jonu homeostāzi vai to kompartmentāciju; 2) jonu transportu; antioksidatīvo enzīmu un savienojumu sintēzi; 3) osmolītu sintēzi; 4) hormonu regulāciju. Augi atkarībā no sugas izmanto kādu no šiem mehānismiem un nereti vairāku mehānismu kombinācijas. Glikofīti pārsvarā izmanto dažādas sāls izslēgšanas stratēģijas, savukārt halofīti gan izvairīšanās, gan tolerances stratēģijas.

Kā glikofīti, tā arī halofīti nespēj paciest paaugstinātu sāļu koncentrāciju lapu mezofila šūnu citoplazmā, tāpēc liekos sāļus transportē uz vakuolām vai arī vecākām auga lapām, kuras ar laiku atmirst (Zhu *et al.* 2003). Lai uzturētu jonu homeostāzi, augs veic Na<sup>+</sup> jonu kompartmentāciju – Na<sup>+</sup> jonus novada uz vakuolām. Jaunās lapas pret sāļiem ir jutīgākas, jo to šūnās ir mazāk vakuolu, kā arī vecās auga lapas nav tik fotosintizējoši aktīvas kā jaunākas lapas.

Kad NaCl tiek uzņemts augā un noglabāts vakuolās, rodas osmotiskā spiediena starpība vakuolās un citoplazmā. Šī spiediena izlīdzināšanas funkciju var veikt osmolīti, kas ir labi ūdenī šķīstoši bioloģiski neitrāli savienojumi ar zemu molekulāro masu, kuri neinhibē enzīmu darbību (Rhodes *et al.* 2006). Osmolītus augs sintizē, lai atjaunotu osmotisko līdzsvaru starp vakuolām un citoplazmu. Pie osmolītiem pieder dažāda veida savienojumi, piemēram, mono-, oligo- un polisaharīdi kā glikoze, fruktoze; daudzvērtīgie spirti; aminoskābes kā prolīns (Slama *et al.* 2015). Osmotiskā stresa ietekmē pastiprinās augu hormona abcīzskābes veidošanās saknēs un dzinumos. Abcīzskābes uzkrāšana var mazināt nelabvēlīgo sāls jonu ietekmi uz fotosintēzi un augšanu (Popova *et al.* 1995).

### 2.1.2. Augsnes applūšana

Ūdens augiem kā jau visiem dzīvajiem organismiem ir nepieciešams, tomēr arī ūdens pārbagātībai var būt nelabvēlīga ietekme uz auga augšanu. Augsnes applūšana ir situācija, kad ūdens līmenis ir vismaz līdz augsnes virskārtai. Līdzīgi gadījumi, kad ir liekais ūdens daudzums, ir ar ūdeni piesātināta augsne, kad gāzu apmaiņa saknēm ir ierobežota, un augu applūdināšana, kad zem ūdens līmeņa ir arī auga virszemes daļas vai viss augs. Auga atbilde uz applūšanu ir atkarīga no auga sugas, applūšanas ilguma un biežuma.

Augsnes applūšanas rezultātā augsnē samazinās skābeklis, jo augsnē esošo skābekli auga saknes un augsnes mikroorganismi patērē ātrāk nekā tas var difundēt no gaisa (Armstrong *et al.* 1994), kā rezultātā augsnē rodas ierobežots skābekļa daudzums (hipoksija) un vēlāk arī tā trūkums (anoksija). Augsnes applūšanas rezultātā kā pirmo efektu augs “izjūt” skābekļa trūkumu saknēm, kas ir nepieciešams, lai notiktu šūnu elpošana. Otrā ar augsnes applūšanu saistītā problēma ir augsnes redukcēšanās – oksidēšanās potenciāla samazināšanās, kas rodas applūšanas laikam pieaugot (Striker *et al.* 2005). Līdz ar augsnes redokspotenciāla samazināšanos, veidojas dažādi savienojumi, kuri arī var būt augiem kaitīgi, kā sulfīdi, etanols, pienskābe, acetilaldehīds (Kozłowski, Pallardy 1997). Augam nonākot hipoksijas vai anoksijas apstākļos, procesi, kuros piedalās skābeklis, piemēram Krebs cikls un elektronu

transports, ir traucēti. Tādēļ augi ir “spiesti” izvēlēties citu enerģijas iegūšanas veidu. Saknēm pietiekams skābekļa daudzums ir nepieciešams, lai optimāli veidotu adenīdtrifosfātu (ATP) no cukuriem, tomēr anoksijas laikā ATP veidošana samazinās līdz pat 95%. Tas notiek, jo normālos apstākļos oksidējot glikozi iegūst aptuveni 30 mol ATP, turpretī anearobos apstākļos tie it tikai 2 mol ATP (Barrett-Lennard 2002).

Nozīmīgs ir arī laiks, cik ilgi augs ir applūdis. Applūšanas ilgums ir svarīgākais faktors, kas nosaka auga izdzīvošanas spēju skābekļa trūkuma dēļ (Kozłowski 1984). Applūšana tekošā ūdenī ir mazāk kaitīga augiem nekā stāvošs ūdens (Kozłowski 1984). Ja ūdens nosedz tikai auga saknes, tad applūšanas izraisītais stress ir mazāks, jo skābekļa trūkums ir tikai saknēm un ne dzinumiem. Savukārt, visam augam nonākot zem ūdens, apgrūtināta skābekļa ieguve ir gan saknēm, gan dzinumiem. Ja ūdens, ar kuru augs ir pilnībā applūdis ir duļķains, tad samazinās arī augam piekļuvušais gaismas daudzums, kas nepieciešams fotosintēzei (Colmer *et al.* 2008).

Viens no anatomiskiem pielāgošanās mehānismiem sakņu applūšanas laikā ir aeranhīmas veidošana audos, kas nodrošina skābekļa transportu no auga dzinumiem uz saknēm (Colmer 2003). Savukārt morfoloģisks pielāgošanās veids ir adventīvo sakņu veidošana un auga garuma pieaugums, lai pēc iespējas lielāka auga virszemes daļa būtu virs ūdens (Naidoo, Mundree 1993). Strauja dzinumu augšana ir novērojama rīsiem (*Oryza sativa*) un dažādām skābeņu (*Rumex sp.*) sugām, turklāt, izmantojot šīs sugas kā modeļaugus, novērots, ka etilēna uzkrāšanās audos zem ūdens ir viens no faktoriem, kas izraisa dzinumu stiepšanos (Jackson 2008). Adventīvās saknes, kuras ir porainas un nereti atrodas tuvāk augsnes virskārtai, palīdz uzņemt ūdeni un barības vielas. Kaut arī applūšanas laikā pastāv ūdens pārbagātība, pret applūšanu jutīgiem augiem samazinās uzņemtā ūdens daudzums, jo samazinās sakņu hidrauliskā vadītspēja (Islam *et al.* 2004). Augu atbilde uz augsnes applūšanu fizioloģiskā līmenī ietver atvārsnīšu aizvēršanos, transpirācijas un fotosintēzes intensitātes samazināšanos ierobežota CO<sub>2</sub> uzņemšanas dēļ (Striker 2012). Daudzu mitru vietu augu tolerance pret applūšanu balstās uz to spēju transportēt skābekli no lapām uz saknēm (Kozłowski 1984). To nodrošina aeranhīmas audi, kas iet no dzinumiem līdz saknēm. Skābeklim sasniedzot saknes, tas nereti difudē no saknēm augsnē, tā nodrošinot, ka samazinās auga saknēm kaitīgie savienojumi, kuri veidojas applūdušās augsnēs (Hook *et al.* 1971).

Piejūras zonās sastopami augi, kuri ir pielāgojušies optimālai augšanai ne tikai applūstošās augsnēs, bet arī applūšanai ar sāļu ūdeni. Šiem halofītiem ir dažādi morfoloģiski

un fizioloģiski pielāgojumi, kas tiem ļauj turpināt augt anaerobos un sāls stresa apstākļos. Pie šiem pielāgojumiem pieder modifikācijas saknēs skābekļa uzņemšanai un īpašu epidermā esošu dziedzeru veidošana, kas izdala sāli no auga. Šādus sāls izdalošus dziedzerus veido vairākas sukulentu sugas. Vēl cits mehānisms ir sāls transportēšana uz vecajām lapām, kas vēlāk atmirst. Liela daļa veikto pētījumu par kombinēto sāls stresa un augsnes applūšanu ir veikti ar glikofītiem. Barreta-Lennarda veiktajā apskatā 2003. gadā apkopoja viengadīgo lauksaimniecības augu un krūmu ietekmi uz sāļu un ar ūdeni piesātinātu augsni (Barrett-Lennard 2003). Dažiem augiem ūdens pārsātinātība izraisīja būtiski palielinātu  $\text{Na}^+$  koncentrāciju dzinumos, salīdzinot ar augiem, kuri auga drenētā augsnē. Tā rezultātā augšana un izdzīvošana augiem, kas auga gan sāļā, gan ūdens pārsātinātā augsnē, bija nelabvēlīga, salīdzinot ar augiem, kuri auga tikai sāļā vidē. Savukārt sāļos, applūstošos biotopos dabiski augošie halofīti spēj regulēt jonu koncentrāciju dzinumos applūšanas radītajos hipoksijas un anoksijas apstākļos (Flowers, Colmer 2008).

### 2.1.3. Augsnes ķīmiskais sastāvs

Jūras piekrastes mitrājos ir vairākas īpatnības, kas kopā veido tikai piejūras mitrājiem specifiskus augsnes apstākļus – 1) jūras piekrastes mitrājos ir regulāra un var būt arī ilgstoša augsnes applūšana ar jūras ūdeni; 2) augsts augsnes sāļums; 3) minerālelementu trūkums vai pārbagātība augsnē. Augsnes applūšanas rezultātā rodas hipoksijas vai anoksijas apstākļi augam, kā rezultātā var būt izmaiņas auga augšanā un augsnē esošo minerālvielu pieejamībai. Slāpekļis ( $\text{N}_2$ ) ir minerālelements, kas parasti jūras piekrastes mitrāju augsnē trūkst. Atmosfēras slāpekļa  $\text{N}_2$  pārveidošana par amoniju ( $\text{NH}_4^+$ ) jeb slāpekļa fiksācija ir anaerobs process. Tomēr applūšanas radītajos anaerobos apstākļos radušais sērūdeņradis ( $\text{H}_2\text{S}$ ) bloķē amonija uzņemšanu (Armitage 2014), līdz ar to var rasties papildus slogs tā jau trūkstošā slāpekļa uzņemšanai. Applūšanas radīto anaerobo apstākļu dēļ arī ir traucēta fosfora (P) un kālija (K) uzņemšana augā (Sojka, Stolzy 1980). Savukārt tādi minerālelementi kā P, Mg, Fe, Zn un Cu ir pietiekamā daudzumā, ja salīdzina ar optimālo minerālelementu koncentrāciju vairumam kultūraugu (Karlsons 2011). Aneorobos apstākļos redokspotenciāls samazinās, kā rezultātā  $\text{Mn}^{4+}$  un  $\text{Mn}^{3+}$  reducējas par  $\text{Mn}^{2+}$  (zem +450 mV pH 6.0),  $\text{Fe}^{3+}$  reducējas par  $\text{Fe}^{2+}$  (+220 mV, pH 6.0) un sulfāti reducējas par sulfīdiem (Brümmer 1974). Uzlabotā reducēto dzelzs un mangāna jonu pieejamība veicina šo jonu pārlietu uzņemšanu un var izraisīt augam toksikozi. Savukārt, ja augsnē ir augsta sulfīdu koncentrācija, tie veido nešķīstošus savienojumus ar cinku, dzelzi un mangānu, kas var izraisīt šo elementu trūkumu augā (Hawill *et al.* 1985). Jūras piekrastes mitrājos ir novērojama būtiska minerālvielu koncentrācijas

heterogenitāte gan laikā, gan vietā (Karlsons *et al.* 2017). Augsto heterogenitāti izraisa ūdenslīmeņa svārstības un tā arī ietekmē augu izvietojumu mitrājā. Šīs augstās heterogenitātes dēļ sāļajos mitrajos augošie augi ir spējīgi morfoloģiski un bioķīmiski pielāgoties dažādām stresa situācijām (Ievinsh 2006). Vēl nav viennozīmīgi izpētīts, kā dažādas augu sugas piejūras mitrajos pielāgojušās augsnes heterogenitātei, kā arī piekrastes mitrāju augu minerālvielu prasības nav īsti zināmas.

## **2.2. Nebiogēnie smagie metāli kā vides piesārņotāji un to toksiskums augiem**

Smagie metāli (SM) ir elementi ar augstu atoma masu un blīvumu vismaz  $5 \text{ g cm}^{-3}$ . SM ir dabiski sastopami augsnē, ūdenī, iežos un nogulumos. Apkārtējā vidē dabiski tie nonāk noārdoties iežiem, augsnes erozijas un metālu korozijas rezultātā vai arī vulkāna izvirdumu laikā. Tomēr plašā SM saturošo produktu izmantošana tādās sfērās kā rūpniecība, lauksaimniecība, transports, sadzīve un medicīna novedusi pie to plašas izplatības apkārtējā vidē. Tā kā smagie metāli nevar sadalīties vai nav iznīcināmi, tie saglabājas vidē, tur uzkrājas, un potenciāli var radīt kaitējumu cilvēka veselībai un cietiem dzīvajiem organismiem. Smago metālu toksiskums ir atkarīgs no dažādiem faktoriem, kā arī atšķirīgu dzīvo organismu atbildes uz tiem var variēt. Vides piesārņojums ar SM rodas, ja piesārņotājs ir sastopams gaisā, ūdenī vai augsnē. Kaut arī ir vairāki veidi, kā SM metāli dabīgi nonāk gaisā, ūdenī un augsnē, lielākā daļa tur nonāk antropogēnās darbības rezultātā. Nozīmīgi piesārņotāji ir fosilās degvielas dedzināšana, metālu kausēšana, transportlīdzekļu izmeši, dzelzs ražošana, derīgo izrakteņu raktuves un augu mēslošana (Mohammed *et al.* 2011).

Daži smagie metāli ir neaizstājami elementi dzīvniekiem un augiem. Piemēram, varš (Cu) ir smagais metāls, kurš nepieciešams fotosintēzes darbībai augos. Savukārt cinks (Zn) un niķelis (Ni) darbojas kā enzīmu reakciju kofaktori (Nagajyoti *et al.* 2010). Tomēr, kaut arī daži SM ir nepieciešami augu augšanai konkrētā koncentrācijā, to pārbagātībā, kā arī jebkuru citu jonu pārmērība, ir toksiska augiem. Tādi SM kā kadmijs (Cd) un svins (Pb), kuri ir arī sastopami augu minerālmēslojumos, nav augiem nepieciešami. Neskatoties uz to, vai augam konkrētais SM ir nepieciešams vai pat ir toksisks, augi no substrāta tos uzņem, jo augi nevar selektīvi uzņemt no augsnes tikai to, kas tiem ir nepieciešams (Ghori 2019). SM stresa laikā augiem deaktivējas un denaturējas vairāki enzīmi un proteīni, kā arī SM aizvieto metālu jonus enzīmu molekulu aktīvajos centros, līdz ar to ir traucēta auga fotosintēze, elpošana un homeostāzes uzturēšana (Hossain *et al.* 2012). Fotosintēzes darbība augos, īpaši fotosistēma II (PSII), ir ļoti jutīga pret dažāda veida vides stresu, tai skaitā arī SM izraisīto stresu. Tāpēc pēc

izmaiņām PSII fotoķīmiskajā efektivitātē jeb izmaiņām hlorofila *a* fluorescencē var spriest par augu toleranci un konkrētu stresa faktoru (Sghaier *et al.* 2015). Vēl SM veicina aktīvo skābekļa savienojumu veidošanos (superoksīda anjona radikālis  $O_2^-$ , hidroksilradikālis OH, ūdeņraža peroksīds  $H_2O_2$ ). Šie augsti reaģētspējīgie savienojumi veidojas augā kā blakusprodukti vairākām bioķīmiskām reakcijām, tomēr palielinātā koncentrācijā var augam radīt endogēno oksidatīvo stresu, kas noved pie bojājumiem DNS un RNS, enzīmu inhibēšanas, proteīnu oksidācijas (Shahid *et al.* 2015). Augi ar SM toksicitāti var pieredzēt samazinātu augšanu, lapu hlorozi, sakņu brūnēšanu un bojāeju.

### 2.2.1. Hroms

Hroms (Cr) ir smagais metāls, kas ir septītais visbiežāk sastopamais elements Zemes garozā (Nriagu 1998). Dabā visbiežāk sastopamās formas ir  $Cr^{3+}$  un  $Cr^{6+}$ , savukārt pārējās formas parasti ir nestabilas. Turklāt  $Cr^{6+}$  forma, salīdzinot ar  $Cr^{3+}$ , ir 10 – 100 reizes toksiskāka dzīvajiem organismiem (Shahid *et al.* 2017). Liela daļa hroma piesārņojuma veidojas no ražošanas laikā radušamies notekūdeņiem, kuri parasti satur toksiskāko  $Cr^{6+}$  formu, kas izraisa piesārņojumu gan ūdenstilpnēs, gan gruntsūdeņos (Chandra, Kulshreshtha 2004). Hromam augā nav nekādu zināmu fizioloģisku vai metabolisku funkciju. Cr toksiskums augam novērojams kā inhibēta augšana, modifikācijas ultrastrukturās šūnu membrānās un hloroplastos, lapu hloroze, samazināts pigmentu daudzums un samazināta sēklu dīgšanas spēja (Farooq *et al.* 2016; Reale *et al.* 2016).

### 2.2.2. Kadmijs

Kadmijs (Cd) tīrā veidā ir sastopams reti, pārsvarā tas ir dažādu savienojumu sastāvā. Nozīmīgi Cd avoti nonākšanai augsnē ir notekūdeņi, atmosfēras nosēdumi un fosfora saturošie augu mēslojumi. Cd nereti ir sastopams pesticīdos, ar kuriem apstrādā lauksaimniecības augus. Augiem, kuri aug ar kadmiju piesārņotā substrātā, ir novērojama inhibēta augšana, sakņu brūnēšana un lapu hloroze. Kadmijam uzkrājoties, tas inhibē Fe(III) rudektāzi, kas noved pie Fe(II) trūkuma augā, kas savukārt negatīvi ietekmē fotosintēzes darbību (Alcántara *et al.* 1994) un var radīt maldīgu iespaidu, ka augsnē trūkst dzelzs. Fotosintēzes intensitāte krītas arī samazinātās hlorofila sintēzes un enzīmu inhibēšanas dēļ, kas iekļauti  $CO_2$  fiksācijā (De Filippis *et al.* 1993). Cd arī iejaucas barības vielu (Ca, Mg, K un P) un ūdens uzņemšanā un transportā, radot minerālvielu deficītu augā (Das *et al.* 1997). Cd nav augam nepieciešams augšanai, turklāt tā augstā toksicitāte augam iespējams skaidrojama ar to, ka Cd ir līdzīgas ķīmiskas īpašības cinkam (Zn) līdz ar to  $Cd^{2+}$  var

aizvietot  $Zn^{2+}$ . Zn savukārt ir neaizstājams mikroelements augam, kam ir būtiska nozīme kā kofaktoram dažādiem enzīmiem (Aravind *et al.* 2003).

### 2.2.3. Niķelis

Niķelis (Ni) ir pārejas metāls, kas dabīgi lielāko daļu augsnēs sastopams ļoti nelielā daudzumā. Tā daudzums augsnē ir atkarīgs no tā daudzuma pamatiezī. Tomēr  $Ni^{2+}$  koncentrācija augsnē pieaug vietās, kur ir cilvēka darbības kā metālu raktuves un kausēšana, fosilo izrakteņu dedzināšana (Gimeno-García *et al.* 1996). Būtisks  $Ni^{2+}$  piesārņojums lauksaimniecības augsnēs rodas arī no augiem izmantotajiem fosfāta mēslojumiem un pesticīdiem. Niķelis ir neaizstājams mikroelements tiem augiem, kas kā vienīgo slāpekļa avotu izmanto urīnvielu, jo tas ir daļa no ureāzes enzīma (Fabiano *et al.* 2015), kā arī tauriņziežiem. Ni trūkums augos ir reti sastopams, jo pārsvarā augsnes satur pietiekamu Ni daudzumu. Drīzāk problēma ir pārmērīgs Ni daudzums, kas augam var būt toksisks. Pārmērīgs  $Ni^{2+}$  daudzums augos izraisa tādas toksicitātes pazīmes kā lapu hlorozi un nekrozi. Tas tādēļ, jo niķelis konkurē ar tādu mikroelementu kā Fe, Mg, Mn, Zn uzņemšanu un transportu augā. Ja Ni ir īpaši lielā daudzumā, tas izraisa hlorofilu sadalīšanos, sekmējot lapu bojāeju (Ahmad *et al.* 2011). Augot ar  $Ni^{2+}$  piesārņotā augsnē augiem veidojas barības vielu disbalanss, rodas traucējumi šūnu membrānu darbībā. Vēl uzņemot paaugstinātu  $Ni^{2+}$  daudzumu, samazinās uzņemtā ūdens daudzums augā. Samazināts ūdens daudzums tiek izmantots kā indikators pieaugošai  $Ni^{2+}$  toksicitātei augos.

### 2.2.4. Svins

Svins (Pb) ir viens no izplatītākajiem toksiskajiem elementiem augsnē. Dabiski svina saturu augsnē būtiski ietekmē pamatiezis, turklāt Pb nav vienmērīgi izplatīts dažādos slāņos, bet gan pārsvarā koncentrējas augsnes augšējā slānī. Augstais Pb saturs augsnē nāk no sadzīves notekūdeņiem, metālu raktuvēm un kausēšanas, svina saturošām krāsām, benzīna un sprāgstvielām. Augi svinu var uzņemt gan no augsnes, gan gaisa. Pb augā nav nekādu zināmu lomu to metabolismā. Augsta Pb koncentrācija nelabvēlīgi ietekmē auga augšanu un fotosintēzes procesus. Vizuāli Pb toksicitāte izpaužas kā sakņu un auga augšanas inhibēšana, lapu hloroze un vīstošas vecās lapas. Fizioloģiski paaugstināts Pb saturs augā izraisa enzīmu aktivitātes inhibēšanu, izjauc minerālās barošanās un ūdens līdzsvaru, izmaina membrānu caurlaidību (Sharma, Diets 2006). Pb augs no augsnes uzņem salīdzinoši lēni, kā arī tā transports augā ir ierobežots, līdz ar to liela daļa uzņemtā Pb uzkrājas saknēs. Turklāt Pb biopieejamība no augsnes ir atkarīga no augsnes pH, organisko vielu satura, dzelzs oksīdu un

fosfora satura. Vēl svina toksicitāte ir atkarīga no tā formas. No gaisa augšpusē Pb uzņem ar lapotni, līdz ar to svina saturs vecākās lapās ir augstāks nekā jaunajās (Bunzl, Kracke 1984).

### 2.3. Augu izturības mehānismi smagajiem metāliem

Augiem ir izveidojušies vairāki mehānismi pret smagajiem metāliem. Kopumā ir divi veidi, kā novērst iespējamās SM radītos bojājumus – izvairīties vai paciest (tolerance). Izvairīšanās mehānisms balstās uz auga spēju ierobežotā daudzumā uzņemt SM, savukārt paciešanas stratēģija uz spēju tikt galā ar uzņemtajiem metālu joniem, izmantojot dažādus mehānismus. Auga tolerances pakāpe pret SM ir atkarīga no auga sugas, augsnes īpašībām, auga attīstības stadijas un paša smagā metāla veida.

Izvairīšanās mehānismi ietver metālu jonu izslēgšanu, SM savienojumu veidošanu ar ligandiem un pārvietošanu. Izvairīšanās mehānismu būtība balstās uz izvairīšanos no SM jonu iekļūšanas augu šūnās citoplazmā un oksidatīvā stresa novēršanu (Thakur *et al.* 2016). Lai novērstu SM jonu uzkrāšanos citoplazmā, augi izvairās tos transportēt caur plazmatisko membrānu, regulējot membrānu caurlaidību, sintizējot metālu helātu veidojošas vielas (Yang *et al.* 2005). SM joniem nonākot citoplazmā, var notikt to helatācija un vēlāk kompartmentācija. Citoplazmā atrodas dažādi organiski un neorganiski ligandi, kas spēj saistīties ar metālu joniem, līdz ar to samazināt brīvo metālu jonu koncentrāciju un to radīto fitotoksicitāti. No organiskajiem savienojumiem galvenie ir fitohelatīni, metalotionīni, organiskas skābes, aminoskābes (Hall 2002; Sharma *et al.* 2006). Savukārt no neorganiskajiem savienojumiem – fosfāti un silikāti. Pēc metāla jona piesaistīšanas, šie savienojumi no citoplazmas nonāk vakuolās. Pastāv arī citas jonu kompartmentācijas stratēģijas, kas iekļauj SM jonu noglabāšanu apoplastos vai īpašās šūnās (epidermā, mezofilā, epidermas matiņos) (Thakur *et al.* 2016). Epidermas matiņi var gan uzkrāt SM jonus, gan sekretēt sekundāros savienojumus, kas neutralizē SM kaitīgo ietekmi (Harada *et al.* 2010). Tādas morfoloģiskas struktūras kā bieza kutikula un mikorizu veidotā simbioze var samazināt SM ietekmi. Sēnei veidojot mikorizas simbiozi auga saknēs, SM joni sekvestrējas sēnes šūnās, tādā veidā augs izvairās no SM uzņemšanas savās šūnās. Vēl viens efektīvs mehānisms pret liekajiem joniem ir to transports uz auga vecajām lapām, kuras ar laiku atmirst, atbrīvojot augu no SM.

Tomēr, ja SM koncentrācija ir augstāka, nekā augs spēj tikt galā ar izvairīšanās mehānismiem, citoplazmā pieaug SM koncentrācija izraisot brīvo radikāļu veidošanos, kas noved pie oksidatīva stresa. Oksidatīva stresa laikā augā paaugstinās aktīvo skābekļu formu

(ASF) veidošanās intensitāte (Mourato *et al.* 2012). Lai novērstu brīvo radikāļu un ASF kaitīgo ietekmi, augiem ir izstrādāti vairāki enzimatiski un neenzimātiski antioksidatīvā stresa mehānismi. Antioksidatīvie enzīmi kā superoksīda dismutāze (SOD), katalāze (CAT), glutations reduktāze (GR) un neenzimātiskie antioksidanti kā glutations, askorbāts, karotinoīdi, fenoliskie savienojumi (flavanoīdi, tannīni un lignīni) kalpo kā brīvo radikāļu “savācēji”. Antioksidatīvie enzīmi būtiski ietekmē auga jutīgumu un toleranci pret SM radīto stresu. Metālus uzkrājošajiem augiem (zilganais naudulis *Thlaspi caerulescens* un sareptas sinepe *Brassica juncea*) kadmija ietekmē ievērojami pieauga antioksidatīvo enzīmu aktivitāte, īpaši SOD un CAT aktivitāte. Savukārt metālu neuzkrājošajam augam (īstā tabaka *Nicotiana tabacum*), CAT aktivitāte būtiski samazinājās, kaut arī SOD pieauga, liecinot, kas tabaka nespēj tik efektīvi mazināt ASF radītās sekas (Wang *et al.* 2008). Šiem antioksidantiem var būt arī citas nozīmīgas funkcijas augā, piemēram, glutations SM stresa laikā augā darbojas kā helators un signālu devējs (Jozefczak *et al.* 2012). Savukārt askorbāta funkcijas vēl bez kā antioksidants ir piedalīšanās elektronu transportā, kā enzīmu kofaktors un citu vielu sintēze (Smirnoff *et al.* 2000).

#### 2.4. Smago metālu uzkrāšanās: augi hiperakumulanti

Hiperakumulanti ir augi, kuri spēj ne tikai augt augsnē ar augstu metālu saturu, bet arī uzņemt lielu daudzumu metālu to virszemes daļās bez īpašām toksicitātes pazīmēm. Vairāk nekā 500 augu sugu tiek uzskatītas par hiperakumulatoriem. Kaut arī tie nāk no dažādām augu dzimtām, nozīmīga daļa ir Brassicaceae dzimtas pārstāvji, īpaši *Alyssum* un *Thlaspi* ģintis. Liela daļa hiperakumulantu aug ar metāliem bagātā augsnē, turklāt vairākums sugu ir obligāti metalofīti – augi, kuri aug tikai metāliem bagātās augsnēs. Savukārt fakultatīvie metalofīti var augt arī augsnēs ar zemu metālu saturu. Ja suga spēj augt gan metālu bagātā, gan nabadzīgā augsnē, tai var rasties metalofilas un nemetalofilas populācijas, atkarībā no augsnes metālu satura (Bert *et al.* 2000). Dažas augu sugas ir kāda konkrēta smagā metāla uzkrājējas, citas var uzkrāt vairākus SM veidus, tomēr neviena suga nespēj akumulēt visus liekos smagos metālus. Lielākā daļa zināmo hiperakumulantu sugu uzkrāj niķeli un parasti ir sastopamas augsnēs ar dabīgi augstu niķeļa daudzumu (Reeves *et al.* 1999). Katram SM ir noteikts koncentrācijas sliksnis, kuru pārsniedzot augu var uzskatīt par hiperakumulantu,  $>1000 \text{ mg kg}^{-1}$  Cu, Co, Cr, Ni un Pb vai  $>10\,000 \text{ mg kg}^{-1}$  Mn un Zn (Baker *et al.* 1989). Hiperakumulantu sugas spēj uzkrāt 100 līdz pat 1000 reižu augstāku SM koncentrāciju nekā lielākā daļa sugu, kuras neuzkrāj SM.

Hiperakumulantiem ir trīs izteiktas īpašības, kas nav citiem augiem, kuri neuzkrāj palielinātu daudzumu metālu: labāka spēja uzņemt SM no augsnes; ātrāka un efektīvāka SM transportēšana no saknes uz dzinumiem; izteikti labāka spēja detoksificēt un sekvestrēt SM lapās. Atšķirībā no augiem – neuzkrājējiem, kuri caur saknēm uzņemtos SM lielākoties uzkrāj turpat saknēs, hiperakumulanti ātri un efektīvi transportē SM uz dzinumiem caur ksilēmu. SM transportu no saknēm veicina tas, ka hiperakumulanti mazāk sekvestrē SM to sakņu vakuolās, līdz ar to liekie joni var tikt transportēti uz dzinumiem (Lasat *et al.* 2000). Nozīmīgas SM uzkrāšanā ir brīvās aminoskābes, kā piemēram, histidīns un nikotinamīns, kas viedo stabilus savienojumus (Callahan *et al.* 2006). Vēl hiperakumulantu saknēs ir mazas organiskas molekulas, kas iespējam darbojas kā metālu saistoši ligandi. Augu ligandi iesaistās metālu sekvestrēšanā, transportā uz virszemes daļām un noglabāšanā. Ātra un efektīva SM detoksifikācija un sekvestrēšana ir nozīmīga hiperakumulantu īpašība, kas ļauj koncentrēt lielu daudzumu SM auga virszemes daļās. Tas pārsvarā notiek SM saistīšana ar ligandiem un / vai to aizvākšana no citoplazmas, pārvietojot tos uz pārsvarā vakuolām vai šūnapvalkiem. Tā kā SM uzkrāšana notiek lapās, kur notiek arī auga izdzīvošanai nepieciešamie fotosintēzes procesi, tad ieteicamās metālu sekvestrēšanas vietas ir epiderma, epidermas matiņi un kutikula, kur ir potenciāli mazākais fotosintēzes bojājumu risks (Küpper *et al.* 2000; Robinson *et al.* 2003). Parasti SM ir izslēgti no atvārsnītšu blakus šūnām un slēdzējšūnām, lai pasargātu fotosintēzes norisei nozīmīgās atvārsnītes (Cosio *et al.* 2005).

Lielākoties ar SM piesārņotas augsnes klāj viengadīgi lakstaugi nevis koki. Tas tādēļ, ka SM laika gaitā uzkrājas šūnās, parasti tikai daļa lakstaugu spēj izdzīvot tik nelabvēlīgos apstākļos.

Pat, ja konkrētajā substrātā nav augstas SM koncentrācijas, hiperakumulanti uzkrāj vairāk SM nekā blakus augošie augi. Tas liecina, ka visdrīzāk metālu akumulanti gūst kādu ieguvumu no šīs īpatnības (Rascio *et al.* 2011). Par hiperakumulācijas jēgu augam ir izteiktas vairākas hipotēzes. Pirmkārt, hiperakumulācija ir SM tolerances mehānisms. Otrkārt, konkurence ar mazāk SM tolerantām augu sugām. Treškārt, hiperakumulantiem var būt lielāka sausuma izturība. Ceturtkārt, iespējams, ka metālu hiperakumulācija augam nodrošina labāku aizsardzību pret mikroskopiskajām sēnēm un augēdājiem.

Hiperakumulanti pēdējo gadu laikā ir piesaistījuši uzmanību tieši ar to spēju uzkrāt augstas SM koncentrācijas, piemēram, derīgo elementu ieguve (angl. *phytomining*) un fitoremediācija. Derīgo elementu ieguve ir metālu iegūšanas veids, izmantojot augus

hiperakumulantus. Šis videi draudzīgais metālu iegūšanas veids ietver metālu uzkrājošo augu audzēšanu laukā, novākšanu un, sadedzinot biomasu, iegūst biorūdu (Brooks *et al.* 1998). Kaut arī ir bijuši veiksmīgi mēģinājumi metālu, piemēram, niķeļa, ieguvē, nepieciešami vēl pētījumi, lai noteiktu, ka šāds metālu iegūšanas veids ir ekonomiski izdevīgs. Fitoremediācija ir hiperakumulantu izmantošana piesārņotas augsnes, ūdens vai gaisa attīrīšanai. Viens no fitoremediācijas paveidiem ir fitoekstrācija, kas ir process, kurš ietver piesārņojošo vielu uzņemšana augā caur saknēm un noglabāšana auga virszemes daļās, un pēc tam šīs biomasas novākšana. Šis augsnes attīrīšanas veids ir videi draudzīgs un lētāks, salīdzinot ar citiem augsnes attīrīšanas veidiem. Fitoekstrācijai parasti izmanto augus, kuri ne tikai spēj uzkrāt daudz piesārņojošo vielu, bet arī kas īsā laikā izaudzē lielu biomasu. Diemžēl liela daļa hiperakumulantu ir ar mazu biomasu (Keller *et al.* 2005) un tie ir pielāgojušies augt tikai konkrētos biotopos, tādēļ potenciāli pielietojamo hiperakumulantu skaits izmantošanai fitoekstrācijai ir neliels.

### 3. MATERIĀLI UN METODEDES

#### 3.1. Augu materiāls un audzēšana

Eksperimentā izmantoja 2018. gadā Mērsragā, Latvijā esošā jūras piekrastes mitrājā ievāktās krastmalas skābenes *Rumex hydrolapathum* Huds sēklas. Sēklas žāvēja istabas temperatūrā, pēc tam uzglabāja ledusskapī 4 °C temperatūrā. Sēklas diedzēja izvietojot uz virsmas autoklāvētā ar dejonizētu ūdeni samitrinātā dārza melnzemē, ko ievietoja plastmasas augu audzēšanas konteinerā ar 800 mL tilpumu. Pēc apmēram 4 nedēļu stratifikācijas 4 °C temperatūrā, kastītes pārvietoja audzēšanas kamerā 15/20 °C apstākļos, apgaismojuma fotosintētiski aktīvās gaismas fotonu plūsmas blīvums 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Pēc otro īsto lapu parādīšanās dīgstus pārstādīja 200 ml plastmasas kastītēs dārza melnzemē un izvietoja slēgtās 48 L plastmasas kastēs siltumnīcā, pakāpeniski aklimatizējot siltumnīcas apstākļiem. Pēc 14 dienām augus pārstādīja lielajos veģetācijas traukos (1.2 l tilpumā), kuros augsne sastāvēja no melnzemes un kvarca smiltīm tilpuma attiecībā 1:1. Augus eksperimenta laikā audzēja automātiskajā siltumnīcā (HortiMax, Nīderlande). Papildus apgaismojumu siltumnīcā nodrošināja ar lampām Master SON-TPIA Green Power CG T 400 W (Philips, Nīderlande) un Powerstar HQI-BT 400 W/D PRO (Osram, Vācija), kuras nodrošināja 16 stundu ilgu fotoperiodu, fotonu plūsmas blīvums 380  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Dienas / nakts temperatūra bija 23/15 °C un relatīvais gaisa mitrums bija 60 – 70%. Augu veģetācijas traukus ik nedēļu randomizēti samainīja ar vietām, lai atrašanās vieta neietekmētu augšanas atšķirības.

#### 3.2. Eksperimentu shēma

Kopumā veica sešus atsevišķus eksperimentus, izmantojot dažādos laikos audzētus skābeņu dīgstus. Kad augi bija pielāgojušies siltumnīcas apstākļiem, tos sadalīja pa apstrādes variantiem:

1) augsnes mitruma un NaCl ietekmes eksperimentā bija astoņi apstrādes varianti, katrā pa četriem augiem (kopā 32 augi);

2) NaCl koncentrācijas gradienta eksperimentam bija seši varianti, katrā pa pieciem augiem (kopā 30 augi).

Augsnes mitruma un NaCl ietekmes eksperimenta augus laistīja ar dejonizētu ūdeni, lai uzturētu atšķirīgus augsnes mitruma un appludināšanas režīmus (1. tabula). Augsnes mitrumu

mērīja reizi dienā ar WET-2 sensoru. Apstrādi ar NaCl veica, izmantojot 200 mol L<sup>-1</sup> šķīdumu, pa 100 ml uz konteineru reizi nedēļā, trīs nedēļu laikā.

Dažādu NaCl koncentrāciju gradienta izveidošanai izmantoja 2. tabulā attēloto laistīšanas shēmu.

1. tabula.

Augsnes mitruma un NaCl ietekmes eksperimenta mitruma un appludināšanas režīmi.

Table 1.

Soil moisture and flooding regimes for soil moisture and NaCl effect experiment.

Variants	Raksturojums	Mitrums
A	Sausais	27%
B	Normālais	54%
C	Pārmitrais	Augs ūdenī līdz ½ konteinerā
D	Pārplūdušais	Augs ūdenī 1 cm virs augsnes līmeņa

2. tabula.

*R. hydrolapathum* laistīšanai izmantotās NaCl koncentrācijas dažādiem variantiem.

Table 2.

NaCl concentrations for watering *R. hydrolapathum* for different treatments.

	A	B	C	D	E	F
5. – 11. II	0	25	25	25	25	25
12. – 18. II	0	25	50	50	50	50
19. – 25. II	0	25	50	100	100	100
28. II – 4. III	0	25	50	100	200	200
5. – 11. III	0	25	50	100	200	400
12. – 18. III	0	25	50	100	200	400
19. – 25. III	0	25	50	100	200	400
26. IV – 1. IV	0	25	50	100	200	400
2. – 8. IV	0	25	50	100	200	400

Niķeļa, kadmija un hroma eksperimentos izveidoja katram sešus apstrādes variantus ar pieciem augiem uz variantu (kopā 30 augi). Svina acetāta un nitrāta eksperimentā bija septiņi apstrādes varianti, pa pieciem augiem katram svina savienojumam (kopā 35 augi).

Laistīšanas shēmas ar smago metālu saturošiem savienojumiem:

1) Niķeļa ietekmes eksperimentā (NiSO<sub>4</sub>) atbilstošu vielas daudzumu izšķīdināja dejonizētā ūdenī un iemaisīja augu audzēšanas substrātā pirms augu stādīšanas. Galējā Ni koncentrācija bija 0, 50, 100, 200, 500, 1000 mg L<sup>-1</sup> augsnes;

2) Hroma ietekmes eksperimentā ( $K_2Cr_2O_7$ ) augus laistīja ar 250 ml dejonizēta ūdens, kurā bija izšķīdināts tāds vielas daudzums, lai panāktu Cr koncentrāciju substrātā 0, 10, 50, 100, 200, 500 mg L<sup>-1</sup> augsnes;

3) Kadmija ietekmes eksperimentā ( $CdSO_4 \cdot H_2O$ ) augus laistīja ar 250 ml dejonizēta ūdens, kurā bija izšķīdināts tāds vielas daudzums, lai panāktu Cd koncentrāciju substrātā – 0, 2, 5, 10, 20, 100 mg L<sup>-1</sup> augsnes;

4) Svina ietekmes eksperimentā (svina acetāts  $Pb(CH_3COO)_2 \cdot 3H_2O$ ) un svina nitrāts  $Pb(NO_3)_2$ ) augus laistīja ar 250 ml dejonizēta ūdens, kurā bija izšķīdināts tāds vielas daudzums, lai panāktu Pb koncentrāciju substrātā – 0,2, 0,5 un 1 g L<sup>-1</sup>.

Augu papildu mēslošanu veica ar Kristalon Green Label (NPK 18-18-18 ar mikroelementiem; Yara International, Norvēģija) 0,5 g L<sup>-1</sup> koncentrācijā, pa 50 ml uz augu reizi divās nedēļās.

Pēc sešām vai septiņām nedēļām augus novāca.

### **3.3. Augu fizioloģiskās un morfoloģiskās analīzes**

Katru nedēļu pēc skābeņu pārstādīšanas lielajos veģetācijas traukos un pielāgošanas siltumnīcas apstākļiem, augiem mērīja hlorofila koncentrāciju, hlorofila fluorescences parametru Performance Index un augsnes mitrumu. Hlorofila koncentrāciju mērīja ar hlorofila mērītāju CCM-300 (Opti-Sciences, ASV). Katram augam izvēlējās iespējamo fotosintezējoši aktīvāko lapu – garāko jauno, pieaugušo lapu, kurai trīs vietās veica hlorofila koncentrācijas mērījumus. Hlorofila fluorescences parametru *Performance Index* mērīja ar Handy PEA fluorometru (Hansatech Instruments, GB). Vismaz 20 minūtes pirms mērījumu veikšanas, fotosintezējoši aktīvākajai lapai uzlika gaismas aptumšojošus klipšus divās vietās. Klipši nedrīkstēja būt uz lapas dzīslas. Augsnes mitrumu mērīja ar WET-2 sensor (Delta-T Devices, UK). Katram augam visās četrās veģetācijas trauka pusēs iesprauda mēraparāta dakšu un nolasīja augsnes mitrumu.

### **3.4. Augu ķīmiskās analīzes**

Eksperimenta beigās visus augus novāca. Visas auga lapas sadalīja pēc to izmēra un fizioloģiskā stāvokļa – jaunās lapas, sausās lapas un svaigās, pieaugušās lapas. Mērīja katras pieaugušās lapas platumu un garumu. Katru lapu grupu kopā nosvēra svaigās masa noteikšanai un ietina žāvēšanai. Auga saknes atdalīja no substrāta, tās skaloja ūdenī, lai

atdalītu pēc iespējas vairāk augsnes. Saknes nosvēra un ietina žāvēšanai. Iegūto augu materiālu žāvēja termostatā 60 °C aptuveni 72 stundas. Pēc žāvēšanas augu daļas atkārtoti nosvēra, lai noteiktu sauso masu. Ievāca arī augsnes paraugus, kurus arī žāvēja termostatā Na<sup>+</sup> koncentrācijas noteikšanai augsnē.

Žāvēto auga materiālu izmantoja jonu analīzēm un elektrovadītspējas noteikšanai (EC). Auga daļu vispirms sasmalcināja, izmantojot elektroniskās dzirnaviņas. Tad iesvēra 0,2 g no sasmalcinātā pulvera un kopā ar tīrām kvarca smiltīm piestā saberza vēl smalkāk. Tad saberztajam pulverim pievienoja 10 ml dejonizēta ūdens un, regulāri maisot, noturēja vienu minūti. Pēc filtrācijas caur neilona audumu iegūto šķīduma izmantoja K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup> un EC noteikšanai. K<sup>+</sup> koncentrāciju noteica ar LAQUAtwin kompakto mērītāju B-731, Na<sup>+</sup> ar LAQUAtwin kompakto mērītāju B-722 un EC ar LAQUAtwin elektrovadītspējas mērītāju B-771 (Horiba Scientific, Japāna).

Smago metālu jonu analīzes veica Latvijas Universitātes Bioloģijas institūta darbinieki. Žāvētam augu materiālam niķeļa, hroma, kadmija un svina koncentrācijas noteica ar atomu absorbcijas spektrometru Perkin Elmer AAnalyst 700A acetilēna gaisa liesmā. Augu materiālu sausā veidā mineralizēja ar HNO<sub>3</sub> tvaikiem un izšķīdināja HCl (Rinkis *et al.* 1987).

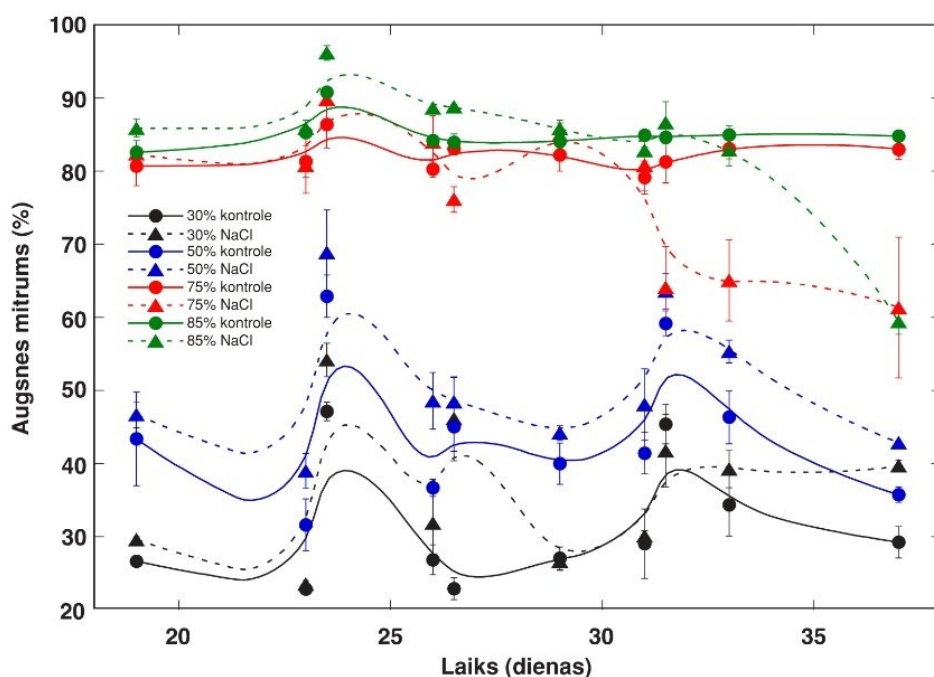
### **3.5. Rezultātu apstrāde**

Datu apstrādē izmantoja programmas Microsoft Excel un KaleidaGraph. Datu analīzei izmantoja Tukey-Cramer testu.

## REZULTĀTI

### 4.1. Augšnes mitruma un NaCl ietekme

Pieaugošā augšnes mitruma un NaCl kombinētajai ietekmei bija nozīmīgi uzturēt pēc iespējas nemainīgāku augšnes mitruma līmeni attiecīgajā daudzumā. 1. attēls parāda, kā izdevies noturēt nepieciešamo augšnes mitruma līmeni attiecīgajos apstrādes variantos. Ja 75 un 85% kontroles variantos mitruma līmeni izdevās uzturēt samērā nemainīgu, tad pārējos variantos mitruma līmenis bija mainīgs gan 30 un 50% kontroles variantiem, gan visiem NaCl variantiem. Visos ūdens kontroles variantos augšnes elektrovadītspēja (EC) eksperimenta gaitā palika nemainīga (2. attēls). Savukārt NaCl variantos, palielinoties dienu skaitam, pieauga arī EC. Starp NaCl variantiem atšķirīgā EC norāda, ka, kaut arī NaCl koncentrācijas variantos bija vienādas, dažāda ūdens daudzuma dēļ NaCl absolūtā koncentrācija pa variantiem bija atšķirīga.

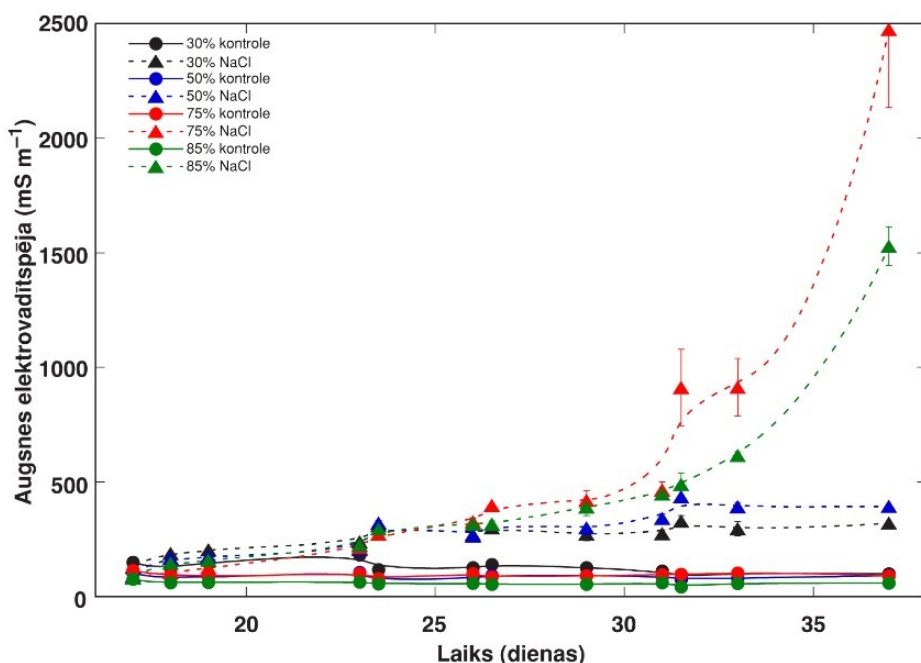


1. attēls. Augšnes mitruma izmaiņas konteineros ar *R. hydrolapathum* pa apstrādes variantiem eksperimenta gaitā.

Figure 1. Different treatment soil moisture content changes in containers with *R. hydrolapathum* during the experiment.

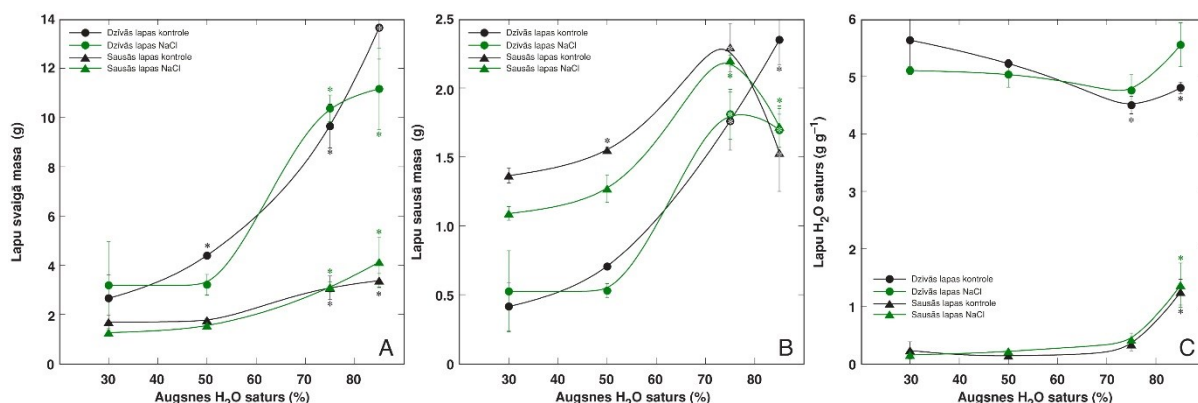
Eksperimenta beigās varēja novērot, ka lapu svaigā masa pieauga līdz ar augšnes ūdens satura palielināšanos gan kontrolei, gan NaCl variantu augiem (3. A attēls). Būtisku pieaugumu kontrolei novēroja dzīvajām lapām augšnes H<sub>2</sub>O saturam esot 50, 75 un 85%, savukārt sausajām lapām 75 un 80%. Ar NaCl laistītiem augiem bija līdzīgi rezultāti – būtiski

pieauga gan dzīvo, gan nokaltušo lapu svaigā masa augsnes H<sub>2</sub>O saturam sasniedzot 75 un 85%. Tā pat arī šo pašu dzīvo un nokaltušo sausā masa pieauga līdz ar ūdens satura paaugstināšanos, tomēr tā nokritās 85% variantā, izņemot dzīvās kontroles lapas (3. attēls). Būtisks sausās masas pieaugums bija kontroles sausajām lapām 50% un visām lapām 75%. Lapu H<sub>2</sub>O saturs būtiski nemainījās dzīvajām lapām augiem NaCl ietekmē, savukārt kontroles augiem tas būtiski nokritās 75 un 85% (3. attēls). Sausajām lapām būtisks lapu H<sub>2</sub>O pieaugums, salīdzinot ar kontroli, bija tikai augsnes H<sub>2</sub>O saturam esot 85%.



**2. attēls.** Augsnes elektrovadītspējas izmaiņas konteineros ar *R. hydrolapathum* pa apstrādes variantiem eksperimenta gaitā.

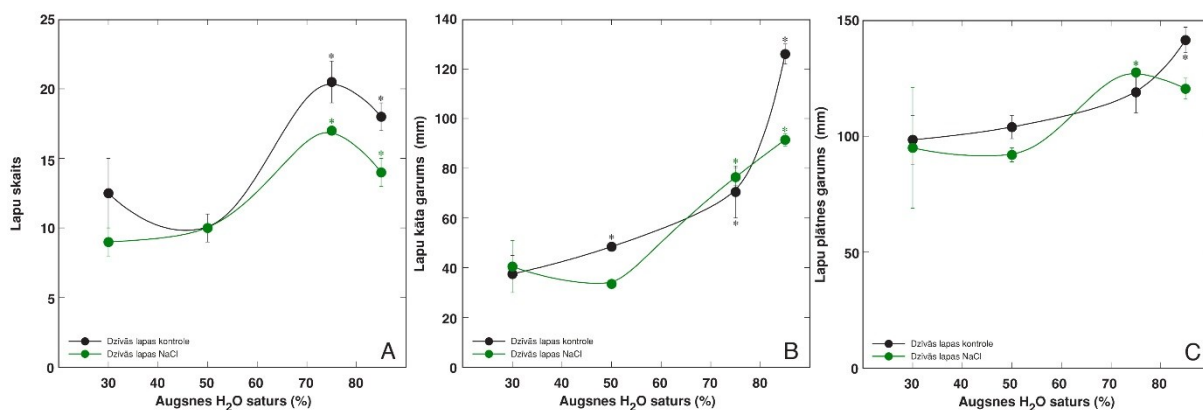
**Figure 2.** Different treatment soil electrical conductivity changes in containers with *R. hydrolapathum* during the experiment.



**3. attēls.** Augsnes mitruma un NaCl ietekme uz *R. hydrolapathum* sauso un dzīvo lapu svaigo masu (A), sauso masu (B) un ūdens saturu (C).

**Figure 3.** The effect of soil moisture content and NaCl on *R. hydrolapathum* wilted and live leaf fresh mass (A), dry mass (B) and water content (C).

Kopumā augsnes ūdens saturam palielinoties, pieauga arī skābeņu lapu skaits, lapu kāta garums un lapu plātnes garums (4. A, B un C attēls). Būtisks pieaugums lapu skaitam bija gan kontroles, gan NaCl variantam 75 un 85% (4. A attēls). Kontroles variantam lapu skaits vidēji bija augstāks nekā NaCl variantiem. Lapu kāta garuma pieaugums bija būtisks kontroles variantiem 50, 75 un 85%, NaCl variantiem – 75 un 85% (4. B attēls). Savukārt lapu plātnes garumam būtisks pieaugums bija tikai 85% kontrolei un 75% NaCl variantam (4. C attēls).



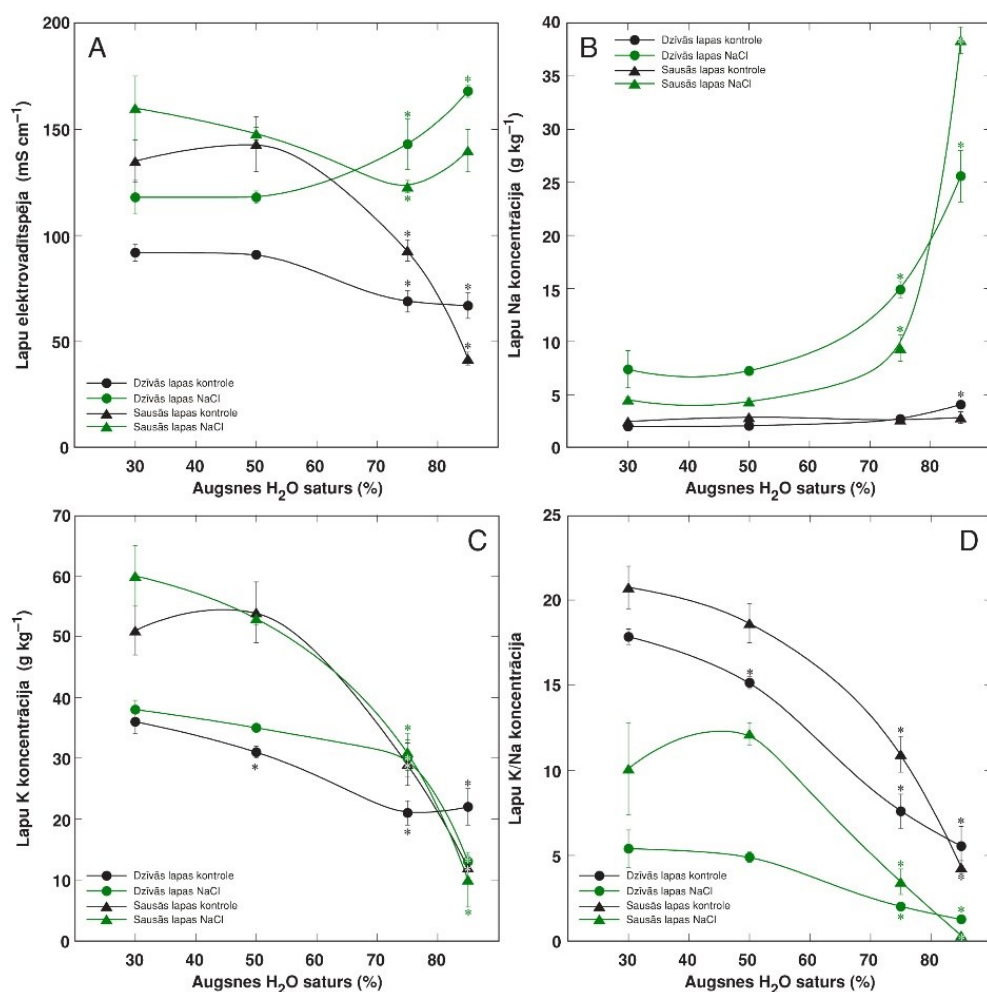
**4. attēls.** Augsnes mitruma un NaCl ietekme uz *R. hydrolapathum* lapu skaitu (A), lapu kātu garumu (B), lapu plātnes garumu (C).

**Figure 4.** The effect of soil moisture content and NaCl on *R. hydrolapathum* total number of leaves (A), leaf stalk length (B), leaf plate length (C).

Augsnes ūdens saturs daudzumam bija lielākoties būtiska ietekme uz lapu elektrovadītspēju, lapu Na<sup>+</sup> vai K<sup>+</sup> koncentrāciju un K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> koncentrāciju attiecību mitrumam esot 75 un 85%, salīdzinot ar 30% (5. attēls). Kontroles varianta dzīvajām un sausajām lapām un NaCl varianta būtiski samazinājās elektrovadītspēja 75 un 85%, savukārt NaCl variantam būtisks kritums bija tikai 75% (5. A attēls). Turpretī dzīvajām lapām NaCl variantā elektrovadītspēja būtiski pieauga augsnes ūdens saturam esot 75 un 85%. Arī lapu Na<sup>+</sup> koncentrācija būtiski pieauga 75 un 85% (5. B attēls). Ievērojams Na<sup>+</sup> koncentrācijas pieaugums bija NaCl variantiem, kaut arī kontroles variantam arī bija dzīvajām lapām būtisks pieaugums 85% mitrumā, taču, salīdzinot ar NaCl variantiem, tas bija neliels. Pretēji Na<sup>+</sup> koncentrācijai, K koncentrācija būtiski samazinājās, augsnes ūdens mitrumam pieaugot līdz 75 un 85% gan kontrolei, gan NaCl variantiem (5. C attēls). Līdzīgi arī K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> koncentrāciju attiecība būtiski samazinājās tajās pašās koncentrācijās (5. D attēls).

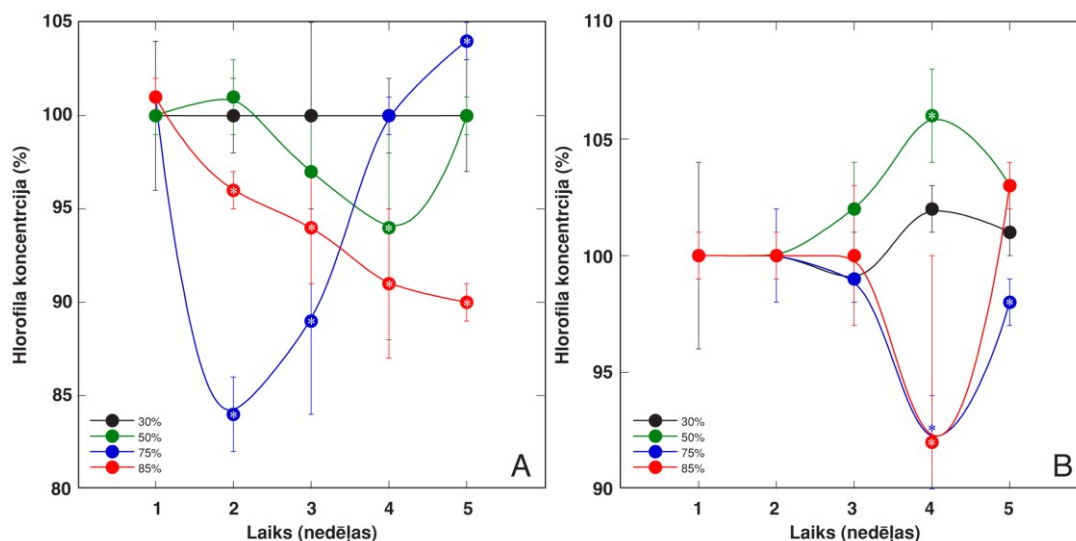
Augsnes mitruma kā arī augsnes mitruma un NaCl kombinētajā variantā ietekme uz hlorofila koncentrāciju *Rumex hydrolapathum* lapām bija dažāda un nebija kopīgas tendences (6. A un B attēls). Kopumā augsnes mitrumam bija negatīva ietekme un hlorofila

koncentrāciju lapās, izņemot 75% mitrumā 5. nedēļā hlorofila koncentrācija nedaudz, bet būtiski pieauga (6. A attēls). Hlorofila koncentrācijai būtiska augsnes mitruma ietekme, salīdzinot ar 30% mitrumu, bija tikai 4 nedēļā 50% mitrumā, savukārt pārējā laikā izmaiņas nebija būtiskas. 85% mitrumā katru nedēļu hlorofila koncentrācija būtiski kritās. Arī NaCl variantā būtisks pieaugums bija tikai vienam variantam – 50% mitrumā 4. nedēļā (6. B attēls). Būtisks kritums hlorofila koncentrācijai bija 75 un 85% mitrumā 4. nedēļā un 75% mitrumā 5. nedēļā, savukārt pārējās izmaiņas nebija būtiskas.



**5. attēls.** Augsnes mitruma un NaCl ietekme uz *R. hydrolapathum* lapu ekstraktu elektrovadītspēju (A), lapu Na<sup>+</sup> koncentrāciju (B), lapu K<sup>+</sup> koncentrāciju (C), lapu K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> koncentrāciju attiecību (D).

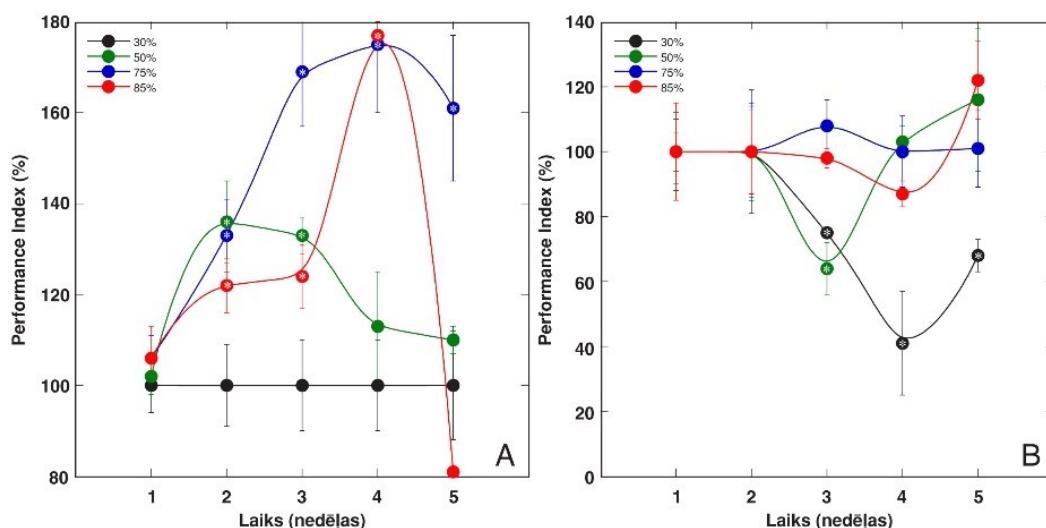
**Figure 5.** The effect of soil moisture content and NaCl on *R. hydrolapathum* leaf extract electrical conductivity (A), leaf Na<sup>+</sup> concentration (B), leaf K<sup>+</sup> concentration (C), leaf K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> concentration ratio (D).



**6. attēls.** A, augsnes mitruma ietekme uz hlorofila koncentrācijas dinamiku *R. hydrolapathum* lapās. B, NaCl apstrādes ietekme uz hlorofila koncentrācijas dinamiku dažāda mitruma nodrošinājuma apstākļos.

**Figure 6.** A, soil moisture effect on chlorophyll concentration dynamic in *R. hydrolapathum* leaves. B, NaCl treatment effect on chlorophyll concentration dynamic in different moisture conditions.

Augsnes mitruma un NaCl un augsnes mitruma ietekme uz hlorofila fluorescences parametra *Performance Index* bija pozitīva augsnes mitruma un negatīva NaCl variantos. (7. attēls A un B). Salīdzinot ar 30% mitrumu, 2. un 3. nedēļā *Performance Index* būtiski pieauga 50, 75 un 85% mitruma variantos, 4. nedēļā 75 un 85% un 5. nedēļā 75% (7. attēls A). NaCl variantos būtiski negatīva ietekme bija 30% mitrumā 3. 4. un 5. nedēļā un 50% mitrumā 3. nedēļā (7. attēls B). Dažreiz bija novērojama *Performance Index* palielināšanās 50, 75 un 85% mitrumā, bet tā bija nebūtiska.



**7. attēls.** A, augsnes mitruma ietekme uz hlorofila fluorescences parametra *Performance Index* dinamiku *R. hydrolapathum* lapās. B, NaCl apstrādes ietekme uz hlorofila fluorescences parametra *Performance Index* dinamiku dažāda mitruma nodrošinājuma apstākļos.

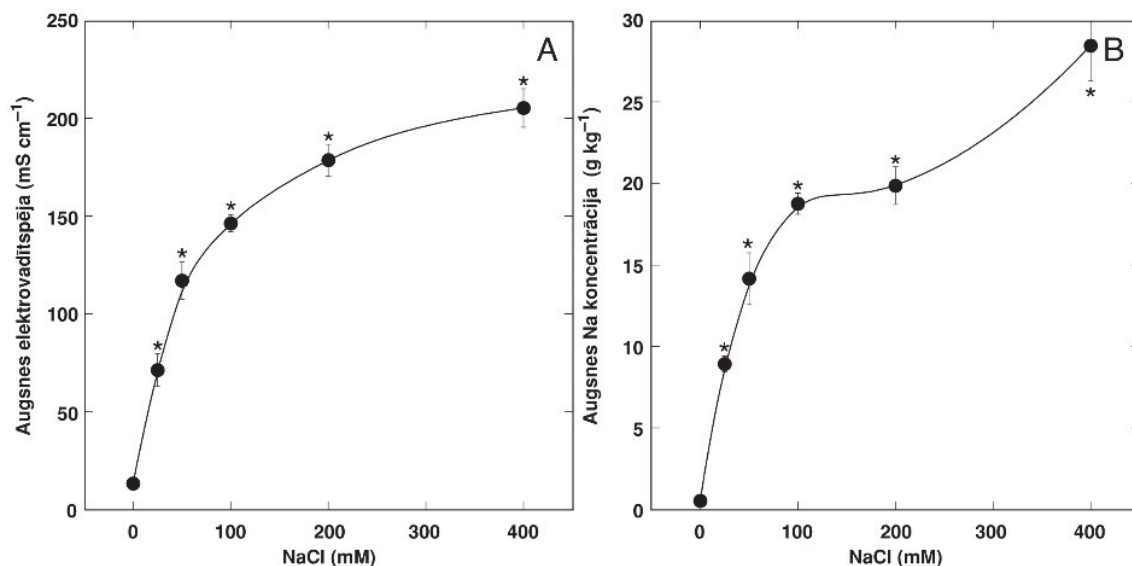
**Figure 7.** A, soil moisture effect on chlorophyll fluorescence parameter *Performance Index* dynamic in *R. hydrolapathum* leaves. B, NaCl treatment effect on chlorophyll fluorescence parameter *Performance Index* dynamic in different moisture conditions.

#### 4.2. Dažādu NaCl koncentrāciju ietekme

Kontrolētos laboratorijas apstākļos pētīja piecu dažādu NaCl koncentrāciju (25, 50, 100, 200 un 400 mM) ietekmi uz *Rumex hydrolapathum* augšanu, lapu hlorofila koncentrāciju un PI kā arī augsnes elektrovadītspēju un Na<sup>+</sup> koncentrāciju.

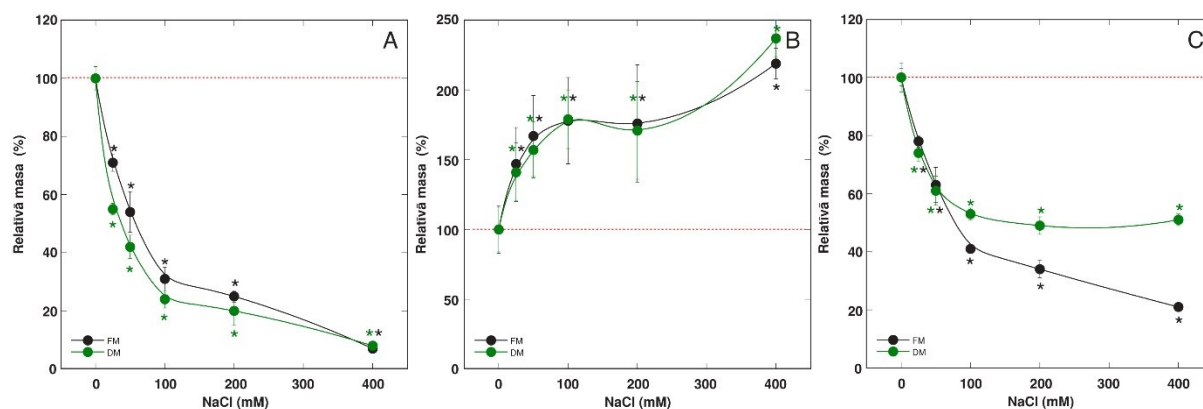
Palielinoties skābeņu apstrādei izmantotā laistīšanas šķīduma NaCl koncentrācijai, salīdzinot ar kontroli, būtiski pieauga gan augsnes elektrovadītspēja visās koncentrācijās, gan augsnes Na<sup>+</sup> koncentrācija līdz ar katru nākamo pievienotā NaCl daudzuma palielināšanos (8. attēls).

NaCl ietekme uz dzīvo lapu masu un kopējo lapu masu bija izteikti negatīva, savukārt pretējais efekts bija sausajām augu lapām (9. attēls). Dzīvo lapu masa gan svaigām, gan sausajām lapām būtiski kritās līdz ar katru NaCl koncentrācijas pieaugumu (9. attēls, A). Maksimālajā koncentrācijā 400 mM svaigo lapu masa, salīdzinot ar kontroli, bija nokritusies par 90%. Savukārt skābenes nokaltušo lapu masa pieauga līdz ar NaCl koncentrācijas palielināšanos (9. attēls, B). Dzīvo un sauso lapu kopējā masa, salīdzinot ar kontroli, būtiski samazinājās, tātad neskatoties uz sauso lapu masas pieaugumu, lapu kopējā masa tomēr kritās (9. attēls, C).



**8. attēls.** NaCl ietekme uz augsnes elektrovadītspēju (A) un Na<sup>+</sup> koncentrāciju augsnē (B) konteineros ar *R. hydrolapathum*.

**Figure 8.** NaCl effect on soil electrical conductivity (A) and Na<sup>+</sup> concentration in soil (B) in containers with *R. hydrolapathum*.

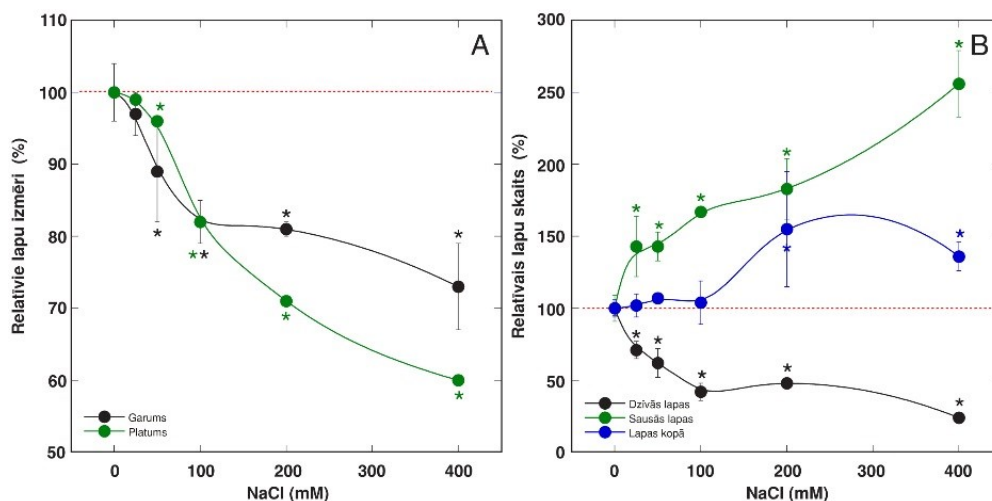


**9. attēls.** NaCl koncentrācijas ietekme uz *R. hydrolapathum* dzīvo lapu masu (A), sauso lapu masu (B), kopējo lapu masu (C).

**Figure 9.** NaCl effect on *R. hydrolapathum* live leaf mass (A), dry leaf mass (B), leaf total mass (C).

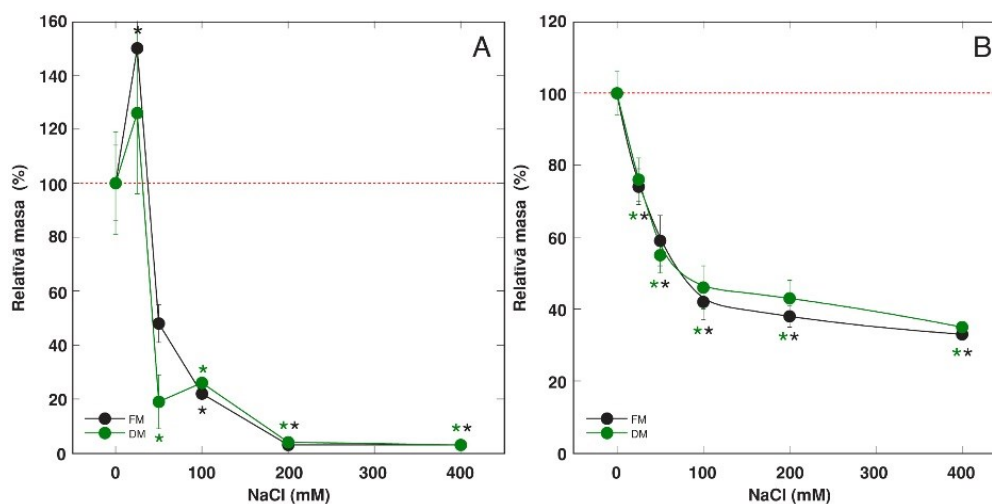
NaCl koncentrācijai palielinoties, dzīvo lapu garums un platums samazinājās (10. A attēls). Koncentrācijās 50, 100, 200 un 400 mM lapu garums un platums samazinājās būtiski, salīdzinot ar kontroli. Savukārt sauso un kopējais lapu skaits pieauga līdz ar NaCl koncentrācijas palielināšanos (10. B attēls). Sausām lapām būtisks skaita pieaugums bija visās NaCl koncentrācijās, kopējam lapu skaitam 200 un 400 mM. Turpretī pretēji sauso lapu skaitam, dzīvo lapu skaits būtiski samazinājās visās NaCl koncentrācijās.

NaCl koncentrācijas pieaugumam bija izteikti negatīva ietekme uz skābenes sakņu svaigo un sauso masu (11. A un B attēls). Kaut arī saknēm ārpus veģetācijas trauka sausā un svaigā masa pieauga koncentrācijā 25 mM NaCl un svaigajai masai šis pieaugums bija būtisks, jau NaCl koncentrācijai palielinoties līdz 50 mM, sakņu masa būtiski nokritās zem kontroles (11. attēls, A). Tā turpināja kristies līdz ar NaCl koncentrācijas palielināšanos. Sakņu, kuras auga konteinerā, svaigā un sausā masa būtiski kritās līdz ar katru nākamo NaCl koncentrācijas pieaugumu (11. attēls, B).



**10. attēls.** NaCl koncentrācijas ietekme uz *R. hydrolapathum* dzīvo lapu izmēriem (A), lapu skaitu (B).

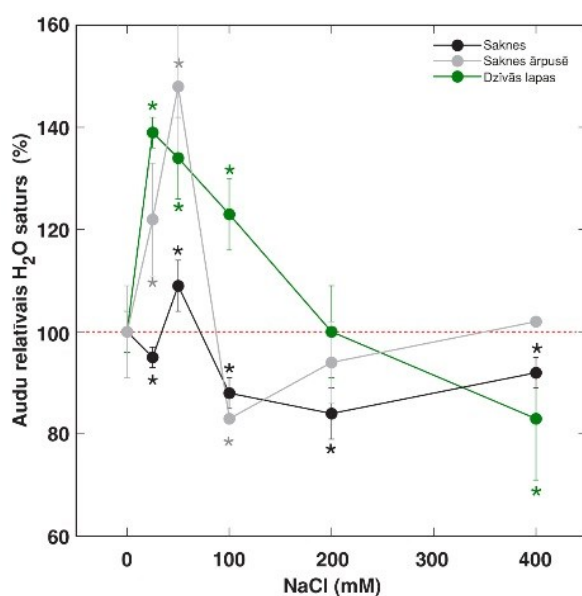
**Figure 10.** NaCl effect on *R. hydrolapathum* live leaf size (A), total leaf count (B).



**11. attēls.** NaCl koncentrācijas ietekme uz *R. hydrolapathum* sakņu masu ārpus konteinerā (A), sakņu masu konteinerā (B).

**Figure 11.** NaCl effect on *R. hydrolapathum* root mass out of the container (A), root mass in the container (B).

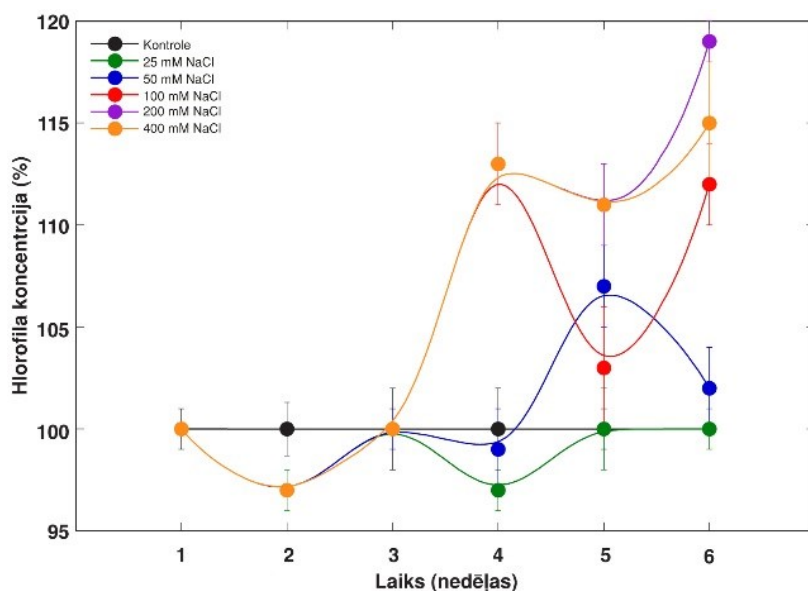
Dažādām NaCl koncentrācijām substrātā nebija viennozīmīgas ietekmes uz dažādu skābenes daļu ūdens saturu (12. attēls). Dzīvajām lapām koncentrācijās 25, 50 un 100 mM audu relatīvais ūdens saturs būtiski pieauga, savukārt 200 mM tas sasniedza kontroles daudzumu un 400 mM bija būtiski zemāks par kontroli. Ūdens saturam saknēs bija mainīga atbilde uz dažādām NaCl koncentrācijām – 25 mM tas, salīdzinot ar kontroli, būtiski samazinājās, tad 50 mM būtiski pieauga, savukārt 100, 200 un 400 mM atkal būtiski samazinājās. Arī saknēm ārpus veģetācijas trauka reakcijas uz NaCl koncentrācija pieaugumu bija atšķirīgas - 25 un 50 mM variantiem ūdens saturs būtiski palielinājās, pretējais efekts bija 100 mM, kur tas būtiski nokritās zem kontroles. NaCl 200 un 400 mM variantos nebija statistiski būtiskas ietekmes uz saknēm ārpusē.



12. attēls. NaCl koncentrācijas ietekme uz *R. hydrolapathum* dažādu daļu ūdens saturu.

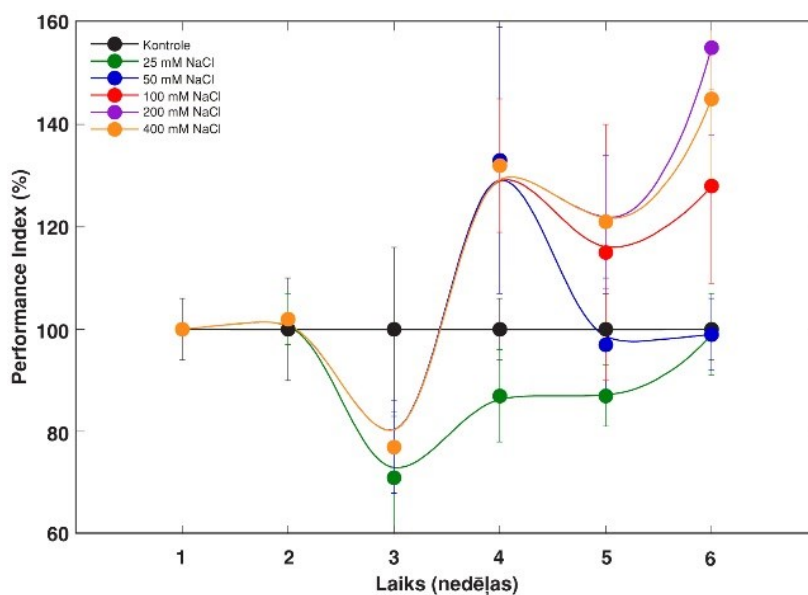
Figure 12. NaCl effect on *R. hydrolapathum* water content in different plant parts.

Kopumā laika gaitā hlorofila koncentrācijai bija tendence pieaugt, kaut arī tā bija stipri mainīga (13. attēls). Lielāku hlorofila koncentrācijas pieauguma caurmērā varēja novērot augiem augstākajās NaCl koncentrācijās, īpaši 4., 5. un 6. nedēļā. Līdzīgas tendences bija arī PI (14. attēls). Pirmajās trīs nedēļās izmaiņas bija nelielas, savukārt pēdējās trīs nedēļās augstākajās NaCl koncentrācijās (100, 200 un 400 mM) PI pieauga, salīdzinot ar kontroli.



**13. attēls.** NaCl koncentrācijas ietekme uz *R. hydrolapathum* augu lapu hlorofila koncentrāciju dinamiku.

**Figure 13.** NaCl treatment effect on *R. hydrolapathum* leaf chlorophyll concentration dynamic.

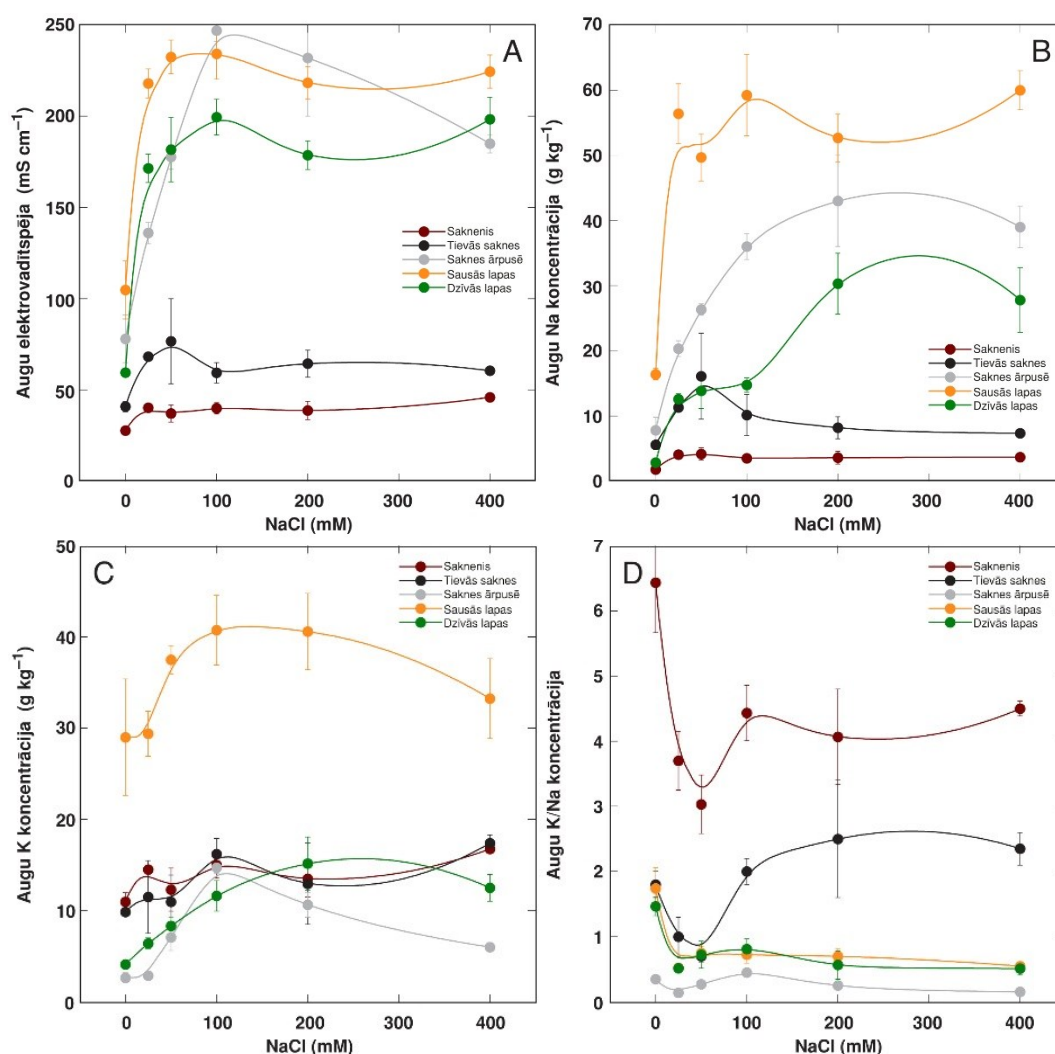


**14. attēls.** NaCl koncentrācijas ietekme uz *R. hydrolapathum* augu lapu hlorofila fluorescences parametra *Performance Index* dinamiku.

**Figure 14.** NaCl effect on *R. hydrolapathum* leaf chlorophyll fluorescence parameter *Performance Index* dynamic.

Tādu augu daļu kā sauso un dzīvo lapu un sakņu ārpus veģetācijas trauka elektrovadītspēja ievērojami pieauga NaCl klātbūtnē (15. attēls A). Turklāt elektrovadītspējai NaCl variantiem savā starpā nebija lielas atšķirības – līdzīga elektrovadītspēja bija kā 25 mM

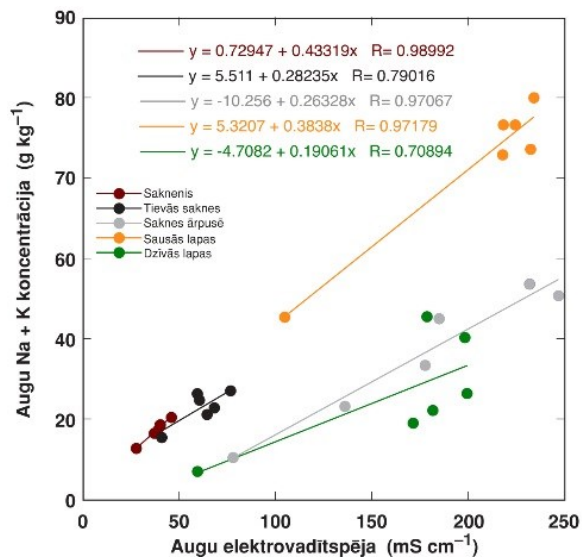
NaCl, tā arī 400 mM. Sakneņa un tievo sakņu elektrovadītspējas pieaugums līdz ar NaCl palielināšanos arī bija novērojams, bet tas bija daudz mazāks. Na<sup>+</sup> koncentrācijas pieaugums auga daļās bija līdzīgs elektrovadītspējas izmaiņām. Arī Na koncentrācija skābenes sausajās un dzīvajās lapās un saknēs ārpus trauka pieauga līdz ar NaCl koncentrācijas palielināšanos (15. attēls, B). Mazākais Na<sup>+</sup> koncentrācijas pieaugums bija auga saknē – neraugoties uz NaCl koncentrācijas palielināšanos, Na<sup>+</sup> koncentrācija saknē pieauga pavisam nedaudz. Arī K<sup>+</sup> koncentrācija kopumā pieauga līdz ar NaCl koncentrāciju, tomēr K<sup>+</sup> koncentrācijas pieaugums nebija tik straujš kā Na<sup>+</sup> gadījumā (15. attēls, C). Augstākā K<sup>+</sup> koncentrācija bija sausajās lapās, turklāt tā jau bija ievērojama augstākā arī kontroles variantā.



15. attēls. NaCl koncentrācijas ietekme uz *R. hydrolapathum* augu daļu ekstraktu elektrovadītspēju (A), Na<sup>+</sup> koncentrāciju (B), K<sup>+</sup> koncentrāciju (C), K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> koncentrāciju attiecību (D).

Figure 15. NaCl effect on *R. hydrolapathum* plant part electrical conductivity (A), Na<sup>+</sup> concentration (B), K<sup>+</sup> concentration (C), K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> concentration ratio (D).

Sakarību starp elektrovadītspēju un  $\text{Na}^+\text{+K}^+$  koncentrāciju skābenes saknenī, tievajās saknēs un sausajās lapās ietekmēja pārsvarā Na un K joni (16. attēls). Savukārt EC saknēs ārpus veģētācijas trauka un dzīvajās lapās bija lielāka, kas norāda, ka šajās augu daļās atradās arī citi EC ietekmējoši joni.



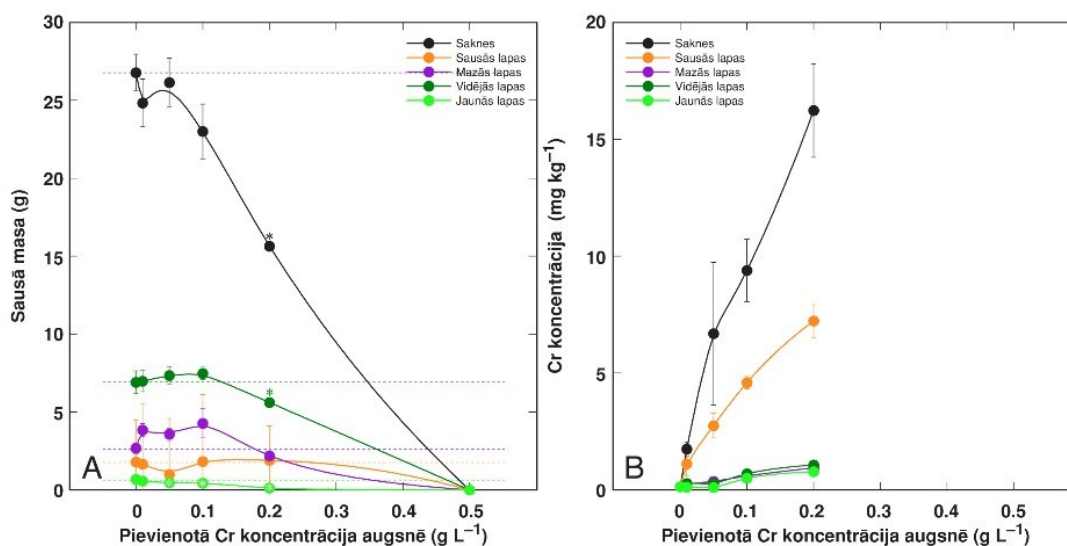
16. attēls. Sakarība starp audu ekstraktu elektrovadītspēju un to  $\text{Na}^+\text{+K}^+$  koncentrāciju *R. hydrolapathum* augu daļās.

**Figure 16.** Relationship between electrical conductivity of tissue extract and  $\text{Na}^+\text{+K}^+$  concentration in *R. hydrolapathum* plant parts.

### 4.3. Smago metālu ietekme

#### 4.3.1. Hroms

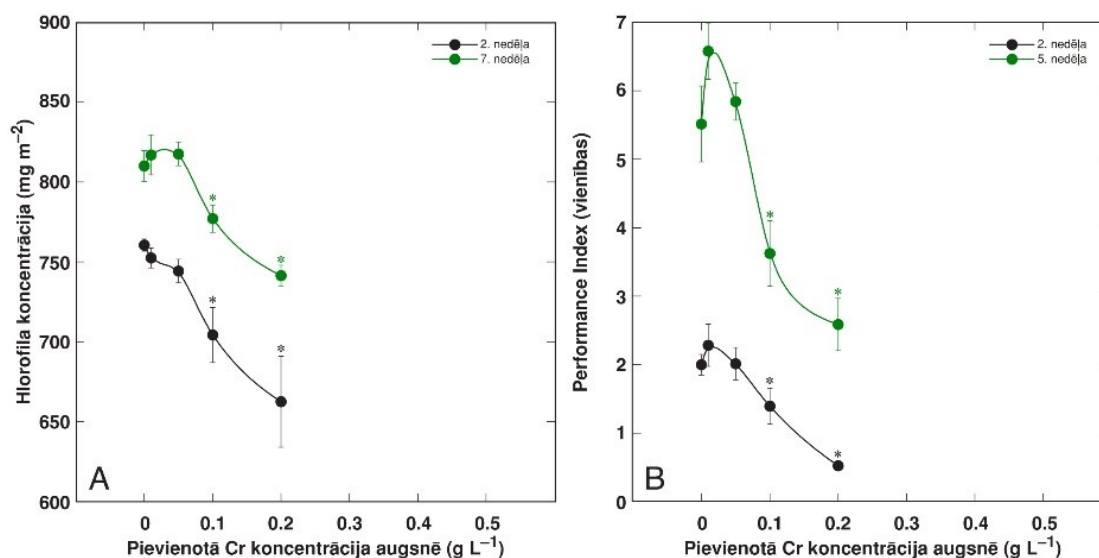
Augsnei pievienotā hroma (Cr) koncentrācijām 0,01, 0,05 un 0,1 g L<sup>-1</sup> nebija būtiskas ietekmes uz sakņu, sauso, mazo un vidējo lapu sauso masu (17. A attēls). Jaunās auga lapas būtiski negatīvi ietekmēja visas Cr koncentrācijas, izņemot zemāko (0,01 g L<sup>-1</sup>). Vēl saknēm un vidējām lapām būtisks sausās masas kritums bija 0,2 g L<sup>-1</sup>. Koncentrācijā 0,5 g L<sup>-1</sup> augi gāja bojā. Cr koncentrācijai visās auga daļās novēroja pieaugumu līdz ar Cr koncentrācijas pieaugumu augsnē (17. B attēls). Saknēm, kuras no visām auga daļām uzkrāja visvairāk Cr, maksimālā uzkrātā koncentrācija bija 16 mg kg<sup>-1</sup>. Arī sausajām lapās bija ievērojams pieaugums, tomēr apmēram uz pusi mazāks nekā saknēs – 7 mg kg<sup>-1</sup>. Auga dzīvajām lapām (mazajām, vidējām un jaunajām lapām) arī novērojas Cr koncentrācijas pieaugumu, tomēr tas bija neliels maksimāli sasniedzot apmēram 1 mg kg<sup>-1</sup>.



17. attēls. Dažādu Cr koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* auga daļu augšanu (A) un Cr koncentrāciju auga daļās (B).

Figure 17. Different Cr concentration effect on *R. hydrolapathum* plant part growth (A) and Cr concentration in plant parts (B).

Lapu hlorofila koncentrācija 2. nedēļā izteikti samazinājās līdz ar Cr koncentrācijas palielināšanos (18. A attēls). Arī 7. nedēļā kopumā hlorofila koncentrācija samazinājās. Tomēr gan 2., gan 7. nedēļā būtisks hlorofila koncentrācijas kritums bija tikai Cr koncentrācijās 0,1 un 0,2 g L<sup>-1</sup>. Hlorofila fluorescences parametrs *Performance Index* (PI) 2. nedēļā Cr koncentrācijās 0,01 un 0,05 g L<sup>-1</sup> nedaudz pieauga, tomēr ne būtiski un koncentrācijās 0,1 un 0,2 g L<sup>-1</sup> tas būtiski samazinājās (18. B attēls). Līdzīgi arī 5. nedēļā abās zemākajās koncentrācijās *Performance Index* pieauga, bet koncentrācijās 0,1 un 0,2 g L<sup>-1</sup> *Performance Index* būtiski samazinājās. Gan hlorofila koncentrācija, gan *Performance Index* 2. nedēļā kopumā bija zemāki nekā 5. vai 7. nedēļā.

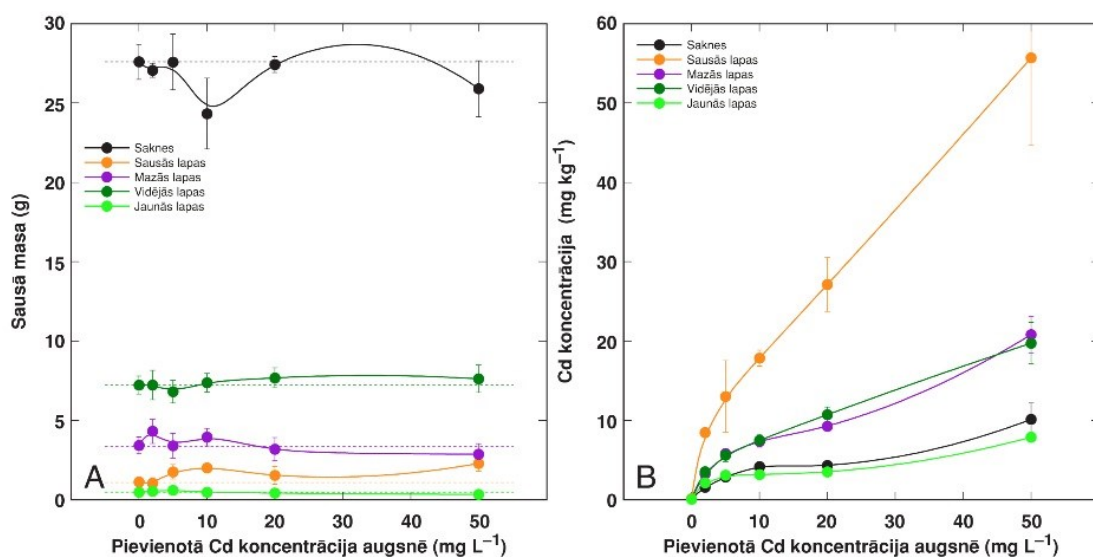


**18. attēls.** Dažādu Cr koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* lapu hlorofila koncentrāciju (A) un hlorofila fluorescences parametru *Performance Index* (B).

**Figure 18.** Different Cr concentration effect on *R. hydrolapathum* leaf chlorophyll concentration (A) and chlorophyll fluorescence parameter *Performance Index* (B).

### 4.3.2. Kadmijs

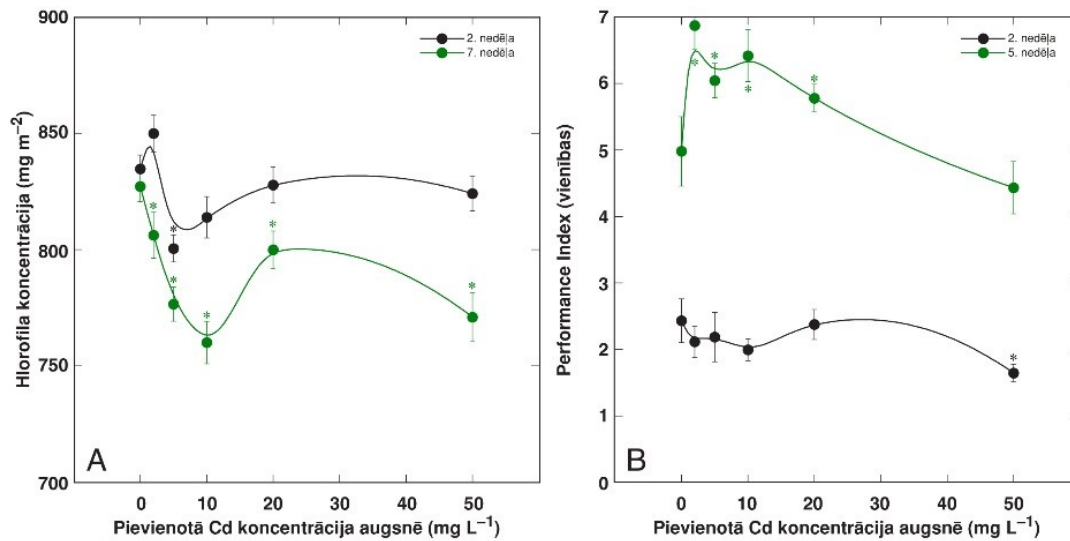
Augsnei pievienotā kadmijs (Cd) koncentrācijai nebija būtiskas ietekmes uz skābeņu sauso masu visām auga daļām (19. A attēls) – salīdzinot ar kontroli, sausā masa būtiski neizmainījās. Savukārt Cd koncentrācija auga daļās pieauga līdz ar augsnē pievienotā Cd koncentrācijas daudzumu (19. B Attēls). Augstākās Cd koncentrācija bija skābenes sausajās lapās – tas sasniedza pat  $55 \text{ mg kg}^{-1}$ . Vismazāk Cd augs uzkrāja jaunajās lapās.



19. attēls. Dažādu Cd koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* auga daļu augšanu (A) un Cd koncentrāciju auga daļās (B).

Figure 19. Different Cd concentration effect on *R. hydrolapathum* plant part growth (A) and Cd concentration in plant parts (B).

Cd koncentrācijai pieaugumam augsnē nebija vienmērīgas ietekmes uz lapu hlorofila koncentrāciju, tomēr kopumā, salīdzinot ar kontroli, hlorofila koncentrācija samazinājās (20. A attēls). 2. nedēļā hlorofila koncentrācija sākumā pieauga, tad nokritās vēl zemāk par kontroli un atkal nedaudz pieauga. 7. nedēļā, Cd koncentrācijai palielinoties  $1 - 10 \text{ mg L}^{-1}$ , hlorofila koncentrācija būtiski samazinājās, tomēr koncentrācijā  $20 \text{ mg L}^{-1}$  hlorofila koncentrācija nedaudz pieauga un  $50 \text{ mg L}^{-1}$  atkal samazinājās. *Performance Index* 2. nedēļā pievienotā Cd ietekmē būtiski samazinājās tikai maksimālajā koncentrācijā  $50 \text{ mg L}^{-1}$ , mazākās koncentrācijās izmaiņas nebija būtiskas (20. B attēls). Savukārt 5. nedēļā, pievienotā Cd koncentrācijās  $1 - 10 \text{ mg L}^{-1}$ , *Performance Index* bija būtisks pieaugums, salīdzinot ar kontroli. Arī 5. nedēļā Cd maksimālajā koncentrācijā *Performance Index* samazinājās, tomēr nebija būtiskas atšķirības no kontroles. Hlorofila koncentrācijas kopumā augstākas bija 2. nedēļā, savukārt PI 5. nedēļā.



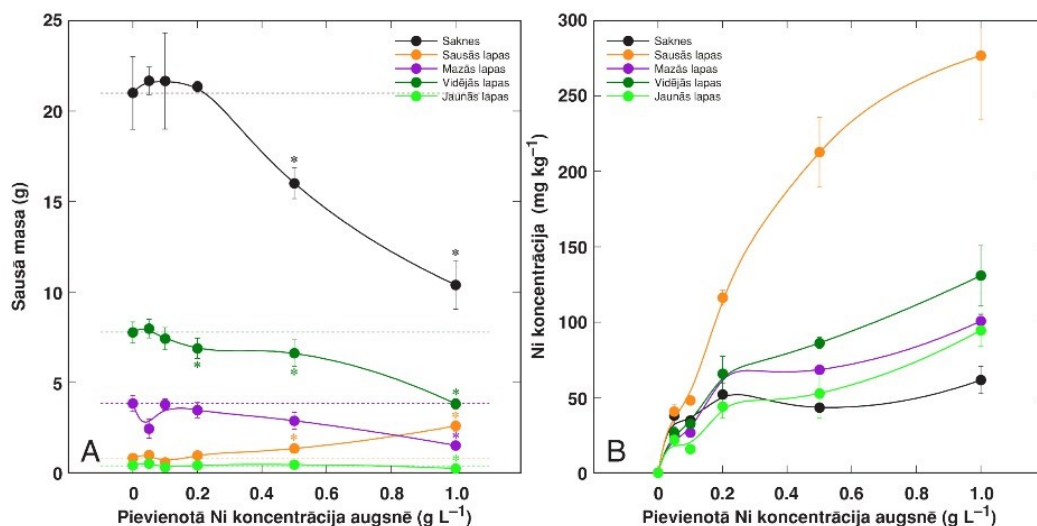
**20. attēls.** Dažādu Cd koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* lapu hlorofila koncentrāciju (A) un hlorofila fluorescences parametru *Performance Index* (B).

**Figure 20.** Different Cd concentration effect on *R. hydrolapathum* leaf chlorophyll concentration (A) and chlorophyll fluorescence parameter *Performance Index* (B).

#### 4.3.3. Niķelis

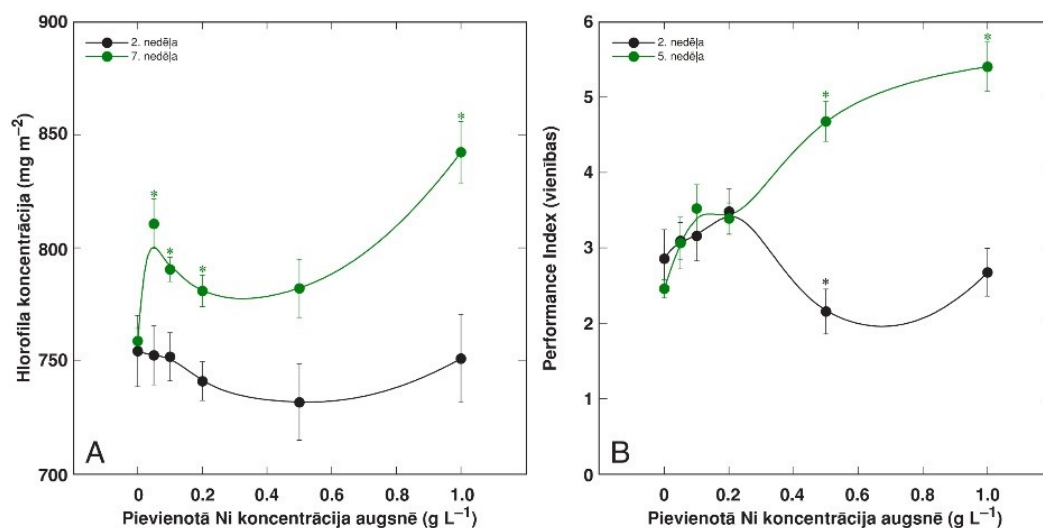
Kopumā niķeļa (Ni) koncentrācijas pieaugums izraisīja sausās masas kritumu visām auga daļām, izņemot sausajās lapās (21. A attēls). Sakņu, mazo un vidējo lapu sausā masa būtiski samazinājās, kad pievienotā Ni koncentrācija bija 0,5 un 1 g L<sup>-1</sup>. Jaunajām lapām neliels, bet būtisks sausās masas kritums bija maksimālajā Ni koncentrācijā – 1 g L<sup>-1</sup>. Pretēji pārējām auga daļām, sausajām lapām sausā masa būtiski pieauga koncentrācijās 0,5 un 1 g L<sup>-1</sup>. Visās auga daļās pieauga Ni koncentrācija, palielinoties pievienotajai Ni koncentrācijai augsnei (21. B attēls). Augstākais Ni pieaugums bija sausajās auga lapās – līdz 275 mg kg<sup>-1</sup> koncentrācijā 1 g L<sup>-1</sup>. Savukārt vismazāk Ni uzkrāja auga jaunās lapas un saknes.

Ni koncentrācijas pieaugumam augsnē nebija viennozīmīgi pozitīvas vai negatīvas ietekmes uz lapu hlorofila koncentrāciju (22. A attēls). Tomēr būtiskas izmaiņas hlorofila koncentrācijā bija 7. nedēļā – salīdzinot ar kontroli, tā pieauga visās Ni koncentrācijās, izņemot 0,5 g L<sup>-1</sup>, turklāt vislielākā hlorofila koncentrācija bija Ni maksimālajā koncentrācijā 1 g L<sup>-1</sup>. 2. nedēļā, palielinoties Ni koncentrācijai, hlorofila koncentrācija samazinājās, tomēr izmaiņas nebija būtiskas. Pievienotā Ni koncentrācijai augsnē bija izteikti pozitīva ietekme uz *Performance Index* 5. nedēļā, tomēr būtisks *Performance Index* pieaugums bija tikai abās augstākajās Ni koncentrācijās – 0,5 un 1 g L<sup>-1</sup> (22. B attēls). 2. nedēļā būtiskas izmaiņas bija tikai Ni koncentrācijā 0,5 g L<sup>-1</sup>, bet, pretēji 5. nedēļai, PI būtiski samazinājās.



21. attēls. Dažādu Ni koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* auga daļu augšanu (A) un Ni koncentrāciju auga daļās (B).

Figure 21. Different Ni concentration effect on *R. hydrolapathum* plant part growth (A) and Ni concentration in plant parts (B).



22. attēls. Dažādu Ni koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* lapu hlorofila koncentrāciju (A) un hlorofila fluorescences parametru *Performance Index* (B).

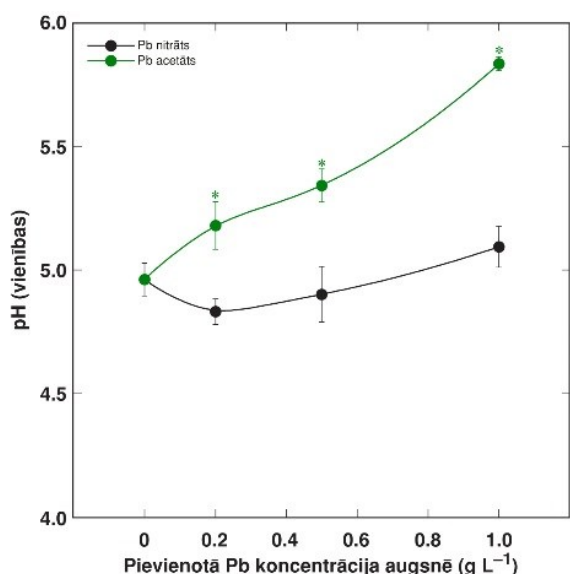
Figure 22. Different Ni concentration effect on *R. hydrolapathum* leaf chlorophyll concentration (A) and chlorophyll fluorescence parameter *Performance Index* (B).

#### 4.3.4. Svins

Augsnes pH būtisks pieaugums bija tikai Pb acetāta apstrādes variantos, savukārt Pb nitrātam būtiskas ietekmes uz augšnes pH nebija (23. attēls).

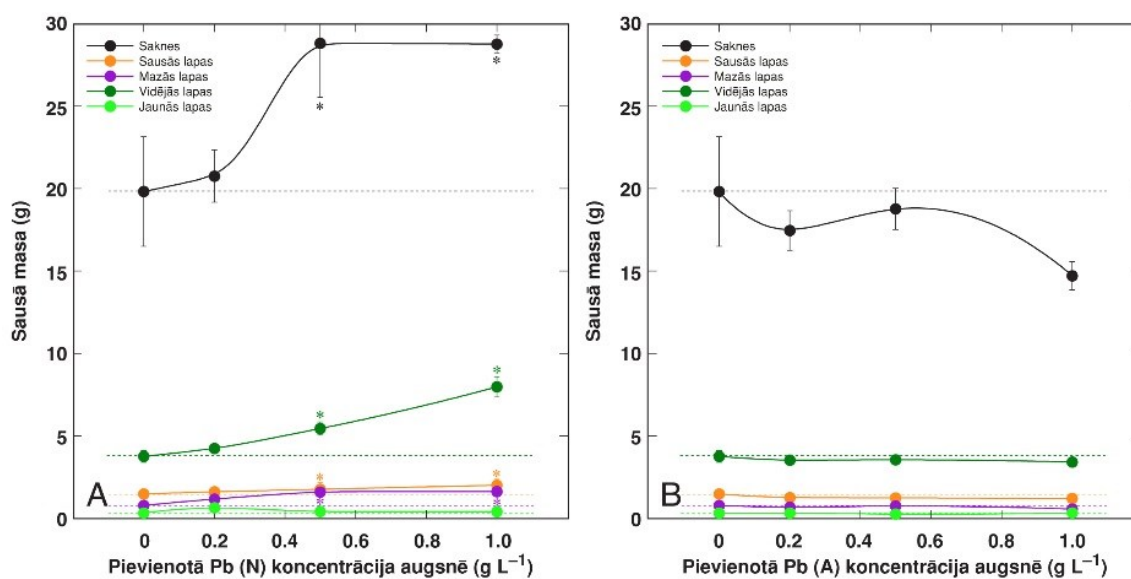
Svina nitrātam kopumā bija pozitīva ietekme uz skābenes dažādu daļu sauso masu (24. A attēls). Tomēr būtisks pieaugums bija sakņu, vidējo, mazo un sauso lapu sausajām masām tikai koncentrācijās 0,5 un 1 g L<sup>-1</sup>. Jauno lapu masa praktiski nemainījās. Dažādas svina

acetāta koncentrācijas augsnē neizraisīja būtiskas izmaiņas visu auga daļu sausajai masai (24. B attēls).



**23. attēls.** Dažādu Pb nitrāta un Pb acetāta koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* substrāta pH eksperimenta beigās.

**Figure 23.** Different Pb nitrate and Pb acetate concentration effect on *R. hydrolapathum* substrate pH at the end of the experiment.



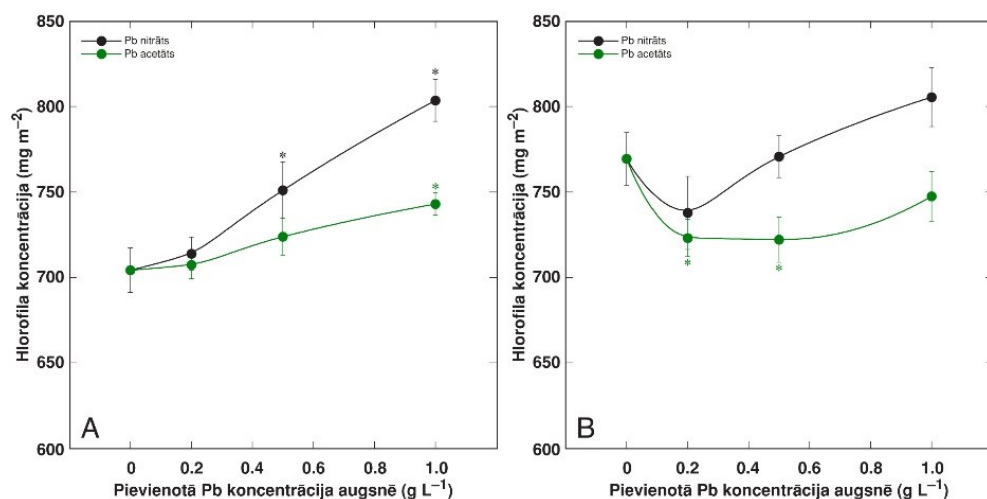
**24. attēls.** Dažādu Pb nitrāta (A) un Pb acetāta (B) koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* daļu augšanu.

**Figure 24.** Different Pb nitrate (A) and Pb acetate (B) concentration effect on *R. hydrolapathum* plant part growth.

Pb nitrāta un acetāta koncentrāciju pieaugumam bija pozitīva ietekme uz lapu hlorofila koncentrāciju 2. nedēļā (25. A attēls). Tomēr būtisks tas bija Pb nitrātam koncentrācijās 0,5

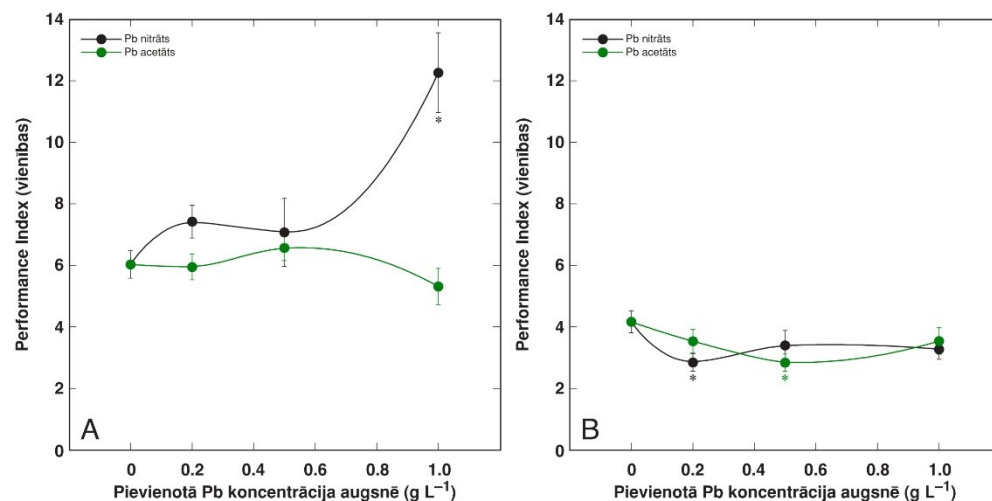
un 1 g L<sup>-1</sup>, un Pb acetātam 1 g L<sup>-1</sup>. Savukārt 7. nedēļā būtiskas izmaiņas bija tikai Pb acetāta koncentrācijās 0,2 un 0,5 g L<sup>-1</sup> – hlorofila koncentrācija samazinājās (25. B attēls).

Būtiska ietekme uz PI, salīdzinot ar kontroli, 2. nedēļā bija tikai Pb nitrātam koncentrācijā 1 g L<sup>-1</sup> (26. attēls A). Savukārt 5. nedēļā PI būtiski samazinājās gan Pb nitrāta, gan acetāta variantu augiem, taču tikai koncentrācijās 0,2 g L<sup>-1</sup> Pb nitrātam un 0,5 g L<sup>-1</sup> Pb acetātam (26. attēls, B).



**25. attēls.** Dažādu Pb nitrāta un Pb acetāta koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* lapu hlorofila koncentrāciju 2. nedēļā (A) un 7. nedēļā (B).

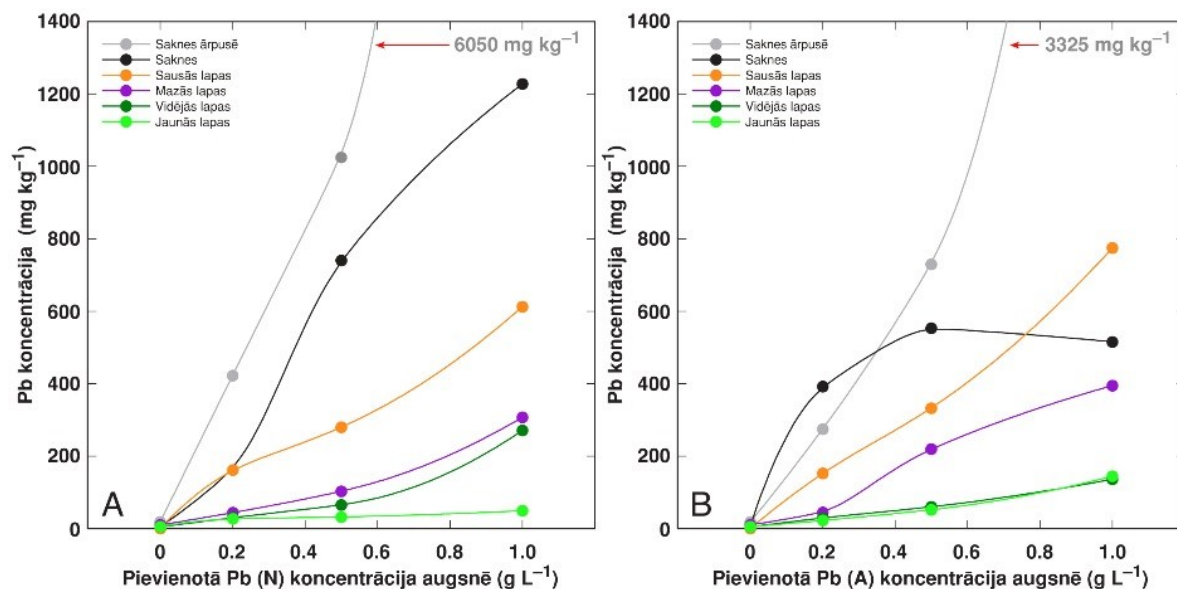
**Figure 25.** Different Pb nitrate and Pb acetate concentration effect on *R. hydrolapathum* leaf chlorophyll concentration in week 2 (A) and week 7 (B).



**26. attēls.** Dažādu Pb nitrāta un Pb acetāta koncentrāciju ietekme uz *R. hydrolapathum* hlorofila fluorescences parametru *Performance Index* 2. nedēļā (A) un 5. nedēļā (B).

**Figure 26.** Different Pb nitrate and Pb acetate concentration effect on *R. hydrolapathum* chlorophyll fluorescence parameter *Performance Index* in week 2 (A) un week 5 (B).

Gan pieaugot pievienotā svina nitrāta, gan acetāta koncentrācijai augsnē palielinājās Pb koncentrācija visās skābenes daļās (27. attēls A un B). Lielākā koncentrācija bija Pb nitrātam skābenes saknēm, kuras auga ārpus veģetācijas trauka – tā sasniedza 6050 mg kg<sup>-1</sup> maksimālajā Pb nitrāta koncentrācijā 1 g L<sup>-1</sup>. Arī Pb acetātam augstākā svina koncentrācija bija saknēm ārpus veģetācijas trauka un Pb koncentrācijas sasniedza 3325 mg kg<sup>-1</sup>. Zemākās Pb koncentrācijas bija auga jaunajās lapās.



27. attēls. Dažādu Pb nitrāta (A) un Pb acetāta (B) koncentrāciju ietekme uz Pb koncentrāciju *R. hydrolapathum* augu dažādās daļās.

Figure 27. Different Pb nitrate (A) and Pb acetate (B) concentration effect on Pb concentration in different *R. hydrolapathum* plant parts.

## DISKUSIJA

Pētījuma mērķis bija kontrolētos apstākļos pārbaudīt sāļo mitrāja auga krastmalas skābenes *R. hydrolapathum* izturību un jonu uzkrāšanos NaCl un smago metālu (SM) sāļu ietekmē. Pēdējo gadu laikā ir pieaugusi interese par halofītu sugām kā potenciālām SM uzkrājējām, jo halofītiem parasti ir augstāka SM tolerance, salīdzinot ar sāls jutīgām sugām (Manousaki *et al.* 2011a). Tas tādēļ, ka sāls un SM tolerancei ir līdzīgi mehānismi (Manousaki *et al.* 2011b). Sāļie mitrāji ir īpaši pakļauti SM piesārņojumam, jo laika gaitā regulārā applūšana ar ūdeni veicina kaitīgo savienojumu uzkrāšanos (Lutts *et al.* 2015). Krastmalas skābene kā piejūras mitrāju augi ir potenciāla NaCl un SM uzkrājēja (Samsone, Ievinsh 2018, Ievinsh *et al.* 2020).

Viens no pētījuma uzdevumiem bija pārbaudīt mitruma nozīmi atbildes reakcijā uz NaCl. Tāpēc bija nozīmīgi augsnes mitruma līmeni noturēt pēc iespējas tuvāk paredzētajam. Kopumā tikpat kā nemainīgu augsnes mitruma līmeni izdevās noturēt tikai diviem variantiem no astoņiem (1. attēls), jo augi dažādi patērē ūdeni, bet mitruma mērījumus veica pirms laistīšanas. *R. hydrolapathum* dažādi lapu mērījumu rezultāti dažādos augsnes mitrumos bija kopumā līdzīgi gan kontrolei, gan NaCl variantiem (3. attēls un 4. attēls). Izmaiņas lapu parametriem bija novērojamas mainoties augsnes ūdens saturam. Kā norāda augsnes elektrovadītspējas (EC) izmaiņas, absolūtā NaCl koncentrācija dažādos NaCl variantos bija atšķirīga (2. attēls). Tomēr tā tik būtiski neietekmēja lapu parametrus kā augsnes mitrums. Kaut arī zināms, ka kombinētā NaCl un mitruma ietekme augam ir grūtāk pārciešama kā tikai applūšana, iespējams, pētījumā izmantotā laistīšanas šķīduma NaCl koncentrācija bija par zemu.

Paaugstinoties augsnes ūdens saturam, salīdzinot 30% ūdens mitrumu, būtiski pieauga lapu svaigā un sausā masa, lapu skaits, lapu kāta un plātnes garums (3. attēls un 4. attēls). Līdzīgi rezultāti bija 1989. gadā veiktajā pētījumā ar trīs citām *Rumex* sugām (*R. acetosa*, *R. palustris*, *R. crispus*), kur augiem ūdeni piesātinātos augsnes variantos pieauga dzinumu sausā masa, lapu skaits un garums (Voesenek *et al.* 1989). Kā atbildes reakciju uz paildzinātu applūšanu, lapu kāta un plātnes garuma stiepšanos izraisa augu hormoni kā etilēns, auksīns, gibberelīni un abscīzskābe (Voesenek *et al.* 2004). Šāda stratēģija palielina auga izdzīvošanas iespējas, jo auga lapām nodrošina pēc iespējas vairāk kontakta ar atmosfēras gaisu, lai notiktu normāla fotosintēzes darbība, kā arī nodrošina brīvu skābekļa difūziju starp gaisu un saknēm, kuras atrodas hipoksijas vai anoksijas apstākļos (Laan *et al.* 1990). Būtiskais sausās un

svaigās masas pieaugums lapām šajā pētījumā augsnes ūdens saturam esot 75 un 85% varētu būt uz kātu un plātnes garuma pieauguma rēķina.

Lapu  $\text{Na}^+$  koncentrācija būtiski palielinājās augsnes mitrumam esot 75 un 85% (5. B attēls). Interesenti, ka būtiski augstākas  $\text{Na}^+$  koncentrācijas bija tikai abos augstākajos augsnes mitrumos, kaut arī  $\text{NaCl}$  koncentrācija uz konkrēto substrāta tilpumu bija vienāda visiem  $\text{NaCl}$  variantiem. Augstāka  $\text{Na}^+$  jonu uzņemšanu augsnes applūšanas gadījumā novēroja arī citos pētījumos (Slowik *et al.* 1979; Stepniewski *et al.* 1992). Protams,  $\text{Na}^+$  koncentrāciju augu lapās arī ietekmēja  $\text{NaCl}$  absolūtās koncentrācijas atšķirības, uz kurām norāda iepriekš minētās augsnes EC izmaiņas. Tomēr kontroles variantā, kur papildus  $\text{NaCl}$  laistot netika pievienots, augsnes ūdens saturam esot 85% arī novēroja nelielu, tomēr statistiski būtisku  $\text{Na}^+$  koncentrācijas pieaugumu dzīvajās lapās.

Pieaugošai  $\text{NaCl}$  koncentrācijai bija pretēja ietekme uz augu dzīvo un sauso jeb nokaltušo lapu masu (9. attēls). Dzīvo lapu masa līdz ar  $\text{NaCl}$  koncentrāciju pieaugumu būtiski samazinājās, bet sauso lapu masa pieauga. Arī abu lapu kopējā masa būtiski samazinājās (9. C attēls). Nokaltušo lapu masa pieauga, jo viens no *R. hydrolapathum* iespējamajiem sāls tolerances mehānismiem ir  $\text{Na}^+$  transportēšana uz vecajām lapām, kuras vēlāk atmirst. Šāda stratēģija nodrošina mazāku  $\text{Na}^+$  daudzumu jaunajās auga lapās, tomēr augam samazinās fotosintēzējošo lapu skaits, kā arī tas zaudē barības vielas, kuras būtu varējis transportēt no vecajām lapām uz jaunajām (Chaves *et al.* 2009). Arī lapu garums un platums un dzīvo lapu skaits samazinājās līdz ar pieaugošo  $\text{NaCl}$  koncentrāciju, savukārt sauso un kopējais lapu skaits pieauga (10. attēls). Dzīvo lapu masas, skaita un izmēra samazināšanās, kā arī sauso lapu masas un skaita pieaugums norāda, ka pieaugošajai  $\text{NaCl}$  koncentrācijai bija izteikti negatīva ietekme uz auga augšanu un nokaltušo lapu masas un skaita pieaugums ir veids kā izdzīvot augstajās  $\text{NaCl}$  koncentrācijās. Tas, ka *R. hydrolapathum* dabiski aug sāļajos mitrājos, bet tomēr tā augšanu pieaugošas  $\text{NaCl}$  koncentrācijas samazina, varētu liecināt, ka *R. hydrolapathum* ir sāls izturīgs nehalofīts. Arī auga saknēm bija kopumā samazināta augšana (11. attēls). Inhibēta dzinumu un saknes augšana ir tipiska auga reakcija uz sāls izraisīto stresu. Viedokļi atšķiras par to, vai inhibēšanu izraisa sāls jonu toksicitāte vai arī tas ir pielāgošanās mehānisms. Neumanns izteica hipotēzi, ka samazināta augšana dzinumos un saknēs varētu būt kā izdzīvošanas mehānisms sāļā vidē (Neumann 1995).

Līdz ar  $\text{NaCl}$  koncentrācijas pieaugumu  $\text{Na}^+$  koncentrācijai novēroja pieaugumu visās auga daļās, īpaši sausajām (nokaltušajām) un dzīvajām lapām, saknēm ārpus veģetācijas

trauka (15. attēls). Cītu autoru pētījums konstatēts, ka *R. hydrolapathum* kā potenciāls Na<sup>+</sup> uzkrājējs akumulēja relatīvi augstāku Na<sup>+</sup> daudzumu, salīdzinot ar pārējām vienādos apstākļos piekrastē augošajām augu sugām (Samsone, Ievinsh 2018). Šajā pētījumā bija arī līdzīgi rezultāti par *R. hydrolapathum* Na<sup>+</sup> koncentrācijām dažādās auga daļās – augstākās koncentrācijas vecajās lapās un to kātos, savukārt zemākās saknēs un ziedos. Esošajā pētījumā visaugstākās uzkrātās Na<sup>+</sup> koncentrācijas bija auga sausajās lapās, turklāt uzkrātais Na<sup>+</sup> daudzums īpaši neatšķīrās pa dažādajiem NaCl variantiem. Maksimālā uzkrātā Na<sup>+</sup> koncentrācija bija 60 g kg<sup>-1</sup> 400 mM NaCl apstrādes variantā. Dzīvajām lapām un saknēm ārpus veģetācijas trauka arī novēroja salīdzinoši lielu Na<sup>+</sup> koncentrācijas pieaugumu, tomēr tas bija pakāpeniski pieaugošs līdz ar NaCl koncentrācijas palielināšanos. Tas liecina, ka viens no *R. hydrolapathum* sāls tolerances mehānismiem ir liekā Na<sup>+</sup> transports uz vecajām auga lapām, kuras vēlāk atmirst. Vismazāk uzkrātais Na<sup>+</sup> bija auga saknēs – saknēnī un tievajās saknēs. Na<sup>+</sup> uzglabāšana un transports uz lapām nevis saknēs ir tipiska halofītu īpašība, kas norāda ka *R. hydrolapathum* ir augam lieko jonu uzkrājējs, nevis izslēdzējs. Tas arī liecina par efektīvu jonu transportu no saknēm uz lapām un vēlāk sekvestrēšanu vakuolās (Volkov 2015).

Lapu K<sup>+</sup> koncentrācija samazinājās līdz ar augsnes ūdens satura pieaugumu gan ūdens kontrolei, gan NaCl variantam (5. C attēls). Savukārt augiem, kuriem pārbaudīja tikai NaCl ietekme, K<sup>+</sup> koncentrācija lielākai daļai augu daļu pieauga līdz ar NaCl koncentrācijas palielināšanos (15. attēls). Tas norāda, ka visdrīzāk samazināto K<sup>+</sup> uzņemšanu izraisīja augstais augsnes mitrums, nevis palielināta NaCl koncentrācija. Tā pat kā Na<sup>+</sup>, arī K<sup>+</sup> augstākās uzkrātās koncentrācijas bija auga sausajās lapās, tomēr, salīdzinot ar pārējām auga daļām, sausajās lapās jau kontroles variantā bija daudz augstāka K<sup>+</sup> koncentrācija. Pētījumi liecina, ka spēja uzturēt K<sup>+</sup> var būt izšķiroša auga sāls tolerāncei (Shabala *et al.* 2008). Melnajiem miežiem (*Hordeum distichum*) līdz ar NaCl koncentrācijas pieaugumu novēroja arī K<sup>+</sup> paaugstināšanos, savukārt parastajiem miežiem (*Hordeum vulgare*) šādu K<sup>+</sup> koncentrācijas pieaugumu nenovēroja, kas noveda pie augšanas inhibīcijas (Abu-Al-Basal *et al.* 2009).

Dažādu augsnes mitruma eksperimentā, tā kā bija 75 un 85% mitruma bija lapās būtisks Na<sup>+</sup> pieaugums un K<sup>+</sup> koncentrācijas kritums, lapu K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> līdz ar to arī būtiski samazinājās. Metabolisko reakciju nodrošināšanai ir nepieciešams citoplazmā uzturēt augstu K<sup>+</sup>/Na<sup>+</sup> attiecību. K<sup>+</sup> trūkums var novest pie fotosintēzes intensitātes krituma, kā arī K<sup>+</sup> aizvietojo ar organiskajiem osmolītiem, lai saglabātu nemainīgu osmotisko spiedienu, tas var izraisīt samazinātu augšanu (Shabala *et al.* 2011). Šajā eksperimentā augiem, kuriem novēroja K<sup>+</sup>

koncentrācijas samazināšanos, nenovēroja augšanas inhibīciju, kā arī ietekme uz fotosintēzes parametriem nebija viennozīmīgi pozitīva vai negatīva.  $\text{Na}^+$  klātbūtnē vidē un tā uzņemšana augā var izraisīt  $\text{K}^+$  trūkumu, atbrīvojot to no auga audiem, kā rezultātā var trūkt metabolismam nepieciešamais  $\text{K}^+$  (Al-Ghumaiz *et al.* 2017). Viens no iespējamiem halofītu sāls tolerances mehānismiem ir to spēja vakuolā aizvietot  $\text{K}^+$  ar  $\text{Na}^+$ , lai atlikušo atbrīvoto  $\text{K}^+$  varētu izmantot tieši  $\text{K}^+$  specifiskos procesos (Kronzucker *et al.* 2013). Kaut arī augsta  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  attiecība var būt nozīmīga sāls tolerancei, tomēr tas nav indikators, ka augam ir augsta sāls izturība (He *et al.* 1993). Dažādu koncentrāciju NaCl apstrādes variantos  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  attiecībai nebija viennozīmīga krituma vai pieauguma – zemākajās NaCl koncentrācijās (25 un 50 mM)  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  attiecība samazinājās, salīdzinot ar kontroli, bet 100 mM tā atkal nedaudz pieauga (15. attēls). Visaugstāko  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  koncentrācijas attiecību novēroja auga saknēs. Citā pētījumā salīdzinot 11 sāļo mitrāju halofītu sugas, lielākai daļai  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  attiecība saknēs bija zemāka nekā to lapās (Zörb *et al.* 2013). Iespējams, šajā gadījumā augstā  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  attiecība saknēs ir tādēļ, jo tas uzkrāja ļoti mazu daudzumu  $\text{Na}^+$ , savukārt auga sausajās un dzīvajās lapās uzkrāja salīdzinoši daudz lielāku  $\text{Na}^+$  daudzumu. Kā arī nomērītā  $\text{K}^+/\text{Na}^+$  attiecība ne vienmēr attēlo to, kāda ir citoplazmā, jo, piemēram, lapās lielu daļu  $\text{Na}^+$  augs noglabā vakuolās.

Auga augšana ir atkarīga no fotosintēzes, tātad vides stress, kas ietekmē augšanu ietekmē arī fotosintēzi, turklāt izmaiņas dažādos fotosintēzi raksturojošos parametros notiek pat nelielos stresa apstākļos (Dubey 1997). Hlorofila koncentrācijas izmaiņas NaCl ietekmē ir atkarīga no auga sugas. Sāls jutīgiem augiem kā tomātiem, kartupeļiem un zirņiem NaCl ietekmē hlorofila koncentrācija samazinās, savukārt sāls tolerantiem augiem kā Zilganzaļā sarzālei, sinepēm un kviešiem hlorofila koncentrācija pieauga (Lapina *et al.* 1970, Reddy *et al.* 1986, Kulshreshtha *et al.* 1987, Abdullah *et al.* 1990, Singh *et al.* 1990, Hamada *et al.* 1994). Augsnes mitruma ietekme uz hlorofila koncentrāciju kopumā bija negatīva, savukārt ar NaCl dažāda mitruma variantos būtiska hlorofila koncentrācijas samazināšanās bija 75 un 85% mitruma 4. nedēļā un 75% mitruma 5. nedēļā (6. attēls). Varētu apgalvot, ka lielam augsnes ūdens saturam ir negatīva ietekme uz hlorofila koncentrāciju auga lapās, kā tas ir 85% mitrumā, tomēr ir arī novērojami pēkšņi hlorofila koncentrācijas pieaugumi gan ūdens, gan NaCl variantos dažādos mitrumos. Savukārt NaCl variantos kopumā hlorofila koncentrācija laika gaitā pieauga līdz NaCl koncentrācijas palielināšanos. Hlorofila koncentrācija var pieaugt dēļ inhibētas lapu augšanas (Jain *et al.* 2010). Uz to norāda arī lapu

svaigās un sausās masas un lapu garuma un platuma būtiska samazināšanās līdz ar NaCl koncentrācijas pieaugumu.

Hlorofila *a* fluorescence ir rādītājs, kurš var norādīt uz augam nelabvēlīgiem fizioloģiskiem apstākļiem (Kalaji *et al.* 2018). Hlorofila *a* fluorescences parametrs *Performance Index* 1. un 2. nedēļā nemainījās, 3. nedēļā NaCl ietekmē samazinājās, savukārt 4., 5. un 6. nedēļā pieauga (14. attēls). Interesanti, ka zemākajā NaCl koncentrācijā 25 mM *Performance Index* pieauga daudz mazāk nekā augstākās NaCl koncentrācijās un tikai 6. nedēļā sasniedza kontroles līmeni. Savukārt augstākajās NaCl koncentrācijās (100, 200 un 400 mM) *Performance Index* 4, 5. un 6. nedēļā bija par 115 – 155% augstāks nekā kontroles variantiem. *Performance Index* dažādos augsnes mitrumos arī palielinājās augsnes ūdens daudzumam esot 50, 75 vai 85%, salīdzinot ar 30% ūdens (7. attēls). Augiem 50% mitrumā *Performance Index* sasniedza maksimumu 2. nedēļā, tad pakāpeniski kritās un tuvojās kontrolei. Savukārt 75 un 85% mitrumā *Performance Index* turpināja pieaugt līdz 4. nedēļai, bet 5. nedēļā samazinājās, īpaši 85%, kur nokritās pat zem kontroles. Dažādos augsnes mitrumos ar pievienotu NaCl zemākiem *Performance Index* rādītāji bija 30% ūdens mitruma (7. B attēls). Iegūtie rezultāti parāda, ka *R. hydrolapathum* hlorofila *a* fluorescences parametrs *Performance Index* NaCl ietekmē un pārmitrā augsnē laikā gaitā var atkopties, tomēr nav skaidrs, kāpēc zemākās NaCl koncentrācijās un mazākā augsnes mitrumā *Performance Index* bija zemāks. Citos pētījumos NaCl ietekmē hlorofila fluorescence samazinājās līdz ar NaCl koncentrācijas pieaugumu (Huang *et al.* 2014, Hniličková *et al.* 2017, Najar *et al.* 2019).

Augsnes elektrovadītspēja (EC) ir rādītājs, kurš var norādīt uz dažādiem augsnē esošiem katjoniem, piemēram, nātriju ( $\text{Na}^+$ ), kāliju ( $\text{K}^+$ ), kalciju ( $\text{Ca}^{2+}$ ), magniju ( $\text{Mg}^{2+}$ ) un citiem. Augsnei pievienotā NaCl koncentrācija būtiski ietekmēja augsnes EC, kas, līdz ar NaCl koncentrācijas palielināšanos, pakāpeniski pieauga (8. attēls). Salīdzinoši nelielā EC kontroles variantā norāda, ka augsnē ir maz elektrolītiski aktīvi joni un EC pieaugums ir saistīts ar  $\text{Na}^+$  koncentrācijas pieaugumu augsnē (8. B attēls). Sakarība starp audu ekstraktu elektrovadītspēju un to  $\text{Na}^+ + \text{K}^+$  koncentrāciju *R. hydrolapathum* augu daļās norāda, ka saknenī, tievajās saknēs un sausajās lapās EC rada auga daļās esošie Na un K joni (16. attēls). Savukārt, tā kā dzīvajās lapās un saknēs ārpus veģetācijas trauka EC ir lielāka, tātad tur bija uzkrāti vēl citi elektrolītiski aktīvi joni.

Smago metālu (SM) (hroma, kadmija, niķeļa un svina) ietekme uz *R. hydrolapathum* augšanu un fotosintēzes raksturojošajiem parametriem bija atšķirīga.

Pieaugošajai hroma (Cr) koncentrācijai augsnē bija būtiska ietekme uz sausās masas samazināšanos koncentrācijā  $0,2 \text{ g L}^{-1}$  saknei un vidējām lapām, kā arī jaunajām lapām koncentrācijās  $0,01$ ,  $0,1$  un  $0,2 \text{ g L}^{-1}$  (17. attēls). Savukārt maksimālajā Cr koncentrācijā ( $0,5 \text{ g L}^{-1}$ ) visi augi gāja bojā. Vislielākā Cr koncentrācija bija auga saknēs, vairāk nekā uz pusi mazāk sausajās lapās, savukārt mazajās, vidējās un jaunajās lapās uzkrātā Cr koncentrācija bija salīdzinoši niecīga (17. B attēls). Cr uzkrāšanās saknēs varētu norādīt, ka nenotika efektīvs Cr transports no saknēm uz lapām. Tāpēc, iespējams, arī būtiski ietekmēta bija sakņu, vidējo un jauno lapu augšana. Arī cits pētījums uzrādīja, ka visi izmēģinājumā apskatītie augi maksimālo Cr koncentrāciju vienmēr uzkrāja saknēs, bet minimālo veģetatīvos un reproduktīvos orgānos (Golovatyj *et al.* 1999).

Arī niķeļa (Ni) koncentrācijai augsnē pieaugot, kopumā samazinājās auga sausā masa (21. attēls).  $0,2 \text{ g Ni L}^{-1}$  būtiski samazinājās tikai vidējās lapas, tomēr koncentrācijai pieaugot līdz  $0,5 \text{ g L}^{-1}$  būtiski samazinājās arī sakņu un  $1 \text{ g L}^{-1}$  jauno lapu sausā masa. Savukārt sauso (nokaltušo) lapu masa būtiski pieauga  $0,5$  un  $1 \text{ g L}^{-1}$ . Maksimālā uzkrātā Ni koncentrācija bija sausajās lapās –  $275 \text{ mg kg}^{-1}$  (21. B attēls). Turpretī vismazāk Ni uzkrāja jaunās lapas un auga saknes. Par Ni hiperakumulantu augs uzskatāms, ja tas spēj uzkrāt vairāk nekā  $1000 \text{ mg kg}^{-1}$  no sausās masas (Brooks *et al.* 1977). Kaut arī, balstoties uz šo apgalvojumu, *R. hydrolapathum* nav uzskatāms par Ni hiperakumulantu, tomēr, tā kā lielākā daļa augu Ni toksicitātes pazīmes jau izpauž  $10 - 50 \text{ mg kg}^{-1}$  (Marschner 1995), norāda, ka *R. hydrolapathum* ir neliela Ni izraisītā stresa tolerance.

Kaut arī gan Cr, gan Ni pieaugošās koncentrācijas negatīvi ietekmēja augu daļu sauso masu, abu SM ietekme uz hlorofila koncentrāciju un hlorofila *a* fluorescences parametru *Performance Index* bija pretēja. Gan hlorofila koncentrācija lapās, gan *Performance Index* būtiski samazinājās 2. un 7. nedēļā Cr koncentrācijās  $0,1$  un  $0,2 \text{ g L}^{-1}$  (18. attēls). Citi autori konstatējuši, ka Cr izraisītais stress augā negatīvi ietekmē fotosintēzi, pasliktinot  $\text{CO}_2$  fiksāciju, elektronu transportu, fotofosforilāciju un enzīmu aktivitāti, kā arī samazinot fotosintēzējošo pigmentu skaitu (Clijsters *et al.* 1985, Bera *et al.* 1999). Turpretī, Ni koncentrācijai pieaugot, 2. nedēļā būtiskas ietekmes nebija, savukārt 7. nedēļā hlorofila koncentrācija būtiski pieauga visās Ni koncentrācijās (22. attēls). *Performance Index* 2. nedēļā būtiski samazinājās tikai koncentrācijā  $0,5 \text{ g L}^{-1}$ , tomēr līdz 7. nedēļai atkopās un būtiski pieauga ( $0,5$  un  $1 \text{ g L}^{-1}$ ) (22. B attēls). Hlorofila koncentrācijas pieaugums Ni variantos varētu būt lapu inhibētas augšanas dēļ, tomēr nav skaidrs, kāpēc pieauga arī *Performance Index* rādītāji.

Kadmija (Cd) pieaugošajai koncentrācijai augsnē nebija būtiskas ietekmes uz augu daļu sauso masu, savukārt Cd koncentrācija dažādās auga daļās pieauga (19. attēls). Visaugstākā Cd bija uzkrāta sausajās lapās, kur tā sasniedza 55 mg kg<sup>-1</sup>. Savukārt vismazāk Cd uzkrāja auga jaunās lapas un gandrīz tikpat maz saknēs. Kaut arī *R. hydrolapathum* maksimālā uzkrātā koncentrācija ir mazāka, lai to uzskatītu par Cd hiperakumulantu (>100 mg kg<sup>-1</sup> (Pollard 2000)), tomēr salīdzinoši nelielais uzkrātais Cd daudzums jaunajās lapās un saknēs norāda uz efektīvu Cd transportu no saknēm uz vecajām lapām.

Arī svina (Pb) acetātam nebija būtiskas ietekmes uz sauso masu, savukārt svina nitrāta koncentrācijai pieaugot, pieauga arī sausā masa (24. attēls). Pb nitrāta koncentrācijās 0,5 un 1 g L<sup>-1</sup> saknēm, jaunajām, mazajām un sausajām lapām masa pieauga būtiski. Atšķirība augšanā abu Pb sāļu ietekmē norāda, ka *R. hydrolapathum* ir Pb izturīga nitrofila suga, jo, atšķirībā no Pb acetāta, Pb nitrāta ietekmē sausā masa būtiski pieauga. Tādi nitrāti kā nātrijs un kālijs nitrāts *R. hydrolapathum* izraisīja vairākkārtēju lapu sausās masas pieaugumu (Ievinsh *et al.* 2020). Gan Pb nitrāta, gan acetāta variantos visvairāk Pb uzkrāja saknes ārpus veģetācijas trauka un saknes, kuras atradās augsnē – uzkrātā Pb daudzums sasniedza 6050 mg kg<sup>-1</sup> Pb nitrātam un 3325 mg kg<sup>-1</sup> Pb acetātam. Sējas griķi (*Fagopyrum esculentum*) uzkrāja līdz 8000 mg kg<sup>-1</sup> lapās un 3300 mg kg<sup>-1</sup> saknēs (Tamura *et al.* 2005). *Sedum alfredii* savukārt vairāk uzkrāja saknēs – 13 922 mg kg<sup>-1</sup> un lapās – 514 mg kg<sup>-1</sup> (He *et al.* 2002). Tomēr šiem Pb akumulantiem ir salīdzinoši maza biomasa un tie lēni aug, kas ir bieža hiperakumulantu īpašība (Keller *et al.* 2005). Turpretī *R. hydrolapathum* ir strauji augošs un arī uzkrāja salīdzinoši augstas Pb koncentrācijas. Lai uzlabotu Pb transportu no saknēm uz lapām, iespējams izmantot dažādus helatorus kā, piemēram, EDTA (etilēndiamīntetraetiķskābe), citronskābi un ābolskābi (Gupta *et al.* 2013).

Cd bija negatīva ietekme uz lapu hlorofila koncentrāciju tikai ilgstošākā laika periodā, jo hlorofila koncentrācijai būtiskas izmaiņas Cd ietekmē 2. nedēļā bija tikai koncentrācijā 5 mg L<sup>-1</sup>, kur tā samazinājās (20. attēls). Savukārt 7. nedēļā, salīdzinot ar kontroli, būtiski samazinājās hlorofila koncentrācija visos Cd variantos, tomēr tā nesamazinājās līdz ar Cd koncentrācijas pieaugumu. Pretēji hlorofila fluorescences parametrs *Performance Index* 7. nedēļā būtiski pieauga, izņemot Cd maksimālajā koncentrācijā 50 mg L<sup>-1</sup>, kurā arī 2. nedēļā *Performance Index* būtiski kritās (20. B attēls). Nav īsti skaidrs, kādēļ hlorofila koncentrācija samazinājās, tajā pašā laikā pieaugot *Performance Index*. Cd ietekmē rapsim (*Brassica napus*) samazinājās hloroplastu skaits šūnās, tā samazinot hloroplastu blīvumu lapās, bet

fotosintizējošais aparāts netika ietekmēts (Baryla *et al.* 2001). Sojas pupiņām (*Glycine max*) nenovēroja Cd būtisku ietekmi uz to augšanu un hlorofila fluorescenci (Walley *et al.* 2010).

Abiem Pb savienojumi izraisīja hlorofila koncentrācijas kāpumu līdz ar Pb koncentrācijas pieaugumu 2. nedēļā, savukārt 5. nedēļā Pb nitrāts būtiski neizmainīja hlorofila koncentrāciju, bet Pb acetāts izraisīja koncentrācijas samazināšanos 0,2 un 0,5 g L<sup>-1</sup> (25. attēls). Performance Index 2. nedēļā būtiski izmainīja tikai Pb nitrāta maksimālā koncentrācija 1 g L<sup>-1</sup> – bija būtisks pieaugums, bet 5. nedēļā Performance Index būtiski samazinājās tikai koncentrācijās 0,2 g L<sup>-1</sup> Pb nitrātam un 0,5 g L<sup>-1</sup> Pb acetātam (25. B attēls). Kaut arī abi svina savienojumi dažās koncentrācijās izraisīja būtiskas izmaiņas gan hlorofila koncentrācijā, gan *Performance Index* vienībās, izmaiņas ir dažādas un iespējams tās izraisīja kādi citi faktori.

Abos svina sāļu un NaCl ietekmes variantos novēroja, ka augi izteikti vairāk kā citos variantos veidoja saknes ārpus veģetācijas traukiem. Turklāt Pb variantos visvairāk uzkrātā Pb bija šajās ārpus saknēs un NaCl variantā tās bija otrajā vietā pēc uzkrātā Na<sup>+</sup> daudzuma (15. attēls un 27. attēls). Ja Pb variantos arī parastajās saknēs uzkrātā Pb daudzums bija otrajā vietā, tad NaCl variantā saknēs un tievajās saknēs bija uzkrāts vismazāk Na<sup>+</sup> no visām auga daļām. Nav īsti skaidrs, kāpēc saknēs ārpus veģetācijas trauka ir uzkrāts daudz vairāk Na<sup>+</sup>, ja *R. hydrolapathum* ir tendence Na<sup>+</sup> efektīvi transportēt uz lapām un saknēs uzkrāt salīdzinoši nelielu daudzumu. *R. hydrolapathum* applūšanas gadījumā veido adventīvās saknes, kuras aug tuvu augsnes virskārtai un ir ļoti porainas (Visser *et al.* 1996). Šīs saknes palīdz augam uzņemt ūdens pārbaģātības laikā trūkstošo skābekli. Adventīvās saknes vēl augi var veidot, ja ir barības vielu trūkums vai ievainojuma gadījumā (spraudņu apsākņošana) (Steffens *et al.* 2016). Iespējams, ka arī šajā gadījumā augs bija pakļauts kādam faktoram, kura dēļ veidojās saknes ārpus substrāta. NaCl variantos tas varētu būt substrātā paaugstinātā sāļuma dēļ, savukārt nav skaidrs iespējamais iemesls Pb sāļu variantos, jo tur auga augšana netika inhibēta, pat stimulēta Pb nitrāta gadījumā.

## SECINĀJUMI

1. *Rumex hydrolapathum* augi labāk attīstījās paaugstināta augsnes mitruma apstākļos, turklāt augsnes appludināšanai nebija negatīva ietekme. Izmantotajai NaCl apstrādei nebija būtiskas ietekmes uz augu augšanu un attīstību.

2. Pieaugoša NaCl koncentrācija samazināja *Rumex hydrolapathum* augu augšanu un attīstību optimāla mitruma nodrošinājuma apstākļos, būtiski palielinājās arī nokaltušo vecāko lapu daudzums. Visvairāk Na<sup>+</sup> uzkrājās sausajās lapās, bet vismazāk – saknēs.

3. *Rumex hydrolapathum* augi nebija izturīgi pret Cr, to augšana būtiski samazinājās 0,1 g L<sup>-1</sup> Cr koncentrācijā substrātā, bet 0,5 g L<sup>-1</sup> Cr koncentrācijā visi augi gāja bojā. Cr uzkrāšanās potenciāls bija neliels, tas pārsvarā uzkrājās augu saknēs un sausajās lapās.

4. *Rumex hydrolapathum* augi bija izturīgi pret Cd, to augšana nemainījās līdz 50 mg L<sup>-1</sup> Cd koncentrācijai. Augiem bija augsts Cd uzkrāšanās potenciāls, tam pārsvarā uzkrājoties sausajās lapās un dzīvo lapu vidējās un mazajās lapās.

5. *Rumex hydrolapathum* augiem bija vidēja izturība pret Ni, to augšana būtiski samazinājās 0,5 g L<sup>-1</sup> Ni koncentrācijā. Augiem bija vidējs Ni uzkrāšanās potenciāls, tam pārsvarā uzkrājoties sausajās lapās, kā arī dzīvajās lapās.

6. *Rumex hydrolapathum* augi uzrādīja augstu izturību pret Pb, to augšanas aktivācija Pb nitrāta ietekmē apliecināja sugas nitrofilo raksturu. Visvairāk Pb uzkrājās augu saknēs, kas bija konteinera ārpusē, pārējās saknēs un sausajās lapās uzkrāšanās potenciāls bija vidējs.

7. *Rumex hydrolapathum* augi ir potenciāli izmantojami sāļainu un ar kadmiju un svinu piesārņotu augšņu rekultivācijai un attīrīšanai.

8. Pēc izmaiņām lapu hlorofila koncentrācijā un hlorofila *a* fluorescences parametrā nevarēja paredzēt NaCl un smago metālu ietekmi uz *Rumex hydrolapathum* augiem.

## PATEICĪBAS

Pateicos par maģistra darba vadīšanu Augu fizioloģijas katedras vadītājam Dr. hab. biol., prof. Ģedertam Ieviņam.

Pateicos par augu kopšanu Dr. biol. Unai Andersonei-Ozolai.

Pateicos Dr. biol. Anitai Osvaldei un Dr. biol. Andim Karlsonam par smago metālu jonu analīžu veikšanu.

## LITERATŪRAS SARAKSTS

- Abdullah Z., Ahmed R. 1990. Effect of pre and post kinetin treatment on salt tolerance of different potato cultivars growing on saline soils. – *J. Agron. Crop Sci.* 165: 94– 102.
- Abu-Al-Basal M. A., Yasseen B. T. 2009. Changes in growth variables and potassium content in leaves of Black Barley in response to NaCl. – *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 21(4): 261–269.
- Ahmad M. S. A., Ashraf M. 2011. Essential roles and hazardous effects of nickel in plants. – *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology*, 214: 125– 67 .
- Ahmad P., Prasad M. N. V., Azooz M. M. 2014. Salt Stress in Plants: Signalling, Omics and Adaptations.
- Alcántara E., Romera F. J., Cañete M., De La Guardia M. D. 1994. Effects of heavy metals on both induction and function of root fe(III) reductase in fe-deficient cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants. – *Journal of Experimental Botany*, 45(12): 1893–1898.
- Al-Ghumaiz N. S., Abd-Elmoniem E. M., Motawei M. I. 2017. Salt Tolerance and K/Na Ratio of Some Introduced Forage Grass Species Under Salinity Stress in Irrigated Areas. – *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 48(12): 1494–1502.
- Andersone-Ozola U., Ievinsh G., Landorfa-Svalbe Z., Karlsons A., Osvalde A. 2020. Wetland species *Ranunculus sceleratus* from a sea coast: heavy metal tolerance and accumulation potential. – *Environmental and Experimental Biology*, 18: 45–46.
- Aravind P., & Prasad M. N. V. 2003. Zinc alleviates cadmium-induced oxidative stress in *Ceratophyllum demersum* L.: A free floating freshwater macrophyte. – *Plant Physiology and Biochemistry*: 41(4), 391–397.
- Armitage A. R. 2014. Coastal Wetland Ecology and Challenges for Environmental Management. – *Ecology and the Environment*, 8: 425–456.
- Armstrong W., Brandle R., & Jackson M. B. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. – *Acta Botanica Neerlandica*, 43(4): 307–358.
- Baker A., Brooks R. 1989. Terrestrial higher plants which hyperaccumulate metallic elements. A review of their distribution, ecology and phytochemistry. – *Biorecovery*, 1(2).
- Bani A., Imeri, A. Echevarria G., Pavlova D., Reeves R. D., Morel J. L., Sulçe S. 2013. Nickel hyperaccumulation in the serpentine flora of Albania. – *Fresenius Environmental Bulletin*, 22(6): 1792–1801.
- Barrett-Lennard E. G. 2002. The interaction between waterlogging and salinity in higher plants: causes, consequences and implications. – *Plant and Soil* 253: 35–54.
- Baryla A., Carrier P., Franck F., Coulomb C., Sahut C., Havaux M. 2001. Leaf chlorosis in oilseed rape plants (*Brassica napus*) grown on cadmium-polluted soil: Causes and consequences for photosynthesis and growth. – *Planta*, 212(5–6): 696–709.

- Begum F., Karmoker J. L., Fattah Q. A., Maniruzzaman A. F. M. 1992. The Effect of Salinity on Germination and Its Correlation with K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, Cl<sup>-</sup> Accumulation in Germinating Seeds of *Triticum aestivum* L. – *Akbar. Plant and Cell Physiology*, 33(1), 1009–1014.
- Bera AK, Kanta-Bokaria AK, Bokaria K. 1999. Effect of tannery effluent on seed germination, seedling growth and chloroplast pigment content in mungbean (*Vigna radiata*). – *Environ Ecol*, 17(4): 958 – 61.
- Bert V., Macnair M. R., De Laguerie P., Saumitou-Laprade P., Petit D. 2000. Zinc tolerance and accumulation in metallicolous and nonmetallicolous populations of *Arabidopsis halleri* (Brassicaceae). – *New Phytologist*, 146(2): 225–233.
- Bordi A. 2010. The influence of salt stress on seed germination, growth and yield of canola cultivars. – *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 38: 128– 133.
- Brooks R. R., Chambers M. F., Nicks L. J., Robinson B. H. 1998. Phytomining. – *Trends in Plant Science*, 3(9): 359–362.
- Brooks R. R., Lee J., Reeves R. D., Jaffre T. 1977. Detection of nickeliferous rocks by analysis of herbarium species of indicator plants. – *Geochem. Explor.*: 7, 49– 57.
- Brugnoli E., Lauteri M. 1991. Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt-tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) and salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C3 non-halophytes. – *Plant Physiology*: 95(2), 628–635.
- Brümmer G. 1974. Redox potentiale und redox Prozesse von Mangan-, Eisen- und Schwefelverbindungen in hydromorphen Boden und Sediment. – *Geoderma* 12: 207–222.
- Bui E. N. 2013. Soil salinity: A neglected factor in plant ecology and biogeography. – *Journal of Arid Environments*, 92: 14 –25.
- Bunzl K., Kracke W. 1984 Distribution of 210 Pb, 210 Po, stable lead and fallout 137 Cs in soil, plants and moorland sheep of a heath. – *Sci Total Environ*, 39:143–159.
- Byrt C. S., Munns R. 2008. Living with salinity. – *The New Phytologist*, 179(4): 903–905.
- Callahan D. L., Baker A. J. M., Kolev S. D., Wedd A. G. 2006. Metal ion ligands in hyperaccumulating plants. – *Journal of Biological Inorganic Chemistry*, 11(1): 2–12.
- Calow P., Woollhead A. S., Kingdom U. 1977. – *Oecologia* 9, 362: 353–362.
- Chandra P., Kulshreshtha K. 2004. Chromium Accumulation And Toxicity in Aquatic Vascular Plants. – *The Botanical Review*, 70(3): 313–327.
- Chaves M. M., Flexas J., Pinheiro C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. – *Annals of Botany*, 103(4): 551–560.
- Clijsters H., Van Assche F. 1985. Inhibition of photosynthesis by heavy metals. – *Photosynth Res*, 7:31 – 40.
- Colmer T. D. 2003. Long-distance transport of gases in plants: A perspective on internal aeration and radial oxygen loss from roots. – *Plant, Cell and Environment*, 26(1): 17–36.

- Colmer, T. D., Pedersen O. 2008. Underwater photosynthesis and respiration in leaves of submerged wetland plants: Gas films improve CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> exchange. – *New Phytologist*, 177(4): 918–926.
- Cosio C., DeSantis L., Frey B., Diallo S., Keller C. 2005. Distribution of cadmium in leaves of *Thlaspi caerulescens*. – *Journal of Experimental Botany*, 56(412): 765–775.
- Das P., Samantaray S., Rout G. R. 1997. Studies on cadmium toxicity in plants: A review. – *Environmental Pollution*, 98(1): 29–36.
- De Filippis L. F., Ziegler H. 1993. Effect of Sublethal Concentrations of Zinc, Cadmium and Mercury on the Photosynthetic Carbon Reduction Cycle of *Euglena*. – *Journal of Plant Physiology*, 142(2): 167–172.
- Dubey R.S. 1997. Photosynthesis in plants under stressful conditions. In: Pessaraki, M. (Ed.), – *Handbook of Photosynthesis*. 859–975.
- Fabiano C. C., Tezotto T., Favarin J., Polacco J. C., Mazzafera P. 2015. Essentiality of nickel in plants: A role in plant stresses. – *Frontiers in Plant Science*, 6(9): 2013–2016.
- Farooq M. A., Ali S., Hameed A., Bharwana S. A., Rizwan M., Ishaque W., Iqbal Z. 2016. Cadmium stress in cotton seedlings: Physiological, photosynthesis and oxidative damages alleviated by glycinebetaine. – *South African Journal of Botany*, 104: 61–68.
- Flowers T. J., Colmer T. D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. – *New Phytologist*, 179: 945–963.
- Flowers TJ, Galal HK, Bromham L. 2010. Evolution of halophytes: multiple origins of salt tolerance in land plants. – *Functional Plant Biology*, 37:604–612.
- Garbisu C., Alkorta I. 2001. Phytoextraction: A cost-effective plant-based technology for the removal of metals from the environment. – *Bioresource Technology*, 77(3): 229–236.
- Ghori N., Ghori T., Hayat M.Q. 2019. Heavy metal stress and responses in plants. – *Int. J. Environ. Sci. Technol*, 16: 1807–1828.
- Gimeno-García E., Andreu V., Boluda R. 1996. Heavy metals incidence in the application of inorganic fertilizers and pesticides to rice farming soils. – *Environmental Pollution*, 92(1): 19–25.
- Golovatyj S. E., Bogatyreva E. N., Golovaty S. E. 1999. Effect of levels of chromium content in a soil on its distribution in organs of corn plants. – *Soil Res Fert*, 197 – 204.
- Gupta D. K., Huang H. G., Corpas F. J. 2013. Lead tolerance in plants: Strategies for phytoremediation. – *Environmental Science and Pollution Research*, 20(4): 2150–2161.
- Hafsi C., Debez A., Abdely C. 2014. Potassium deficiency in plants: Effects and signaling cascades. – *Acta Physiologiae Plantarum*, 36(5): 1055–1070.
- Hall J. L. 2002. Cellular mechanisms for heavy metal detoxification and tolerance. – *Journal of Experimental Botany*, 53(366).
- Hamada A.M., El-Enany A.E. 1994. Effect of NaCl salinity on growth, pigment and mineral element contents, and gas exchange of broad bean and pea plants. – *Biol. Plant.*, 36: 75-81.

- Harada E., Kim J. A., Meyer A. J., Hell R., Clemens S., Choi Y. E. 2010. Expression profiling of tobacco leaf trichomes identifies genes for biotic and abiotic stresses. – *Plant and Cell Physiology*, 51(10): 1627–1637.
- Hasegawa P. M., Bressan R. A., Zhu J. K., Bohnert H. J. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. – *Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology*, 51: 463–499.
- Hawill D.C., Ingold A., Pearson J. 1985. Sulphide tolerance in coastal halophytes. – *Vegetatio*, 62: 279–285.
- He B., Yang X. E., Ni W. Z., Wei Y. Z., Long X. X., Ye Z. Q. 2002. *Sedum alfredii*: a new lead-accumulating ecotype. – *Acta Bot Sin*, 44: 1365–1370.
- He T., Cramer G. R. 1993. Salt tolerance of rapid-cycling brassica species in relation to potassium/sodium ratio and selectivity at the whole plant and callus levels. – *Journal of Plant Nutrition*, 16(7): 1263–1277.
- Hniličková H., Hnilička F., Martinková J., Kraus K. 2017. Effects of salt stress on water status, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of rocket. – *Plant, Soil and Environment*, 63(8): 362–367.
- Hook D. D., Brown C. L., Kormanik P. P. 1971. Inductive flood tolerance in swamp tupelo (*Nyssa sylvatica* var. *biflora* (Walt.) Sarg.). – *J. Exp. Bot.*, 22: 78-89.
- Horie T., Kaneko T., Sugimoto G., Sasano S., Panda S. K., Shibasaka M., Katsuhara M. 2011. Mechanisms of Water Transport Mediated by PIP Aquaporins and Their Regulation Via Phosphorylation Events Under Salinity Stress in Barley Roots. – *Plant Cell Physiol.*, 52(4): 663–675.
- Horie T., Karahara I., Katsuhara M. 2012. Salinity tolerance mechanisms in glycophytes: An overview with the central focus on rice plants. – *Rice* 5, 11.
- Hossain M. A., Piyatida P., Silva J. A. T., Fujita M. 2012. Molecular mechanism of heavy metal toxicity and tolerance in plants: central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation. – *J Bot*, 2012: 1–37.
- Huang C., Wei G., Jie Y., Wang L., Zhou H., Ran C., Anjum S. A. 2014. Effects of concentrations of sodium chloride on photosynthesis, antioxidative enzymes, growth and fiber yield of hybrid ramie. – *Plant Physiology and Biochemistry*, 76: 86–93.
- Ievinsh G. 2006. Biological basis of biological diversity: physiological adaptations of plants to 752 heterogeneous habitats along a sea coast. – *Acta Univ Latv*, 710: 53–79.
- Ievinsh G., Dišlere E., Karlsons A., Osvalde A., Vikmane M. 2020. Physiological Responses of Wetland Species *Rumex Hydrolapathum* to Increased Concentration of Biogenous Heavy Metals Zn and Mn in Substrate. – *Natural, Exact, and Applied Sciences.*, 74(1): 35–47.
- Islam M. A., Macdonald S. E. 2004. Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. – *Trees - Structure and Function*, 18(1): 35–42.

- Jackson M. B. 2008. Ethylene-promoted elongation: An adaptation to submergence stress. – *Annals of Botany*, 101(2): 229–248.
- Jain R., Srivastava S., Solomon S., Shrivastava A. K., Chandra A. 2010. Impact of excess zinc on growth parameters, cell division, nutrient accumulation, photosynthetic pigments and oxidative stress of sugarcane (*Saccharum spp.*). – *Acta Physiol. Plant.*, 32: 979–986.
- Jozefczak M., Remans T., Vangronsveld J., Cuypers A. 2012. Glutathione is a key player in metal-induced oxidative stress defenses. – *International Journal of Molecular Sciences*, 13(3): 3145–3175.
- Kalaji H. M., Račková L., Paganová V., Swoczyna T., Rusinowski S., Sitko K. 2018. Can chlorophyll-a fluorescence parameters be used as bio-indicators to distinguish between drought and salinity stress in *Tilia cordata* Mill? – *Environmental and Experimental Botany*, 152(October 2017): 149–157.
- Karlsons A. (2012). Minerālās barošanās adaptīvie mehānismi un minerālelementu nodrošinājuma īpatnības jūras piekrastes augiem. Promocijas darbs bioloģijas doktora zinātniskā grāda iegūšanai augu fizioloģijas apakšnozarē. Rīga, Latvijas Universitāte, 128 lpp.
- Karlsons A., Druva-Lusite I., Necajeva J., Andersone-Ozola U., Samsone I., Osvalde A., Ievinsh G. 2017. Adaptation strategies of rare plant species to heterogeneous soil conditions on a coast of a lagoon lake as revealed by analysis of mycorrhizal symbiosis and mineral constituent dynamics. – *Environmental and Experimental Biology*, 15: 113–126.
- Katerji N., Van Hoorn J. W., Hamdy A., Mastroilli M., Oweis T., Erskine W. 2001. Response of two varieties of lentil to soil salinity. – *Agricultural Water Management*, 47(3): 179–190.
- Kaveh H., Nemati H., Farsi M., Jartoodeh S. V. 2011. How salinity affect germination and emergence of tomato lines. – *J Biol Environ Sci*, 5: 159–163.
- Keller K., Hammer D. 2005. Alternatives for Phytoextraction: Biomass Plants versus Hyperaccumulators. – *Geophysical Research Abstracts* 7.
- Kozłowski T. T. 1984. Plant Responses to Flooding of Soil. – *BioScience*, 34(3): 162–167.
- Kozłowski T.T., Pallardy S.G. 1997. Growth control in woody plants. Academic Press, San Diego.
- Kronzucker H. J., Coskun D., Schulze L. M., Wong J. R., Britto D. T. 2013. Sodium as nutrient and toxicant. – *Plant and Soil*, 369(1–2): 1–23.
- Küpper H., Lombi E., Zhao F. J., McGrath S. P. 2000. Cellular compartmentation of cadmium and zinc in relation to other elements in the hyperaccumulator *Arabidopsis halleri*. – *Planta*, 212(1): 75–84.
- Küpper H. 2017. Lead toxicity in plants. *Lead: Its Effects on Environment and Health*, 17: 491–500.
- Laan P., Blom C. W. P. M. 1990. Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: The importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. – *Journal of Experimental Botany*, 41(7): 775–783.
- Lapina L.P., Popov B.A. 1970. Effect of sodium chloride on photosynthetic apparatus of tomatoes. – *Fiziol. Rast.* 17: 580–584.

- Lasat M. M., Pence N. S., Garvin D. F., Ebbs S. D., Kochian L. V. 2000. Molecular physiology of zinc transport in the Zn hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. – *Journal of Experimental Botany*, 51(342): 71–79.
- Liang L., Liu W., Sun Y., Huo X., Li S., Zhou Q. 2017. Phytoremediation of heavy metal contaminated saline soils using halophytes: Current progress and future perspectives. – *Environmental Reviews*, 25(3): 269–281.
- Lutts S., Lefèvre I. 2015. How can we take advantage of halophyte properties to cope with heavy metal toxicity in salt-affected areas? – *Annals of Botany*, 115(3): 509–528.
- Manousaki E., Kalogerakis N. 2011a. Halophytes-an emerging trend in phytoremediation. – *International Journal of Phytoremediation*, 13(10): 959–969.
- Manousaki E., Kalogerakis N. 2011b. Halophytes present new opportunities in phytoremediation of heavy metals and saline soils. – *Industrial and Engineering Chemistry Research*, 50(2): 656–660.
- Marschner H. 1995. *Mineral Nutrition of Higher Plants* (2nd ed.). London, UK: Academic Press.
- McGeorge W. T. 1954. *Diagnosis and Improvement of Saline and Alkaline Soils*. Soil Science Society of America Journal.
- Mohammed A. S., Kapri A., Goel R. 2011. Biomanagement of Metal-Contaminated Soils. – *Media*, 20 (March): 1–28.
- Mourato M., Reis R., Louro L. 2012. Characterization of Plant Antioxidative System in Response to Abiotic Stresses: A Focus on Heavy Metal Toxicity. *Advances in Selected Plant Physiology Aspects*.
- Munns R. 2005. Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytol.* 167:645– 63.
- Munns R., Tester M. 2008. Mechanisms of Salinity Tolerance. – *Annual Review of Plant Biology*, 59: 651– 81.
- Nagajyoti P. C., Lee K. D., Sreekanth T. V. M. 2010. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review. – *Environmental Chemistry Letters*, 8(3): 199–216.
- Naidoo G., Mundree S.G. 1993. Relationship between morphological and physiological responses to waterlogging and salinity in *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth. – *Oecologia* 93: 360–366.
- Najar R., Aydi S., Sassi-Aydi S., Zarai A., Abdelly C. 2019. Effect of salt stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Medicago truncatula*. – *Plant Biosystems*, 153(1): 88–97.
- Neumann P. M. 1995. Inhibition of root growth by salinity stress: Toxicity or an adaptive biophysical response? – *Structure and Function of Roots*, 299–304.
- Nriagu J. O. 1989. A global assessment of natural sources of atmospheric trace metals. – *Nature*, 338: 47–49.
- Pendias A. K., Mukherjee A. B. 2007. Trace Elements from Soil to Human. – *Journal of Chemical Information and Modeling* 53.
- Pollard A. J. 2000. Metal hyperaccumulation: a model system for coevolutionary studies. – *New Phytol.*, 146: 179–181.

- Popova L. P., Stoinova Z. G., Maslenkova L. T. 1995. Involvement of abscisic acid in photosynthetic process in *Hordeum vulgare* L. during salinity stress. – *Journal of Plant Growth Regulation*, 14(4): 211–218.
- Rascio N., Navari-Izzo F. 2011. Heavy metal hyperaccumulating plants: How and why do they do it? And what makes them so interesting? – *Plant Science*, 180(2): 169–181.
- Reale L., Ferranti F., Mantilacci S., Corboli M., Aversa S., Landucci F., Venanzoni R. 2016. Cytological and morpho-physiological responses of common duckweed (*Lemna minor* L.) to chromium. – *Chemosphere*, 145: 98–105.
- Reddy M.P., Vora A.B. 1986. Changes in pigment composition. Hill reaction activity and saccharides metabolism in bajra (*Penisetum typhoides* S & H) leaves under NaCl salinity. – *Photosynthetica*, 20: 50-55.
- Reeves R. D., Baker A. J. M., Borhidi A., Berazain R. 1999. Nickel Hyperaccumulation in the Serpentine Flora of Cuba. – *Annals of Botany*, 83(1): 29–38.
- Rhodes D., Nadolska-Orczyk A., Rich P. J. 2006. Salinity, Osmolytes and Compatible Solutes. – *Salinity: Environment - Plants - Molecules*, 181–204.
- Rinkis G. Ya., Ramane, H. K., Kunitskaya T.A. 1987. *Methods of Soil and Plant Analysis*. Riga, Zinatne, 174.
- Robinson B. H., Lombi E., Zhao F. J., McGrath S. P. 2003. Uptake and distribution of nickel and other metals in the hyperaccumulator *Berkheya coddii*. – *New Phytologist*, 158(2), 279–285.
- Rodríguez-Navarro A. 2000. Potassium transport in fungi and plants. *Biochimica et Biophysica Acta – Reviews on Biomembranes*, 1469(1): 1–30.
- Samsone I., Ievinsh G. 2018. Different plant species accumulate various concentration of Na<sup>+</sup> in a sea-affected coastal wetland during a vegetation season. – *Environmental and Experimental Biology*, 16(2): 117–127.
- Serrano R., Mulet J. M., Rios G., Marquez J. A., Larrinoa I. F., Leube, M. P., Montesinos C. 1999. A glimpse of the mechanisms of ion homeostasis during salt stress. – *Journal of Experimental Botany*, 50(Special\_Issue): 1023–1036.
- Sghaier D. B., Duarte B., Bankaji I., Caçador I., Sleimi N. 2015. Growth, chlorophyll fluorescence and mineral nutrition in the halophyte *Tamarix gallica* cultivated in combined stress conditions: Arsenic and NaCl. – *J. Photochem. Photobiol. B Biol.*, 149: 204–214.
- Shabala S., Cuin T. A. 2008. Potassium transport and plant salt tolerance. – *Physiologia Plantarum*, 133(4): 651–669.
- Shabala S., Shabala L. 2011. Ion transport and osmotic adjustment in plants and bacteria. – *Biomolecular Concepts*, 2(5): 407–419.
- Shahid M., Khalid S., Abbas G., Shahid N., Nadeem M., Sabir M., Aslam M., Dumat C. 2015. Heavy Metal Stress and Crop Productivity. – *Crop production and global environmental issues*, 1–25.

- Shahid M., Shamsbad S., Rafiq M., Khalid S., Bibi I., Niazi N. K., Rashid M. I. 2017. Chromium speciation, bioavailability, uptake, toxicity and detoxification in soil-plant system: A review. – *Chemosphere*, 178: 513–533.
- Sharma S. S., Dietz K. J. 2006. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. – *Journal of Experimental Botany*, 57(4): 711–726.
- Singh J., Kalamdhad A. S. 2011. Effects of Heavy Metals on Soil, Plants, Human Health and Aquatic Life. – *International Journal of Research in Chemistry and Environment*, 1(2): 15–21.
- Singh M.P., Pandey S.K., Singh M., Ram P.C., Singh B.B. 1990. Photosynthesis, transpiration, stomatal conductance and leaf chlorophyll content in mustard genotypes grown under sodic conditions. – *Photosynthetica* 24: 623–627.
- Slama I., Abdelly C., Bouchereau A., Flowers T., Saviouré A. 2015. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. – *Annals of Botany*, 115(3): 433–447.
- Slowik K., Labanauskas C. K. K., Stolzy L. H. H., Zentmyer G. A. 1979. Influence of rootstocks, soil oxygen, and soil moisture on the uptake and translocation of nutrients in young avocado. – *Journal of American Society for Horticultural Science*, 104(2): 172–175.
- Smirnoff N., Wheeler G. L., Smirnoff N., Wheeler G. L. 2000. Ascorbic acid in plants: biosynthesis and function. – *Critical Reviews in Plant Sciences*, 35(4): 291–314.
- Sojka R E., Stolzy L.H. 1980. Soil–oxygen effects on stomata response. – *Soil Science*, 130: 350–358.
- Steffens B., Rasmussen A. 2016. The physiology of adventitious roots. – *Plant Physiology*, 170(2): 603–617.
- Stepniewski W., Przywara G. 1992. The influence of soil oxygen availability on yield and nutrient uptake (N, P, K, Ca, Mg, Na) by winter rye (*Secale cereale*). – *Plant and Soil*, 143(2): 267–274.
- Striker G. G., Insausti P., Grimoldi A. A., Ploschuk E. L., Vasellati V. 2005. Physiological and anatomical basis of differential tolerance to soil flooding of *Lotus corniculatus* L. and *Lotus glaber* Mill. – *Plant and Soil*, 276(1–2): 301–311.
- Striker G. G. 2012. Flooding Stress on Plants: Anatomical, Morphological and Physiological Responses. – *Botany*, (May): 3–28.
- Suman J., Uhlik O., Viktorova J., Macek T. 2018. Phytoextraction of heavy metals: A promising tool for clean-up of polluted environment? – *Frontiers in Plant Science*, 871(October): 1–15.
- Tamura H., Honda M., Sato T., Kamachi H. 2005. Pb hyperaccumulation and tolerance in common buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench). – *Plant Res*, 118: 355–359.
- Tang X., Mu X., Shao H., Wang H., Brestic M. 2014. Global plant-responding mechanisms to salt stress: physiological and molecular levels and implications in biotechnology. – *Crit Rev Biotechnol*, 35 (4): 425–437.

- Thakur S., Singh L., Wahid Z. A., Siddiqui M. F., At Naw S. M., Din M. F. M. 2016. Plant-driven removal of heavy metals from soil: uptake, translocation, tolerance mechanism, challenges, and future perspectives. – *Environmental Monitoring and Assessment*, 188(4).
- Visser E. J. W., Blom C. W. P. M., Voese nek L. A. C. J. 1996. Flooding-induced adventitious rooting in *Rumex*: Morphology and development in an ecological perspective. – *Acta Botanica Neerlandica*, 45(1): 17–28.
- Voese nek L. A. C. J., Blom C. W. P. M., Pouwels R. H. W. 1989. Root and shoot development of *Rumex* species under waterlogged conditions. – *Canadian Journal of Botany*, 67(6): 1865–1869.
- Voese nek L. A. C. J., Rijnders J. H. G. M., Peeters A. J. M., Van De Steeg H. M., De Kroon H. 2004. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: From genes to communities. – *Ecology*, 85(1): 16–27.
- Volkov V. 2015. Salinity tolerance in plants. Quantitative approach to ion transport starting from halophytes and stepping to genetic and protein engineering for manipulating ion fluxes. *Frontiers in Plant Science*, 6(873): 873.
- Walley J. W., Huerta A. J. 2010. Exposure to environmentally relevant levels of cadmium primarily impacts transpiration in field-grown soybean. – *Journal of Plant Nutrition*, 33(10): 1519–1530.
- Wang Z., Zhang Y., Huang Z., Huang L. 2008. Antioxidative response of metal-accumulator and non-accumulator plants under cadmium stress. – *Plant and Soil*, 310(1–2): 137–149.
- Yang X., Feng Y., He Z., Stoffella P. J. 2005. Molecular mechanisms of heavy metal hyperaccumulation and phytoremediation. – *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology*, 18(4): 339–353.
- Yoo C. Y., Pence H. E., Hasegawa P. M., Mickelbart M. V. 2009. Regulation of transpiration to improve crop water use. – *Critical Reviews in Plant Sciences*, 28(6): 410–431.
- Zhu J. K. 2003. Regulation of ion homeostasis under salt stress. – *Current Opinion in Plant Biology*, 6(5): 441–445.
- Zörb C., Sümer A., Sungur A., Flowers T. J., Özcan H. 2013. Ranking of 11 coastal halophytes from salt marshes in northwest Turkey according their salt tolerance. – *Turkish Journal of Botany*, 37(6): 1125–1133.

Elektroniskie resursi –

Anonymous 2019. U. S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service. Skatīts 10. 01. 2020. <https://www.ars.usda.gov/pacific-west-area/riverside-ca/agricultural-water-efficiency-and-salinity-research-unit/docs/databases/fgs-crops/>.

Maģistra darbs „NaCl un smago metālu sāļu ietekme uz piekrastes mitrāja auga krastmalas skābenes *Rumex hydrolapathum* augšanu un jonu uzkrāšanos” izstrādāts LU Bioloģijas fakultātē.

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

Autors: Silvija Ieviņa                      04.06.2020.

Rekomendēju darbu aizstāvēšanai

Vadītājs: Dr. hab. biol., prof. Ģederts Ieviņš                      04.06.2020.

Recenzents:                      Dr.biol., doc. Māra Vikmane

Darbs iesniegts LU Bioloģijas fakultātē 04.06.2020.

Lietvede: .....

Darbs aizstāvēts Bioloģijas maģistra gala pārbaudījuma komisijas sēdē

prot. Nr.                      , vērtējums

Komisijas sekretārs/e: