

LATVIJAS UNIVERSITĀTE
BIOLOĢIJAS FAKULTĀTE
AUGU FIZIOLOĢIJAS KATEDRA

Divu piekrastes sugu *Plantago coronopus* un *Plantago
maritima* sālsizturības un jonu uzkrāšanās salīdzinājums

Bakalaura darbs

Autors: Māris Romanovs

Stud. apl. Nr.: mr18054

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

RĪGA 2021

Kopsavilkums

Pētījuma mērķis bija veģetācijas eksperimentā kontrolētos apstākļos salīdzināt divu jūras piekrastei specifisku ceļteku sugu (*Plantago coronopus* un jūrmalas ceļteka) izturību pret pieaugošām NaCl koncentrācijām un jonu uzkrāšanās īpatnības.

Augus audzēja automatizētās siltumnīcas apstākļos veģetācijas traukos. Abu ceļteku sugu augus apstrādāja ar pieaugošas Na⁺ koncentrācijas devu, katrā variantā bija pieci atkārtojumi. Eksperimenta beigās augu sadalīja morfoloģiski atsevišķās daļās, noteica to svaigo un sauso masu, ūdens saturs, kā arī mērija Na⁺ un K⁺ jonu koncentrāciju, elektrovadītspēju un osmotisko aktivitāti.

Abas ceļteku sugas spēja augt un vairoties jūras ūdens sāļuma apstākļos. *Plantago coronopus* ir uzskatāma par sāls tolerantāku sugu, nekā jūrmalas ceļteka. Abas ceļtekas ir K⁺ izslēdzošas un Na⁺ jonu uzkrājošas sugas, kur galvenokārt Na⁺ joni tiek izmantoti osmotiskajā regulācijā kā osmotiski aktīvs aģents.

Atslēgasvārdi: sāls tolerance, Na⁺ un K⁺ joni, nātrijs uzkrājējs, augsnes sāļums.

Summary

The aim of the study was to compare two coastal specific plantain species (buckshorn plantain and sea plantain) to increasing NaCl concentrations and ion accumulation characteristics under controlled conditions in a vegetation experiment.

Plants were grown in automated greenhouses conditions in vegetation pots. Plants of both plantain species were treated with increasing doses of Na⁺ concentration, there were five repetitions in each variant. At the end of the experiment plants were divided into morphologically separate parts, fresh and dry mass was determined as well water contents was measured, Na⁺ and K⁺ ion concentration, electrical conductivity and osmotic activity were also tested.

Both plantain species were able to grow and reproduce under seawater salinity. Buckshorn plantain was considered to be a more salt-tolerant species than sea plantain. Both plantain species are K⁺ excluding and Na⁺ ion accumulating species, where mainly Na⁺ ions are used in osmotic regulation as an osmotically active agent.

Keywords: salt tolerance, Na⁺ and K⁺ ions, sodium accumulator, soil salinity.

Saturs

| | |
|--|----|
| Ievads | 5 |
| 1. Literatūras apskats | 6 |
| 1.1 Vides apstākļu raksturojums piekrastes biotopos..... | 6 |
| 1.1.1 Augsnes mitrums piekrastes biotopos..... | 6 |
| 1.1.2 Augsnes sāļums piekrastes biotopos..... | 7 |
| 1.1.3 Vēja ietekme piekrastes biotopos..... | 8 |
| 1.1.4 Temperatūras svārstības piekrastes biotopos | 9 |
| 1.2 Halofītisko sugu adaptācijas mehānismi | 9 |
| 1.2.1 Jonu uzkrāšanās | 11 |
| 1.2.2 Osmotiskā aizsardzība | 12 |
| 1.3 Halofītisko <i>Plantago</i> ģints sugu raksturojums | 13 |
| 2. Materiāli un metodes | 15 |
| 2.1 Augu materiāla pavairošana un audzēšana..... | 15 |
| 2.2 Veģetācijas trauka eksperimenta iekārtošana..... | 16 |
| 2.3 Augu novākšana | 17 |
| 2.4 Na ⁺ un K ⁺ jonu satura, elektrovadītspējas un osmotisko vērtību iegūšana | 18 |
| 2.5 Datu apstrāde un analīze | 18 |
| 3. Rezultāti..... | 19 |
| 3.1 <i>Plantago coronopus</i> rezultāti pieaugušās NaCl koncentrācijās | 19 |
| 3.2 <i>Plantago maritima</i> rezultāti pieaugušās NaCl koncentrācijās. | 27 |
| 4. Diskusija | 35 |
| 4.1 Augsnes sastāvā pieejamais Na ⁺ jonu daudzums | 35 |
| 4.2 Augu morfoloģisko rādītāju izmaiņas | 35 |
| 4.3 Dažādu augu daļu elektrovadītspēja, osmotiskās vērtības un Na ⁺ un K ⁺ koncentrācijas..... | 37 |
| Secinājumi..... | 40 |
| Pateicības | 41 |
| Izmantotā literatūrā | 42 |

Ievads

Piekrastes biotopos esošie augi pastāvīgi tiek pakļauti vairākiem stresa apstākļiem – augsnes sausumam, palielinātam augsnes sāļumam, viļņu un vēja radītai smilts apberšanai un pārpūšanai, augstai gaisa temperatūrai, kā arīniecīgam minerālvielu sastāvam augsnē (Hesp, 1991; Laime, 2005; Maun, 2009; Rove, 2013a, 2013b). Augsnes sāļums ir nozīmīgs kultūraugu produktivitātes un augšanas ierobežotājs, kas var radīt gan hipertonusu, gan hiperosmotisku stresa efektu, izraisot augu bojāeju (Hasegawa et al., 2000). Visbiežāk stresa pazīmes izraisa tieši lielā Na^+ un Cl^- koncentrācija augsnes šķīdumā, tādēļ pētījumos par sāls stresu pārsvarā tiek izmantots tieši nātrija hlorīds jeb NaCl (Aghaleh et al., 2009; Hasegawa et al., 2000). Pārlietu sāļas augsnes kopumā aizņem ap 7 līdz 10% no kopējās zemes platības (kas ir vairāk nekā 800 miljoni hektāru) (Munns & Tester, 2008).

Halofītu augi ir spējīgi augt un pabeigt savu dzīves ciklu sāļā augsnē ar 200 mM vai augstākās NaCl saturu (Duarte et al., 2013; Flowers & Colmer, 2015). Halofītus var novērot augam jūru piekrastēs, iekšzemes sāls ezeros, piekrastes sāls purvos, zemās plūdmaiņu zonās, kā arī sausos un sāļos apgabalos (Hasanuzzaman et al., 2014; Rozentsvet et al., 2020). Optimālai augšanai halofītiem ir nepieciešams ap 200 mM NaCl koncentrācija (Guo et al., 2018), taču obligātie halofīti spēj izdzīvot (kā arī veidot sēklas) arī jūras ūdens NaCl koncentrācijā (400 – 600 mM NaCl) (Flowers & Colmer, 2008; Hasanuzzaman et al., 2014; Munns & Tester, 2008).

Aptuveni 20 no 200 *Plantago* ģints sugām var dēvēt par halofītiem, vai vismaz tās spēj augt sāļās augsnēs (Vicente et al., 2004). *Plantago coronopus* un *Plantago maritima* ir piekrastei specifiskas sugas un tiek uzskatītas par sālsizturīgākajām sugām *Plantago* ģintī, jo ir spējīgas augt un vairoties sausās, īpaši sāļās un sablīvētās augsnēs (Al Hassan et al., 2016)

Darba mērķis: veģetācijas eksperimentā kontrolētos apstākļos salīdzināt *Plantago coronopus* un *Plantago maritima* izturību pret pieaugošām NaCl koncentrācijām un jonu uzkrāšanās īpatnības.

Darba uzdevumi:

- iekārtot veģetācijas trauku eksperimentu siltumnīcā ar *Plantago coronopus* un *Plantago maritima*, apstrādājot augus ar pieaugošām NaCl koncentrācijām;
- eksperimenta beigās analizēt augu morfoloģiskos rādītājus;
- dažādās augu daļās noteikt elektrovadītspēju, osmotisko aktivitāti, Na^+ un K^+ koncentrāciju.

1. Literatūras apskats

1.1 Vides apstākļu raksturojums piekrastes biotopos

Okeānu, jūru un lielu ezeru piekrastēs var novērot īpatnēju augu dzīvotņu veidošanos, ko ietekmē šiem apgabaliem raksturīgie vides apstākļi. Piekrastes biotopos esošie augi periodiski vai pastāvīgi tiek pakļauti vairākiem nelabvēlīgiem faktoriem, kā piemēram, straujai augsnes izžūšanai (augšnes sausumam), palielinātam augsnes sāļumam, viļņu un vēja radītai smilts apberšanai un pārpūšanai, augstai gaisa temperatūrai, kā arī zemam minerālvielu sastāvam augsnē u.c. (Hesp, 1991; Laime, 2005; Maun, 2009; Rove, 2013a, 2013b). Visbiežākie pielāgojumi augiem, kas spēj augt un vairoties piekrastes biotopos, ir salizturība, pozitīva augšanas reakcija uz apberšanu ar smiltīm, izturība pret augsnes applūšanu, izmaiņas dzīves ciklā, sēklu dīģšanas stratēģijas izmaiņas, kā arī morfoloģiskie pielāgojumi (Hesp, 1991).

Jūras un okeānu piekrastes var iedalīt vairākos biotopos, kuros katrā ir atšķirīgi augus ietekmējošie vides faktori (Laime, 2005). Piekrastēm raksturīgākais dzīvotņu tips, kas atrodas vistuvāk jūrai vai okeānam ir pludmale un iesāļie mitrāji. Šādiem biotopiem ir raksturīga periodiska sālsūdens applūšana (Rove, 2013a), tādējādi augi tiek pakļauti lielam sāļumam un substrāta pārplūšanai. Šo apstākļu ietekmē, iesāļu mitrāju biotopos galvenokārt var novērot augam viengadīgus halofitus un sukulentus (Eberhards, 2003; Rove, 2013a). Piekrastes smilšu kāpas ir atrodamas gar jūru, okeānu un lielu ezeru krastiem visā pasaulē, tāpēc klimatiskie apstākļi un biotopi var ievērojami atšķirties dažādās zemeslodes daļās (Maun, 2009). Piekrastes kāpās ir raksturīga smilšu daļiņu pārpūšana vēja ietekmē, kā arī augsnes sausums, ko ietekmē augsnes fizikālās īpašības. Šeit veģetāciju veido sukulenti un psamofiti (Eberhards, 2003; Maun, 2009; Rove, 2013b).

1.1.1 Augšnes mitrums piekrastes biotopos

Augšnes zemais ūdens saturs smilšainu kāpu biotopos ir viens no limitējošajiem faktoriem augu augšanai. Nepietiekamu mitruma saturu smilšainās augsnēs izraisa smilšu frakcijām raksturīgā lielā porainība, kā arī zemā kapacitāte saturēt ūdeni, tādēļ pēc lietavām liela daļa ūdens tiek aizvadīts prom (Maun, 2009). Ūdens spēja ātri iesūkties smilšainās augsnēs arī veicina minerālvielu un organisko savienojumu izskalošanos, kas pazemina augsnes auglību (Rove, 2013b). Augšnes sausumu veicina arī atklāto kāpu biotopu strauja ūdens iztvaikošana

no zemes virskārtas, bet kāpu biotopos, kuros novēro augu segas veidošanos un attīstību ir zemāka ūdens iztvaikošanas intensitātē (Lichter, 1998; Rove, 2013b). Piekrastes biotopu augsnes virsējā slāņa mitruma daudzums pārvietojas pa gradientu no piekrastes ar viss lielāko mitrumu augsnē uz iekšzemes kāpām, kur augsnes mitrums ir ļoti zems. Toties augsnes mitrums dziļākajos slāņos ir aptuveni vienāds (Fenu *et al.*, 2013; Forey *et al.*, 2008).

1.1.2 Augsnes sāļums piekrastes biotopos

Augsnes sāļums ir nozīmīgs kultūraugu produktivitātes un augšanas ierobežotājs, kas var radīt gan hipertonusku, gan hiperosmotisku stresa efektu, izraisot augu bojāeju (Hasegawa *et al.*, 2000). Sāļuma stress augos var izrāsīt jonu stresu, osmotisko nelīdzsvarotību un aktīvo skābekļa formu rašanos [ūdeņraža peroksīds (H_2O_2), superoksīds (O_2^-) un hidroksilradikālis (OH)]. Visbiežāk stresa pazīmes izraisa tieši lielā Na^+ un Cl^- koncentrācija augsnes šķīdumā, tādēļ pētījumos par sāls stresu pamatā izmanto tieši nātrija hlorīdu jeb NaCl. (Aghaleh *et al.*, 2009; Hasegawa *et al.*, 2000). Iekšsūnas Na^+ un K^+ jonu homeostāze ir kritiska šūnu metabolismam, bet paaugstinātā sāļumā notiek Na^+ jonu pārmērīga uzkrāšanās līdz līmenim, kas var izraisīt pasliktinātu barības vielu iegūvi un metabolisko toksicitāti (Shabala & Cuin, 2008).

Uzskata, ka kopumā ap 7 līdz 10% no kopējās zemes platības (kas ir vairāk nekā 800 miljoni hektāru), 20% lauksaimniecības izmantojamās zemes platībām, kā arī 50% apūdeņojamās zemes platību augsnēs ir pārāk liela sāls koncentrācija (Munns & Tester, 2008). Augsni var uzskatīt par pārlietu sāļu, ja tās elektrovadītspēja (kopējo visu izšķīdušo sāļu koncentrācijā noteiktā tilpuma daudzumā) mitrā augsnē ir apmēram 4 dS m^{-1} , kas ir aptuveni 40 mM NaCl, kas izveido aptuveni 0,2 MPa lielu osmotisko spiedienu (Munns & Tester, 2008). Taču jāņem vērā, ka augsnes ar samazinātu ūdens saturu izraisīs lielāku osmotisko spiedienu uz augu, jo izšķīdušo sāļu koncentrācijā sausās augsnēs nesamazināsies, bet samazinās kopējais ūdens tilpums, tādējādi palielinās augsnes elektrovadītspēja, kā arī osmotiskais spiediens.

Ļoti daudziem augiem, it īpaši glikofītiem, kuri pārstāv lielāko vairākumu lauksaimniecības kultūraugu, augsnes sāļums tikai ap 40 mM NaCl var izraisīt augšanas inhibējošu reakciju, vai pat veicināt auga bojāeju (Bui, 2013). Savvaļas augi, kā piemēram halofīti, kuru biotopi atrodas sāļās augtenēs, ir spējuši pielāgoties un izstrādājuši mehānismus un anatomiskus pielāgojumus, lai izturētu osmotisko stresu (zemu augsnes ūdens potenciālu),

ko rada sāļums, kā arī spēj uzkrāt lielāka daudzumā Na^+ jonus bez novērojamiem augšanas un attīstības traucējumiem (Munns & Tester, 2008).

Jūru un okeānu piekrastes biotopos ir raksturīgs dabīgi izveidojies vides un augsnes sāļums. Šādos biotopos augsni periodiski apskalo jūras ūdens, kas veicinās augsnes sasāļošanu un NaCl uzkrāšanos (Laima, 2005; Rove, 2013a). Sāls joni (Na^+ un Cl^-) var nonākt uz augu un augsnes virsmas arī vēja ietekmē, kur sāls aerosoli liela vēja ietekmē tiek izplatīti tālu no krasta līnijas (Fenu *et al.*, 2013).

1.1.3 Vēja ietekme piekrastes biotopos

Vēja radītie apstākļi uz augsni un augiem ir viens no būtiskākajiem stresa faktoriem piekrastes biotopos, kas kontrolē un nosaka augu daudzveidību, kā arī smilšu kāpu izveidi (Forey *et al.*, 2008). Jūras viļņu izskalošanās smiltis liela vēja ietekmē var tikt pārpūstas tālāk no piekrastes lielā kvantitātē, veidojot kāpu biotopus, jo smilts graudiņi ir irdeni un viegli pakļaujas apkārtējiem vides faktoriem (Rove, 2013a, 2013b). Vides izmaiņas, ko novēro pēc smilšu apbēršanas un akumulācija, kāpu augiem palielina pieejamo mitrumu un barības vielu daudzumu, taču samazina temperatūru, gaismas intensitāti un skābekļa pieejamību. Vistiešākās sekas būs mainītās gaismas vides izmaiņai, jo, ja augs netiek bojāts un tas tiek noklāts ar substrātu, tad smilšu apbēršana izsauks līdzīgu efektu kā auga ievietošana tumšā vidē (Kent *et al.*, 2005).

Piekrastes augu appūšana ar smiltīm var negatīvi ietekmēt to tālāko attīstību, ja apbēršanas notiek bieži, un ja apbēršana ir bijusi pārāk liela, kad augs vairs nav spējīgs izaugt ārā no smiltīm. Ja būs notikusi neliela apmēra smilts apbēršana, tad piekrastes augi būs spējīgi atjaunoties pēc pāris nedēļām (Kent *et al.*, 2005). Smilšu akumulāciju kāpu un piekrastes biotopos ir viens no galvenajiem iemesliem, kāpēc piekrastes biotopos veidojas augu veģetācijas zonalitāte un specifisku augu sugu dominēšana. Piekrastes biotopu raksturīgie augi, kas aug biotopos ar lielu smilšu pārpūšanas intensitāti, ir spējuši izveidot specifiskus pielāgojumus, kā piemēram, attīstot dziļu sakņu sistēmu vai veidojot sakņu dzinumus, lai mazinātu smilšu apbēršanas negatīvās sekas un spētu izdzīvot (Sykes & Wilson, 1990).

Kā tas jau tika minēts iepriekšējos paragrāfos (1.1.1 Augsnes mitrums piekrastes biotopos un 1.1.2 augsnes sāļums piekrastes biotopos), vēja virziens un intensitāte ir viens noteicošajiem faktoriem, kas ietekmēs piekrastes biotopa attīstību. Liela vēju ietekmē sāls aerosoli var tik izplatīti tālu no piekrastes joslas, tādejādi pakļaujot lielāku platību iespējamai augsnes

sasāļošanās. Vējš ir viens no nozīmīgākajiem faktoriem straujas augsnes izžūšanai, kas dramatiski samazina bioloģisko daudzveidību piekrastes biotopos un veģetācijas zonu veidošanos kāpās (Fenu *et al.*, 2013; Rove, 2013a, 2013b).

1.1.4 Temperatūras svārstības piekrastes biotopos

Atklātos kāpu biotopos novēro pastiprinātu saules starojumu, kas spēj ātri uzkarstēt gaišās krāsas smilts augsni, tādēļ piekrastes augājos ir novērojama ļoti liela diennakts temperatūras svārstības (Rove, 2013b). Augsnes virskārtas temperatūrā saulainās vasaras dienās var sasniegt pat 50 °C, kad gaisa temperatūrā ir tikai ap 30 °C (Maun, 1994). Piekrastes kāpu aizvēja pusē augsne un veģetācija spēj ātri uzkarstēties dienas laikā, bet vakarā tā strauji atdziest. Šādas temperatūras svārstības negatīvi ietekmē daudzas iekšzemes augu sugas, taču piekrastes biotopu raksturīgie augi ir spējušas adaptēties šiem nelabvēlīgajiem apstākļiem (Rove, 2013b). Īpaši saulainās dienās palielinātai gaisa temperatūrai bieži papildus var novērot arī lielu gaismas intensitāti, kas pamatā augos spēj bojāt fotosistēmas kompleksus (Maun, 1994; Zandalinas *et al.*, 2018). Piekrastes biotopu augi spēj izvairīties un pasargāt savu fotosistēmas kompleksa funkcijas darbību. To nodrošina gan augu anatomiskie pielāgojumi, kā piemēram, lapām novērojamas biežākas lapas ar palielinātu zedeņu parenhīmas slāni, kā arī fotosistēmas aktīvie centri ir ar samazinātu aktivitāti, lai tie tiktu pasargāti no brīvo radikāļu rašanās hloroplastos un fotosistēmas kompleksā, ko varētu radīt pastiprinātā gaismas intensitāte (Zandalinas *et al.*, 2018).

1.2 Halofītisko sugu adaptācijas mehānismi

Augi ir spējīgi augt un adaptēties gandrīz visiem iespējamiem uz Zemes esošiem vides faktoriem, kas nav labvēlīgi augu attīstībai. Pastāv augu sugas, kas ir spējīgas paciest zināmā intensitātē aukstumu, karstumu, plūdus un sausumu, taču jebkuram augam ūdens šķīdrā stāvoklī ir kritiski nepieciešams gan kā iekššūnas transports, gan kā vielmaiņas mediators (Flowers & Colmer, 2015). Ūdens uz pasaules ir daudz, taču lielākā daļa no tā ir ar palielinātu sāls šķīduma koncentrāciju, kurā dominē Na⁺ un Cl⁻ joni. Okeānu ūdeņi satur aptuveni 19 gramus Cl⁻ un 11 gramus Na⁺ uz vienu litru šķīduma, kas aptuveni veido 560 mM Cl⁻ un 480 mM Na⁺ koncentrāciju (Harvey, 1956).

Tieši šis ievērojamais Cl^- un it īpaši Na^+ jonu daudzums jūru un okeānu ūdeņos, kā arī tiem pieguļošajās teritorijās (piekrastes biotopi), ir ļoti kaitīgs vairumam sauszemes un ūdens augu, it īpaši, glikofītiem, kuri sastāda lielāko daļu cilvēku izmantoto kultūraugu. Kā izņēmums ir augi, kurus sauc par halofītiem un kuri ir spējīgi augt un pat pabeigt savu dzīves ciklu 200 mM vai augstākas NaCl koncentrācijas piesātinātās augsnēs (Duarte *et al.*, 2013; Flowers & Colmer, 2015). Halofītus var novērot augam jūru piekrastēs, iekšzemes sāls ezeros, piekrastes sāls purvos, zemās plūdmaiņu zonās (piemēram, mangrovju audzēs), kā arī sausos un sāļos apgabalos (piemēram, tuksneši), kuros pastāv gan augsnes sāļums, gan nemainīgs augsnes un atmosfēras sausums (Hasanuzzaman *et al.*, 2014; Rozentsvet *et al.*, 2020).

Arī halofītu sugas var iedalīt atsevišķās grupās, balstoties uz to sāls izturību, kas var atšķirties, jo sāls koncentrācijas augsnēs ļoti variē visā pasaulē, tāpēc laika gaitā ir izveidojušās sāls izturīgākas sugas starp halofītu tipa augiem (Flowers & Colmer, 2008). Papildus sāls pozitīvi ietekmē obligāto halofītu augu augšanu, kā arī tas ir kritiski nepieciešamas šo augu attīstībai. Obligātajiem halofītiem paaugstinātās sāls koncentrācijās novēro pieaugumu kopēja biomasā (gan svaigās, gan sausās masas pieaugumu), paaugstinātu fotosintēzes efektivitāti, kā arī sēkļu skaita palielināšanos. Optimālai augšanai tiem nepieciešami ap 200 mM lielas NaCl koncentrācijas (Guo *et al.*, 2018), taču obligātie halofīti spēj izdzīvot (kā arī veidot sēklas) arī sālsūdens NaCl koncentrācijas (400 – 600 mM NaCl) (Flowers & Colmer, 2008; Hasanuzzaman *et al.*, 2014; Munns & Tester, 2008). Fakultatīvie halofīti ir salīdzinoši sāls jūtīgāki augi. Tie spēj ieaugties sāļainās augsnēs, taču to optimālai augšanai nav nepieciešams sāls, vai tas ir nepieciešams nelielā daudzumā (Flowers & Colmer, 2008; Hasanuzzaman *et al.*, 2014; Munns & Tester, 2008).

Halofītus nav iespējams klasificēt pēc to dažādām stratēģijām visa augu, audu un šūnu pielāgošanai palielinātam vides sāļumam, jo augi bieži izmanto vairākus mehānismus sālsizturības iegūšanai (Song & Wang, 2015). Visizturīgākie halofīti ir spējīgi panest atkārtotu sāls ūdens apskalošanu auga vasas un sakņu zonā. Šie halofīti spēj uzkrāt NaCl virszemes daļās, transportējot Na^+ un Cl^- jonus no citoplazmas uz apoplastu, kam seko to norobežošana vakuolās ar membrānas jonu sūkņu palīdzību (vairāk NaCl uzkrāj vecākās auga lapās, kas rezultātā noveco ātrāk), samazinot šūnu ūdens potenciālu, tādējādi pasargājot metaboliski aktīvos šūnu sastāvdaļas un atvieglotot auga ūdens uzņemšanu sāļās augsnēs (Flowers & Colmer, 2015; Song & Wang, 2015). Svarīga halofītu īpašība ir NaCl inducēta sukulence, kur palielinās ūdens saturs un šūnu lielumu audos, bet samazinās virsmas laukuma uz audu tilpumu, tādējādi samazinot Na^+ un Cl^- jonu koncentrāciju šūnās un audos (Flowers & Colmer, 2008). Sāļu izvadīšana no augsnes uz auga virsmu ir novērojams mehānisms halofītu sugām. Daļai halofītu un lielai daļai

mangrovju augu Na^+ izslēgšanai un izvadīšanai no ksilēmas izmanto anatomiskus pielāgojumus, kas izdala sāļus uz auga virsmas (piemēram, sāls dziedzeri un sāls matiņi). Īpaši pielāgojumi sakņu uzsūkšanas zona samazina vai novērš sāļo jonu pārvietošanos no sakņu ārpusēs uz ksilēmu (Flowers & Colmer, 2008, 2015; Song & Wang, 2015). Osmotiskā potenciāla regulāciju īstajos halofītos nodrošina N^+ joni un mazmolekulāri osmolīti, piemēram, prolīns vai sorbitols (Rozenstvet *et al.*, 2020). Labāka izpratne par halofītu augu izmantotajām adaptācijām un mehānismiem var palīdzēt nākotnēs pētniekiem veidot sāls izturīgākas kultūraugus, kas spētu dramatiski uzlabot lauksaimniecības augu augšanas spējas sāļās augsnēs.

1.2.1 Jonu uzkrāšanās

Nozīmīgs mehānisms sāls izturībai halofītos ir spēja regulēt Na^+ un Cl^- jonu uzņemšanu, tajā pašā laikā uzturot pietiekami lielu citoplazmas K^+ un Mg^{2+} jonu koncentrāciju līmenī, kas primāri ir būtisks dažādu enzīmu aktivizēšanai un šūnu metabolismu reakciju veikšanā (Flowers & Colmer, 2015). Efektīva toksiskā Na^+ jonu uzkrāšanās šūnu vakuolas ir raksturīgā halofītu adaptācija. Na^+ jonu uzkrāšanai un norobežošanai vakuolās ir nepieciešams šī jona pārvade pret koncentrācijas gradientu, kā arī īpašības, kas nodrošina, ka Na^+ joni no vakuolas nenoplūdis atpakaļ citoplazmā (Flowers & Colmer, 2015; Song & Wang, 2015). Visbiežāk augi Na^+ jonus norobežos vecāko lapu mezofīla šūnu vakuolās. Sāļu uzkrāšanās paātrina lapu novecošanas ātrumu, tādējādi augs atbrīvojas no nevajadzīgajiem Na^+ joniem (Hasanuzzaman *et al.*, 2014). Na^+/H^+ antiportierim tonoplastā ir nozīmīga sāls izturībā augos. Tiek uzskatīts, ka tieši *NHX* gēna kodētie Na^+/H^+ antiportieri būtiski veicina toksiskā Na^+ jonu norobežošanu vakuolās. To aktivitāti būtiski kontrolē elektroķīmiskais H^+ gradients pāri tonoplastam. Šo gradientu rada $\text{V-H}^+-\text{ATPase}$ un $\text{V-H}^+-\text{PPase}$ (Hasegawa, 2013).

Ca^{2+} joni ir spējīgi samazināt NaCl jonu daudzumu augos, samazinot Na^+ jonu ieplūdi ar neselektīvu katjonu kanālu palīdzību. Šādos gadījumos Ca^{2+} ievērojami palielinot K^+ selektīvo uzņemšanu, bet samazina Na^+ selektīvo uzņemšanu, kas tiek panākts aktivizējot augstas afinitātes K^+ jonu uzņemšanu (Hasegawa, 2013). Var teikt, ka Ca^{2+} ir ļoti nozīmīgs K^+ un Na^+ homeostāzes uzturēšanai sāļainos augsnes apstākļos.

1.2.2 Osmotiskā aizsardzība

Visiem halofītiem ir jāspēj pielāgoties vides sāļumam, kas rada zemu ūdens potenciālu ārpus auga, tādejādi apgrūtinot augu spēju uzņemt ūdeni un minerālvielas no augsnes. Risinājums šai problēmai ir osmotiskā regulācija augos, izmantojot gan neorganiskos, gan organiskos izcelsmes osmolītus (Flowers & Colmer, 2015; Rozentsvet *et al.*, 2020).

Osmotiskā līdzsvara atjaunošanai halofīti var izmantot jau augsnē esošos jonus, kas sāļas augsnes apstākļos būs Na^+ un Cl^- un citi sāļu joni (Flowers & Colmer, 2008; Munns & Tester, 2008). Halofītu augi ir spējīgi uzturēt nozīmīgos šūnu organoīdos pietiekoši augstas Na^+ un Cl^- jonu koncentrāciju. Tie ir spējīgi nodrošināt no 100 līdz 250 mM Na^+ jonu koncentrāciju hloroplastos un citoplazmā, kas iespējams apliecina halofītu augu audu izturību pret augstām NaCl koncentrācijām. Toties, ja apkārtējā vidē ir paaugstinātā NaCl koncentrācija ar iespējamu kaitīgumu pat halofītu augiem, tad šie joni tiek ieslēgti vakuolas, ko nevarēs izmantot osmotiskā līdzsvara nodrošināšanai (Flowers & Colmer, 2015).

Osmotiskajai līdzsvara iegūšanai halofītu augi ir spējīgi sintezēt visdažādāko ķīmisko grupu savienojumu un formu organiskos osmolītus (nelieli ogļhidrāti-cukuri, aminoskābes, metilamīni un metilsulfoniji). Organiskie osmolīti palielinātās NaCl koncentrācijas ietekmē spēj atjaunot osmotisko līdzsvaru augā, taču tie var darboties arī kā molekulārie čaperoni, un kā aktīvo skābekļu formu pārtvērēji (Song & Wang, 2015). Pateicoties halofītu organisko osmolītu pastiprinātai sintēzei sāļainās augsnēs, tos ir iespējams izmantot kā resursu farmācijā, medicīnisku vielu ieguvei (Flowers & Colmer, 2015).

1.3 Halofītisko *Plantago* ģints sugu raksturojums

Plantago jeb ceļteku ģints ir labs salīdzinošo pētījumu modelis reakcijām uz sāls stresu un dažādu sāls koncentrāciju ietekmi, jo šajā ģintī ietilpst sugas ar dažādām izturības pakāpēm pret pieaugošu NaCl. Aptuveni 20 no 200 *Plantago* ģints sugām var dēvēt par halofītiem, vai vismaz tās spēj augt sāļās augsnēs (Vicente *et al.*, 2004). *Plantago coronopus* un *Plantago maritima* tiek uzskatīti par visizturīgākajiem augiem *Plantago* ģintī, jo šīs sugas ir spējīgas augt un pat vairoties sausās, īpaši sāļās, kā arī sablīvētās augsnēs. Tieši šīs divas ceļtekas sugas bieži izmanto kā indikatoru augus, lai noteiktu, ka augsne ir kļuvusi pārlietu sasāļota nepareizas ūdens apsaimniekošanas rezultātā apūdeņojamās lauksaimniecības teritorijās (Al Hassan *et al.*, 2016; Koyro, 2006).

Plantago coronopus (ceļteku dzimtas augs) Eiropā ir bieži sastopama Vidusjūras reģionā – Spānijā un Itālijā, taču atrodama arī Atlantijas okeāna piekrastēs Francijā, Lielbritānijā un Nīderlandē. Mazākā daudzumā atrodama arī Ziemeļeiropā, Dānijā, Zviedrijas dienvidos, kā arī Vācijas Baltijas jūras piekrastē. Visbiežāk apdzīvo piekrastes reģionu degradētās, sāļās un akmeņainās (neauglīgās) augsnes (Al Hassan *et al.*, 2016; Dodds, 1953; Vicente *et al.*, 2004).

Plantago maritima jeb jūrmalas ceļteka arī ir piekrastes specifiska suga, visbiežāk novērojama piekrastes mitrajos zālajos un mitrājos, kā arī iesālās augsnēs (Lazarus *et al.*, 2021). Bieži sastopama lielākajā daļā Eiropas, taču vairāk izplatīta Ziemeļeiropā – Baltijas jūras piekrastē, Skandināvijā, Lielbritānijā, kā arī tālo ziemeļu reģionos (piemēram, Kolas pussalā) (Lazarus *et al.*, 2021; Kļaviņš, 2021). *Plantago maritima* atradnes sastopamas arī Latvijā, precīzāk, pie Liepājas ezera krastiem (Kļaviņš, 2021).

Veiktie pētījumi liecina, ka *P. coronopus* optimāla augšana ir novērojama no 100 līdz 200 mM NaCl lielās koncentrācijas augsnē, kā arī tās izraisīta pastiprinātu augšanas aktivāciju augos, jo palielinājās *P. coronopus* auga sausā masa 100 un 200 mM NaCl koncentrācijās atkarībā no kontroles. Būtisku negatīvu ietekmi uz *P. coronopus* augu augšanu un attīstību var novērot jau 300 – 400 mM NaCl koncentrācijā, samazinoties kopējai biomasai, kā arī lapu ūdens saturam (Al Hassan *et al.*, 2016; Erdei & Kuipar, 1979; Koyro, 2006). Tomēr *P. coronopus* ir spējīgs arī izdzīvot pat 800 mM lielās NaCl koncentrācijas (Al Hassan *et al.*, 2016), kā arī veidot ziedus un sēklas pat 400 mM NaCl jeb jūras ūdens sāļuma ietekmē (Al Hassan *et al.*, 2014). Na⁺ jonu koncentrācijas būtiski palielinās pieaugoša sāļuma efektā *P. coronopus* lapās, taču saknēs Na⁺ jonu pieaugums ir neliels. Veiktie pētījumi liecina, ka

palielinoties NaCl koncentrācijām K^+ jonu saturs samazinās visās auga daļās (Erdei & Kuipar, 1979), taču citos pētījumos K^+ jonu saturs samazinās *P. coronops* augu optimālā augšanas NaCl koncentrācijās (150 – 200 mM NaCl), bet palielināms pieaugot augsnes sāļumam tuvu jūras ūdens līmenim (400 mM NaCl) (Al Hassan *et al.*, 2016; Koyro, 2006). Osmotiskā līdzsvara iegūšanai virs 400mM NaCl koncentrācijās *P. coronopus* augos tiek panākts ar organisko osmolītu uzkrāšanu, galvenokārt prolīnu un glicīna betanīnu. NaCl koncentrācijas zem 400 mM tas nav novērojams, kas liecina par augā esošo jonu uzkrāšanu osmotiskā līdzsvara iegūšanai (Al Hassan *et al.*, 2016; Koyro, 2006).

Par *Plantago maritima* veiktie pētījumi atklāj līdzīgas saistības kā ar *Plantago coronopus* iegūtajiem datiem (Erdei & Kuipar, 1979; Sheehy Skeffington & Jeffrey, 1988; Tánčzos *et al.*, 1981). *P. maritima* optimāla augšana novērojama no 150 – 300 mM NaCl koncentrācijai augsnē, kas liecina, ka *P. maritima* varētu būt sāls tolerantāka suga nekā *P. coronopus*. Palielinātā sāļuma ietekmē (līdz 300 mM NaCl lielām koncentrācijām) arī novēroja auga augšanas aktivizāciju, jo palielinājās kopējā auga sausā masa. Na^+ jonu daudzums sālās augsnēs būtiski pieaug *P. maritima* auga lapās, taču saknēs novēro procentuāli mazāku Na^+ jonu uzkrāšanos. K^+ un Ca^{2+} jonu saturs samazinās visās auga daļās pieaugoša NaCl koncentrācijās. Līdz 200 mM NaCl lielai koncentrācijai *P. maritima* auga audos osmotisko līdzsvara iegūšanai tiek izmantoti papildus uzkrātie sāls joni, taču palielinoties NaCl koncentrācijai virs 200 mM auga audos tiek pastiprināti uzkrāts sorbitols (palielinoties lineāri pret NaCl daudzumu) kā organiskais osmolīts (Ahmad *et al.*, 1979).

2. Materiāli un metodes

Eksperimentu veica Latvijas Universitātes Bioloģijas fakultātes Augu fizioloģijas katedras zinātniskajā laboratorijā un Latvijas Universitātes Dabas mājas (Jelgavas iela 1, Rīga) automatizētajā siltumnīcā laikā posmā no 2020. gada līdz 2021. gadam.

2.1 Augu materiāla pavairošana un audzēšana

Pētījuma izvēlēto *Plantago maritima* auga sēklas ieguva no piekrastes atradnes Sāeremā salā, Igaunijā, bet *Plantago coronopus* auga sēklas tieguva no komerciāla sēklu izplatītājā “Jelitto Seeds”. Iegūtās 50 sēklas no katras sugas diedzēja audzēšanas kamerā, kā substrātu izmantojot ar dejonizētu ūdeni samitrinātu autoklāvētu dārza melnzemi (“Biolan”).

Izdīgušās sēklas pārstādīja 200 mL tilpuma plastmasas konteineros dārza melnzemes substrātā (“Biolan”), kurus tālāk ievietoja caurspīdīgas plastmasas kastēs (48 L) automatizētas siltumnīcas apstākļos (HortiMax). Tas tika darīts, lai izdīgušo augu materiālu pakāpeniski aklimatizētu siltumnīcas apstākļiem, kurā tiek izmantots papildus apgaismojums (izmantotas lampas ar fotosintētiski aktīvās radiācijas $380 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ lielu fotonu plūsmas blīvumu) ar 16 h garu gaismas periodu, kā arī nodrošinot $24 \text{ }^{\circ}\text{C}$ grādu temperatūru dienas laikā, bet $15 \text{ }^{\circ}\text{C}$ temperatūru nakts laikā un 60 – 70 % relatīvo gaisa mitrumu.

Pēc divām nedēļām augus pārstādīja 1,2 L tilpuma plastmasas konteineros, substrātam izmantojot dārza melnzemes un kvarca smilts maisījumu ar tilpuma attiecību 3:1. Augus divas nedēļas pielāgoja jaunā substrāta apstākļiem, tos regulāri aplaistot ar dejonizētu ūdeni pēc nepieciešamības, kā arī reizi nedēļā visa eksperimenta laikā, augus mēsloja ar papildus 100 mL minerālmēslojuma uz vienu 1,2 L veģetācijas trauku, ko sagatavoja, atšķaidot 50 mL “Kristalon Red plus” 10% koncentrātu un 50 mL “Calcinit” 10% koncentrātu uz 10 L dejonizēta ūdens, ko izmantoja kā minerāl nodrošinājumu augiem.

2.2 Veģetācijas trauka eksperimenta iekārtošana.

Pēc divu nedēļu augšanas 1,2 L veģetācijas traukos gan *Plantago coronopus*, gan *Plantago maritima* augus sadalīja sešos NaCl apstrādes variantos ar 5 atkārtojumiem katrā (kopumā 30 augi katrai sugai), kā arī abām *Plantago* sugām atstāja 10 rezerves augus. Augiem vienu reizi nedēļā pakāpeniski pievienoja papildus NaCl (2. tabula), sasniedzot katram variantam attiecīgās Na⁺ jonu gala vērtības, kas bija 0,5, 1, 2, 5 un pat sasniedzot 10 g Na⁺ uz vienu litru augsnes substrāta (1. tabula), kas ir ekvivalents okeāna ūdens sāļumam (Harvey, 1956). Minerālvielu papildināšanu un NaCl apstrādi neveica vienā dienā, lai augam neveidotos osmotiskais stress, ko varētu izsaukt abu šo šķīdumu pielietošana vienlaicīgi.

1. tabula

Izmantotās NaCl koncentrācijas dažādos *P. coronopus* un *P. maritima* veģetācijas trauku variantos

Table 1

Used NaCl concentrations in different *P. coronopus* and *P. maritima* vegetation vessel variants

| Variants | <i>P. coronopus</i> (augu skaits) | <i>P. maritima</i> (augu skaits) | Na ⁺ (g L ⁻¹) | NaCl (g L ⁻¹) | NaCl molārā koncentrācija (mM) |
|----------|--------------------------------------|-------------------------------------|---|------------------------------|-----------------------------------|
| A | 5 | 5 | 0 | 0 | 0 |
| B | 5 | 5 | 0,5 | 1,27 | 21,7 |
| C | 5 | 5 | 1 | 2,54 | 43,5 |
| D | 5 | 5 | 2 | 5,08 | 87 |
| E | 5 | 5 | 5 | 12,7 | 217 |
| F | 5 | 5 | 10 | 25,4 | 435 |

2. tabula

Shēma pakāpeniskai NaCl pievienošanai veģetācijas traukiem

Table 2

Scheme for gradual addition of NaCl to vegetation vessels

| Variants | NaCl 1.apstrāde (g L ⁻¹) | NaCl 2.apstrāde (g L ⁻¹) | NaCl 3.apstrāde (g L ⁻¹) | NaCl 4.apstrāde (g L ⁻¹) | NaCl 5.apstrāde (g L ⁻¹) |
|----------|--|--|--|--|--|
| A | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| B | 1,27 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| C | 2,54 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| D | 5,08 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| E | 5,08 | 5,08 | 2,54 | 0 | 0 |
| F | 5,08 | 5,08 | 5,08 | 5,08 | 5,08 |

Pēc NaCl apstrādes beigām augus audzēja vēl septiņas nedēļas, turpinot to apliešanu ar dejonizētu ūdeni pēc nepieciešamības un reizi nedēļā veicot minerālmēslojuma apstrādi.

2.3 Augu novākšana

Pēc septiņu nedēļu augšanas no pēdējās NaCl apstrādes, augus izvāca no siltumnīcas. Novākšanas brīdī augu atšķirīgās morfoloģiskās daļas sadalīja pa vairākām grupām. Atsevišķi atdalīja katram augam lapas četrās vecumā grupās:

1. Novecojušās lapas, kas atrodas auga apakšējā, ārējā daļā un kurām bija redzamas novecošanas pazīmes (lapas nolaidušās uz leju ar zemu turgoru, sadzeltējušas, sakaltušas).
2. Vecās lapas, kuras orientētas horizontāli vai uz leju, bet ar normālu turgoru.
3. Vidējās lapas, kas orientētas slīpi un ir lielākas nekā jaunās lapas.
4. Jaunās lapas, orientētas centrā virzienā vertikāli uz augšu (vismazākās lapas).

Atsevišķi katram augam atdalīja arī ziedkātus un ziedus. Ziedkātiem papildus mērīja to garumu, kā arī skaitīja kopējo ziedkopu skaitu uz vienu augu. Saknes atdalīja no substrāta skalojot ūdenī dienu pēc augu vasu novākšanas, tās atsevišķi iedalot tievajās saknēs un centrālajā uzkrājēsaknē (ja bija iespējams novērot funkcionālas atšķirības). Visām atsevišķi sadalītajam auga daļām noteica to svaigo masu. Pēc nosvēršanas iegūtās svaigās masas augu daļas tālāk ievietoja žāvēšanas skapī 60 °C temperatūrā uz 48 stundām. Kad auga paraugi bija izžuvusi, tos izņēma no skapja un vēlreiz nosvēra katru grupu atsevišķi, tādējādi iegūstot sauso masu. Pēc svaigās un sausās masas starpības attiecībā uz sausās masas vienību aprēķināja ūdens saturu auga atšķirīgās daļās. Iegūtos auga sausās masas paraugus uzglabāja pēc iespējas sausākos apstākļos un ārpus spilgtas gaismas. Tas tika darīts, jo šos paraugus tālāk izmantoja Na⁺, K⁺ jonu un elektrovadītspējas noteikšanai, kā arī osmotiskās aktivitātes analīzei.

Pirms sakņu skalošanas no četrām dažādām plastmasas poda pusēm paņēma aptuveni tējkarotes daudzumu augsnes parauga (aptuveni 5 cm dziļumā). Iegūtos augsnes paraugus lika žāvēties 60 °C temperatūrā, līdz augsne bija sausa. Sauso paraugu saberza, izmantojot porcelāna piestu un miezeri. No iegūtā homogēnā substrāta paņēma 5 mL lielu parauga daudzumu, kuru sajauca ar 20 mL dejonizēta ūdens.

Ūdens šķīdumsu samaisīja un tam atļāva nostāvēties 15 min, kur pēc tam katram paraugam divreiz izmērīja Na⁺ jonu daudzumu un elektrovadītspēju, izmantojot Horiba Laqua

Twin portatīvos elektrodus (EC Meter, Na⁺ Meter). No iegūtajiem datiem varēja novērtēt substrāta (1:5 ūdens suspensija) elektrovadītspējas un Na⁺ koncentrācijas izmaiņas pieaugošās NaCl koncentrācijas ietekmē pēc *Plantago coronopus* un *Plantago maritima* audzēšanas.

2.4 Na⁺ un K⁺ jonu satura, elektrovadītspējas un osmotisko vērtību iegūšana

Iegūtos sausās masas augu paraugus izmantoja Na⁺, K⁺ jonu un elektrovadītspējas noteikšanai, kā arī osmotiskās aktivitātes analīzei. Vispirms augu iegūtos paraugus atsevišķi vienu no otra sasmalcināja sīkākās vienībās (lapas saberžot ar cimdu, bet saknes, ziedus un ziedkātus sasmalcinot ar šķērēm), lai iegūtu vienmērīgāku paraugu izvēli analīžu veikšanai. No iegūtā sasmalcināta parauga nosvēra 0.2 g, pievienoja apmēram tik pat lielu daudzumu kvarca smilšu, ko tālāk saberza pulverī, izmantojot porcelāna piestu un miezeri. Turpmākajām analīzēm izmantoja 1:50 ūdens atšķaidījuma suspensiju, tāpēc saberztajam 0.2 g paraugam pievienoja 10 mL dejonizēta ūdens. Paraugu vienmērīgi samaisīja un pēc vienas minūtes to izfiltrēja caur neilona filtru.

Iegūto šķīdumu tālāk izmantoja auga Na⁺, K⁺ jonu, elektrovadītspējas un osmotiskās aktivitātes mērījumiem. Parauga filtrātu (400 µL) ar pipetes palīdzību iepilināja Horiba “Laqua Twin” Na⁺, K⁺ jonu un elektrovadītspējas noteikšanas portatīvajos elektrodu mērītājos (EC Meter, Na⁺ Meter, K⁻ Meter). Katram paraugam veica vismaz divus atkārtojumus. Osmotiskās aktivitātes noteikšanai izmantoja to pašu jau iepriekš iegūto parauga filtrātu. Ar pipetes palīdzību 0,5 µL izfiltrētā parauga iepilināja 1.5 mL lielā Eendorfa stobriņā, kuru tālāk ievietoja Gonotec ražotā sasalšanas punkta osmometrā “Osmomat 3000 basic”, kas parāda attiecīgā parauga osmotisko aktivitāti. Katram paraugam veica vismaz divus atkārtojumus.

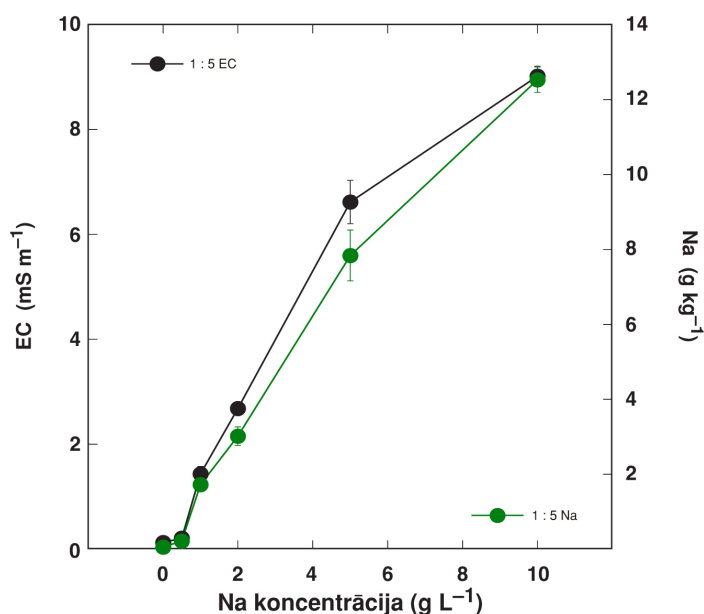
2.5 Datu apstrāde un analīze

Datus analizēja un grafikus veidoja izmantojot KaleidaGraph (v. 4.1, Synergy Software, USA) programmatūru. Datu apstrādei izmantoja Tukey-Cramer testu. Statistiski būtiskas atšķirības starp visiem NaCl pievienošanas variantiem tika novērtēta ar vienvirziena ANOVA, izmantojot Microsoft Excel izklājlapu (www.biostathandbook.com/anova.xls) (McDonald 2014).

3. Rezultāti

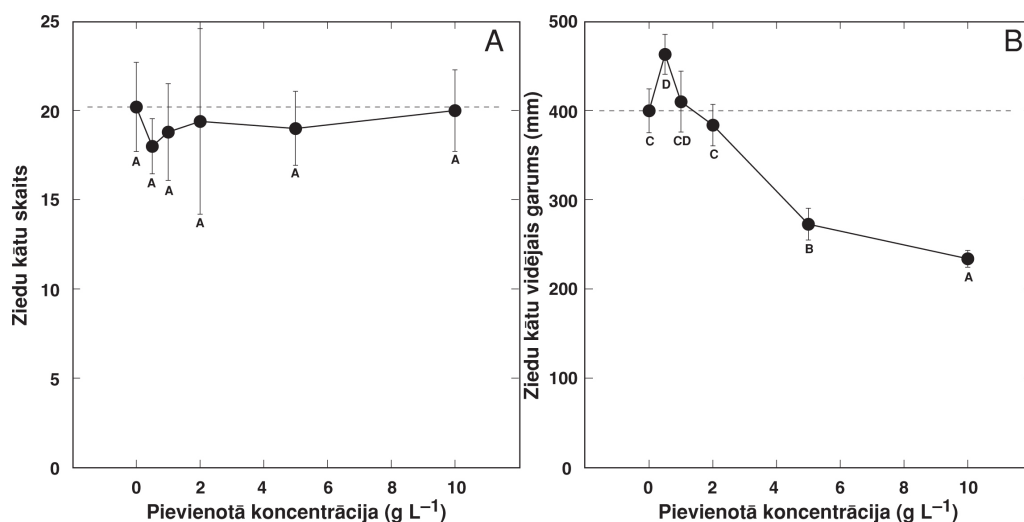
3.1 *Plantago coronopus* rezultāti pieaugušās NaCl koncentrācijās

Pēc *Plantago coronopus* augšanas pieaugušās NaCl koncentrācijās, substrātā palielinājās Na⁺ jonu daudzums un elektrovadītspēja paralēli pieaugošu Na⁺ koncentrāciju pievienošanai (1. attēls).



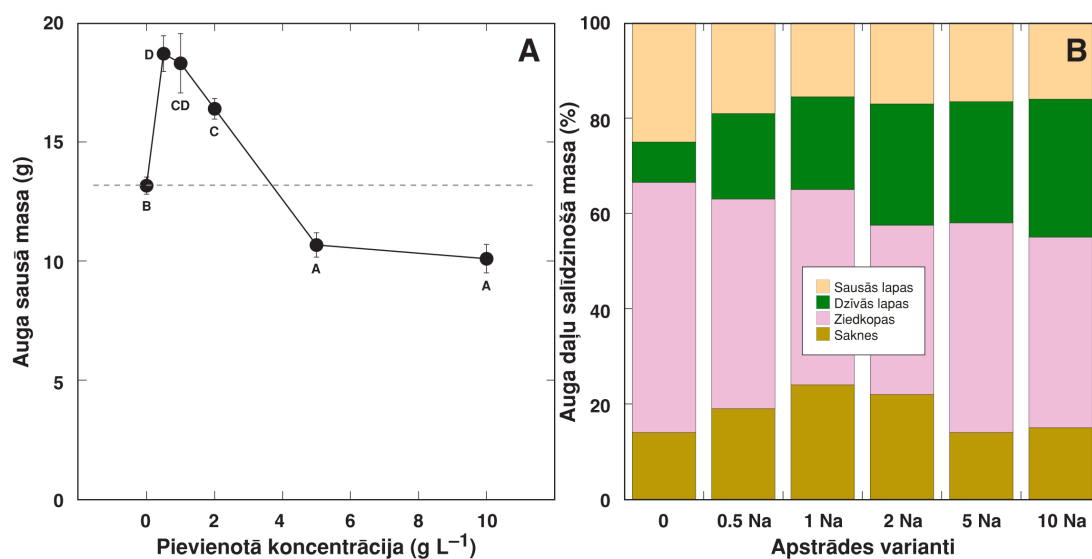
1. attēls. Substrāta (1:5 ūdens suspensija) elektrovadītspējas un Na⁺ koncentrācijas izmaiņas pieaugošās NaCl koncentrācijas ietekmē pēc *Plantago coronopus* audzēšanas. Figure 1. Substrate (1: 5 water suspension) electrical conductivity and Na⁺ concentration changes due to increasing NaCl concentration after growing of *Plantago coronopus*.

Plantago coronopus ziedu kātu skaits būtiski neizmainījās pieaugošās Na⁺ jonu (NaCl) koncentrācijās ietekmē augsnē (2. attēls. A). Ziedu kātu vidējais garums būtiski pieauga 0.5 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē, nesamazinājās 1 un 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas pievienošanā, bet ļoti būtiski samazinājās 5 un 10 g L⁻¹ papildus pievienota Na⁺ koncentrācijā (2. attēls. B).



2. attēls. *Plantago coronopus* augu ziedu kātu skaita (A) un ziedu kātu vidējā garuma (B) izmaiņas pieaugošas NaCl koncentrācijas ietekmē. Vērtības ar dažādiem burtiem ir statistiski būtiski atšķirīgas ($p < 0.05$).

Figure 2. *Plantago coronopus* changes in the number of flower stalks (A) and the average length of flower stalks (B) due to increasing NaCl concentration. Values with different letters are statistically significantly different ($p < 0.05$).

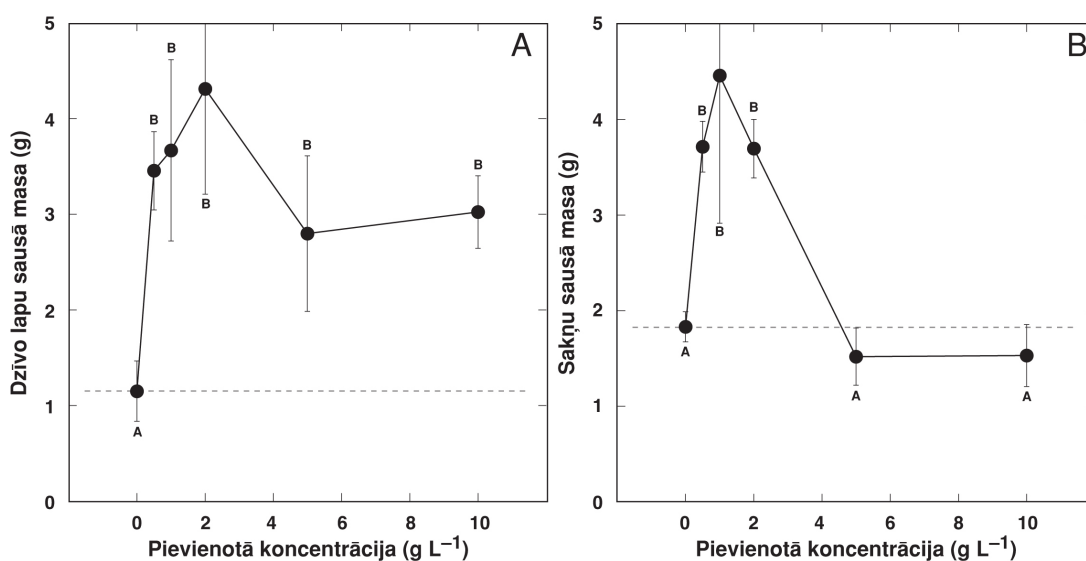


3. attēls. *Plantago coronopus* augu kopējās sausās masas izmaiņas (A) un sausās masas sadalījuma izmaiņas dažādās augu daļās (B) pieaugošas NaCl koncentrācijas ietekmē. Vērtības ar dažādiem burtiem ir statistiski būtiski atšķirīgas ($p < 0.05$).

Figure 3. *Plantago coronopus* plant total dry mass changes (A) and changes in the distribution of dry mass in different parts of plants (B) due to increasing NaCl concentration. Values with different letters are statistically significantly different ($p < 0.05$).

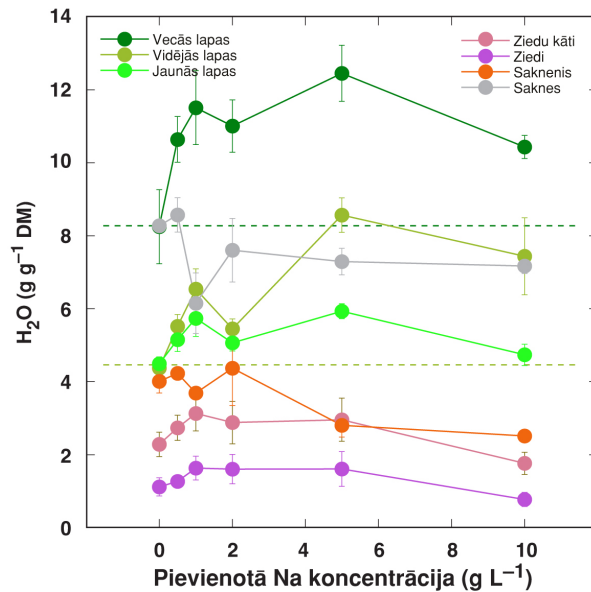
Kopējās sausās masas būtisks pieaugums *Plantago coronopus* augiem bija novērojams 0.5, 1 un 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē salīdzinājumā ar kontroli, bet gandrīz vienāda būtisks sausās masas samazināšanās bija 5 un 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijā (3. attēls. A). Vislielākais kopējā sausās masas pieaugums *Plantago coronopus* augiem bija 0.5 g L⁻¹ Na⁺ apstrādē. Novēroja arī sausās masas sadalījuma izmaiņas dažādās auga daļās pieaugošās Na⁺ apstrādes variantos (3. attēls. B). Palielinot apstrādei izmantotā NaCl koncentrāciju *Plantago coronopus* palielinājās dzīvo lapu sausās un sakņu masas īpatsvars, taču samazinājās sauso lapu un ziedkopu masas īpatsvars uz kopējo augu sauso masu (3. attēls. B).

Plantago coronopus augiem visos Na⁺ koncentrācijas apstrādes variantos būtiski palielinājās augu dzīvo lapu sausā masa pretstatā pret kontroles augiem, vislielāko pieaugumu novērojot 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas pievienošanā augsnei (4. attēls. A) Sakņu sausā masa būtiski pieauga 0.5, 1 un 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijā, bet 5 un 10 g L⁻¹ Na⁺ variantos nebija novērojama būtiskas atšķirības no kontroles augu sakņu sausās masas (4. attēls. B).



4. attēls. *Plantago coronopus* augu dzīvo lapu sausās masas (A) un sakņu sausās masas (B) izmaiņas pieaugošās NaCl koncentrācijas ietekmē. Vērtības ar dažādiem burtiem ir statistiski būtiski atšķirīgas ($p < 0.05$).

Figure 4. *Plantago coronopus* plant live leaf dry mass (A) and root dry mass (B) changes due to increasing NaCl concentration. Values with different letters are statistically significantly different ($p < 0.05$).

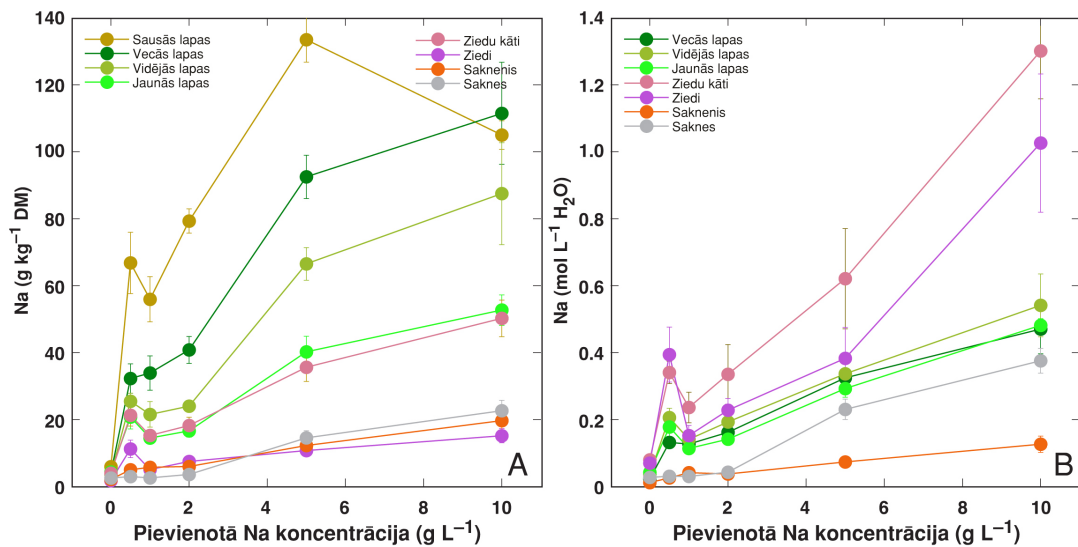


5. attēls. *Plantago coronopus* ūdens saturs izmaiņas dažādās augu daļās pieaugošas NaCl koncentrācijas ietekmē.

Figure 5. *Plantago coronopus* changes to water content in different parts of plants due to increasing NaCl concentration.

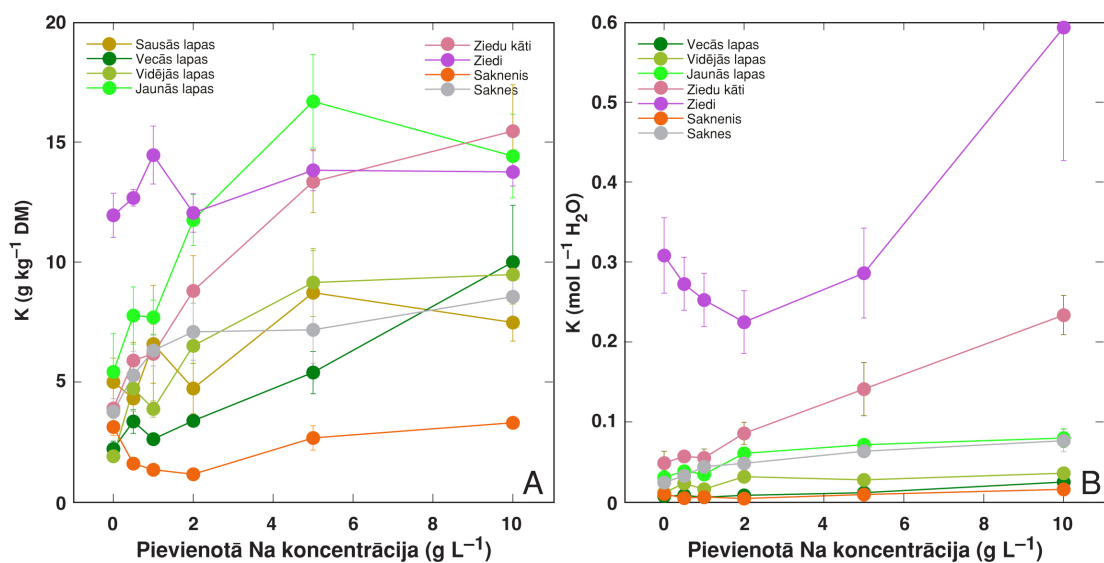
Vislielāko ūdens saturs palielinājumu *Plantago coronopus* augos pieaugošas NaCl koncentrācijas ietekmē konstatēja vecajās lapās, bet viszemāko – ziedos un ziedu kātos. Visām augu daļām pieaugošās Na⁺ koncentrācijā palielinājās ūdens saturs, vislielāko pieaugumu novērojot 5 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijā. Ziedos un ziedu kātos būtiski nepieauga ūdens saturs, bet saknēs un saknenī ūdens saturs samazinājās pieaugot NaCl koncentrācijai augsnē (5. attēls).

Palielinoties NaCl koncentrācijai augsnē, visās *Plantago coronopus* augu daļās varēja novērot paaugstinātu Na⁺ jonu saturu gan izsakot gramos uz sauso masu (6. attēls A), gan molos uz audu ūdens saturu (6. attēls. B). Visvairāk Na⁺ uz augu sauso masu uzkrājās sausajās lapās, kā arī vecajās lapās, kur 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādes variantā varēja novērot ap 100 g Na⁺ jonu daudzumu uz 1 kg augu sauso masas (6. attēls A). Vismazāko Na⁺ jonu uzkrāšanos gramos uz augu sauso masu novēroja ziedos un saknēs (6. attēls A), taču Na⁺ koncentrācija uz audu ūdens saturu bija vislielākā ziedos un ziedu kātos (6. attēls. B). Tika ievērots, ka Na⁺ jonu koncentrācijas uz audu ūdens saturu izlīdzinājās dažāda vecuma augu lapās (6. attēls B), lai gan augu sausajā masā Na⁺ jonu koncentrācija bija vislielākā sausajās un vecajās lapās (6. attēls A). Saknēs un saknenī Na⁺ koncentrācija bija vismazākā no visām augu daļām gan augu sausajā masā, gan audu ūdenī (6. attēls A, B).



6. attēls. Na⁺ koncentrācijas izmaiņas dažādās *Plantago coronopus* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē. A, gramos uz sauso masu; B, molos uz audu ūdens saturu.

Figure 6. Changes in Na⁺ concentrations in different parts of *Plantago coronopus* plants due to increasing NaCl concentrations. A, in grams per dry mass; B, in moles per tissue water content.

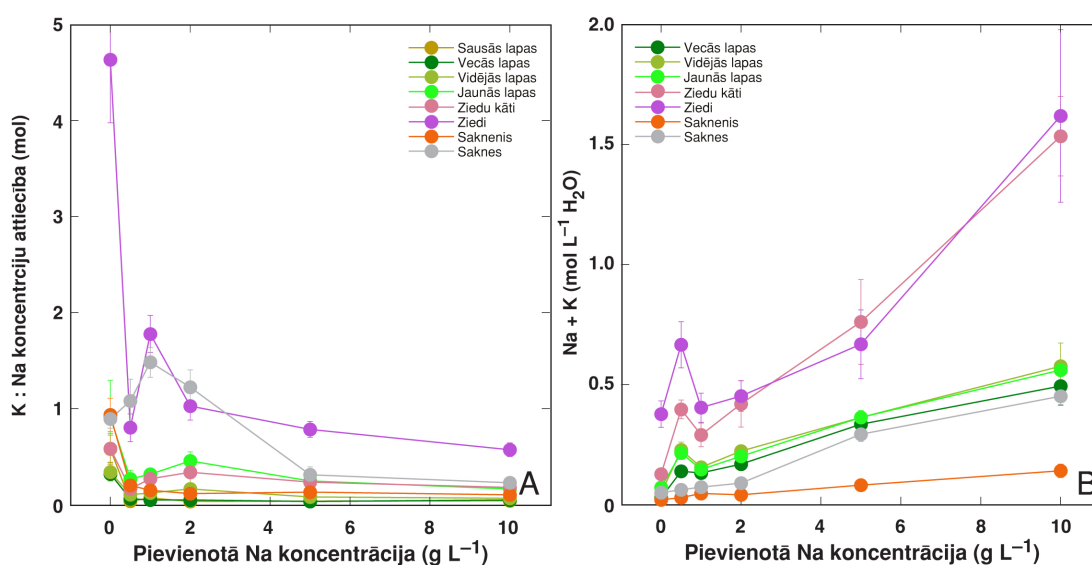


7. attēls. K⁺ koncentrācijas izmaiņas dažādās *Plantago coronopus* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē. A, gramos uz sauso masu; B, molos uz audu ūdens saturu.

Figure 7. Changes in K⁺ concentration in different parts of *Plantago coronopus* plants due to increasing NaCl concentrations. A, in grams per dry mass; B, in moles per tissue water content.

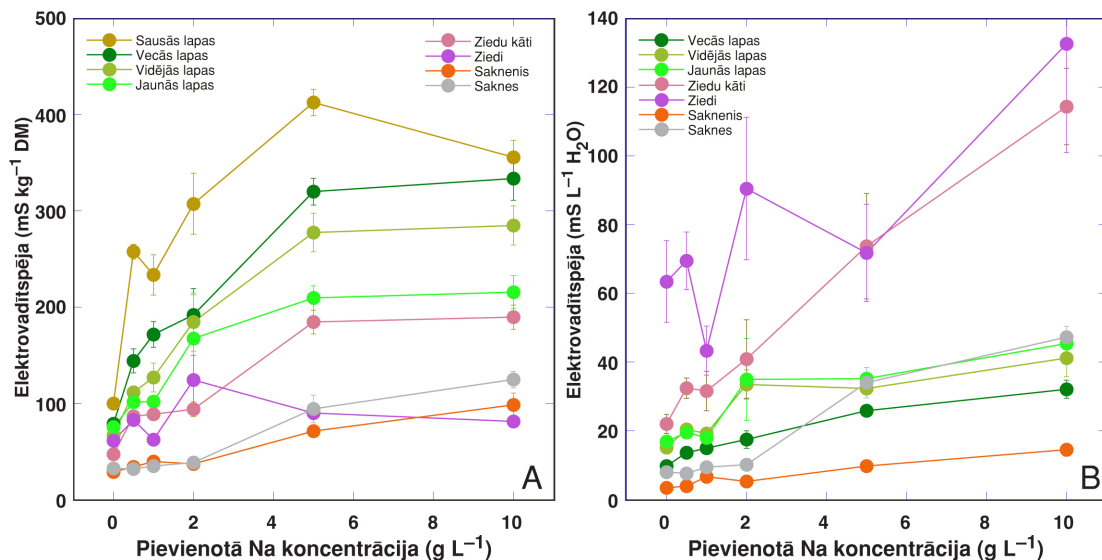
Īpašas atšķirības nevarēja novērot K^+ jonu sastāvā uz augu sauso masu dažādās tā daļās, taču K^+ jonu koncentrācija bija daudz zemākā līmenī visās auga daļās (7. attēls.A), salīdzinot ar Na^+ jonu daudzumu dažādās auga daļās (6. attēls A). Tomēr, K^+ jonu koncentrācija lielākoties pieauga visās auga daļās, palielinoties augsnes Na^+ jonu koncentrācijai (7. attēls A). Palielinātās NaCl koncentrācijās lielāka K^+ jonu uzkrāšanās uz augu sauso masu bija jaunajās lapās, ziedos un ziedu kātos, bet vismazākā – saknē (7. attēls A). Ziedos un ziedu kātos būtiski palielinājās K^+ jonu koncentrācija molos uz audu ūdens saturu (7. attēls B).

Gandrīz visās auga daļās K:Na attiecība bija zemāka par vienu gan kontroles augos, gan visos papildus pievienotās Na^+ koncentrāciju variantos augsnē (8. attēls A). Kā izņēmums bija ziedi, kur kontroles augos K:Na attiecība bija virs 4, bet paaugstinoties NaCl koncentrācijai augsnē strauji samazinājās, taču šī attiecība bija apmēram viens visos variantos. Auga saknē nelielās Na^+ koncentrācijās augsnē arī novēroja K:Na attiecību virs vienu, taču 5 un 10 g L⁻¹ Na^+ koncentrācijas augsnē attiecība bija zem vienu (8. attēls A). Pieaugošās NaCl koncentrācijās augsnē vislielākās Na^+ un K^+ jonu summārās molārās koncentrācijas novēroja ziedos un ziedu kātos, taču lapās tā bija mazāka un neatšķīrās dažādu lapu sadalījumā (8. attēls B).



8. attēls. K : Na molārās koncentrācijas attiecības (A) un $Na^+ + K^+$ summārās molārās koncentrācijas izmaiņas dažādās *Plantago coronopus* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē.

Figure 8. K: Na molar concentration ratio (A) and changes in the total molar concentration of $Na^+ + K^+$ in different parts of *Plantago coronopus* plants due to increasing NaCl concentrations.

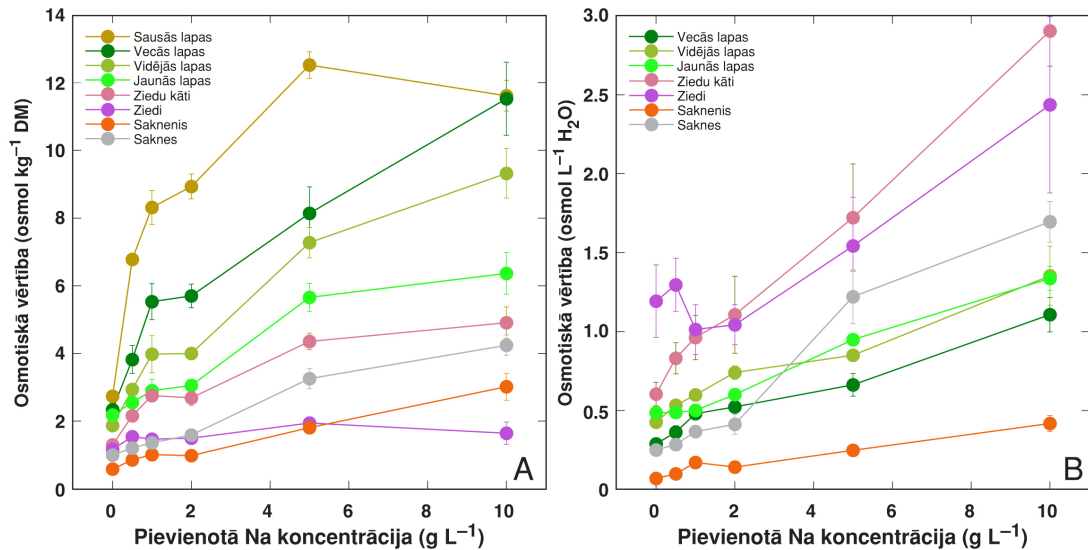


9. attēls. Elektrovadītspējas izmaiņas dažādās *Plantago coronopus* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē. A, uz sauso masu; B, uz audu ūdens saturu.

Figure 9. Changes in electrical conductivity in different parts of *Plantago coronopus* plants due to increasing NaCl concentrations. A, i per dry mass; B, per tissue water content.

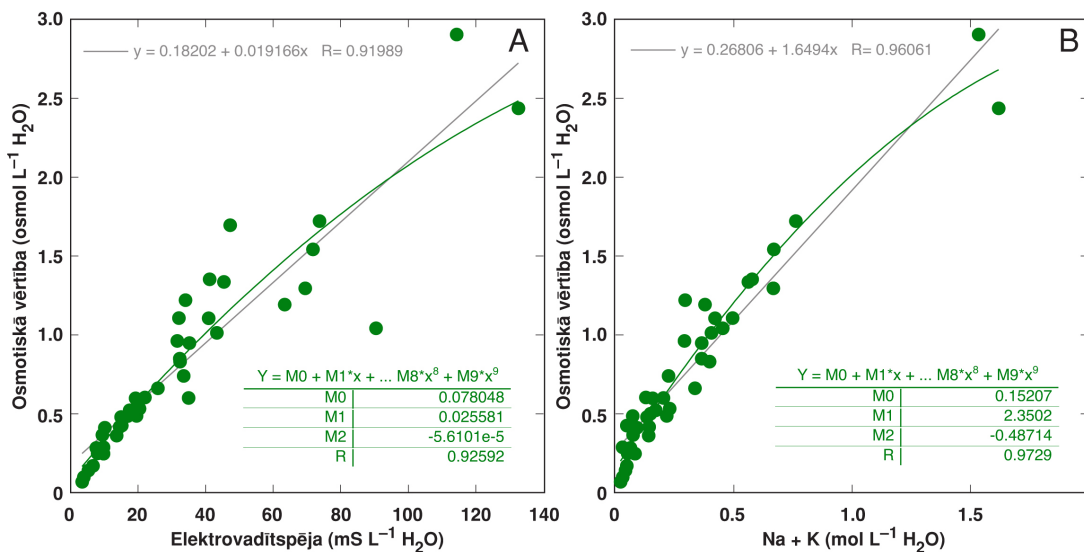
Plantago coronopus elektrovadītspēja uz sauso masu palielinājās visās auga daļās, ņemot vērā pakāpenisku Na⁺ koncentrācijas pieaugšanu augsnē. Vislielāko elektrovadītspēju uz sauso masu novēroja vecajām un sausajām lapām, bet vismazāko – saknēm un ziedkopām (9. attēls A). Vecākās lapās bija lielāka elektrovadītspēja, salīdzinot ar jaunākām lapām, taču šī atšķirība elektrovadītspējā izlīdzinājās audu ūdenī (9. attēls B). Vislielākā elektrovadītspēja uz audu ūdens saturu bija tieši ziedos un ziedu kātos visos NaCl apstrādes variantos (9. attēls B).

Osmotiskās aktivitātes izmaiņas augos bija līdzīgas tām, kādas novēroja elektrovadītspējas gadījumā. Palielinātās Na⁺ koncentrācijas apstrādes variantos palielinājās arī visu augu daļu osmotiskā aktivitāte, kur augu vecajās un sausajās lapās uz sauso masu tā bija vislielākā (10. attēls A), bet vērtības izlīdzinājās, ja osmotiskā aktivitāti izteica attiecībā uz audu ūdens daudzumu (10. attēls B). Ziedos un ziedu kātos osmotiskā aktivitāte uz sauso masu bija vismazākā no visām auga daļām (10. attēls A), taču uz audu ūdens saturu tā bija vislielākā (10. attēls B). Saknēs un sakneņos osmotiskā aktivitāte bija salīdzinoši vienlīdz zema gan uz sauso masu, gan uz audu ūdens saturu (10. attēls A, B).



10. attēls. Osmotiskās vērtības izmaiņas dažādās *Plantago coronopus* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē. A, uz sauso masu; B, uz audu ūdens saturu.

Figure 10. Changes in osmotic value in different parts of *Plantago coronopus* plants due to increasing NaCl concentrations. A, per dry mass; B, per tissue water content.



11. attēls. Sakarība starp osmotisko vērtību un elektrovadītspēju (A) un osmotisko vērtību un $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ summāro molāro koncentrāciju (B) *Plantago coronopus* augiem.

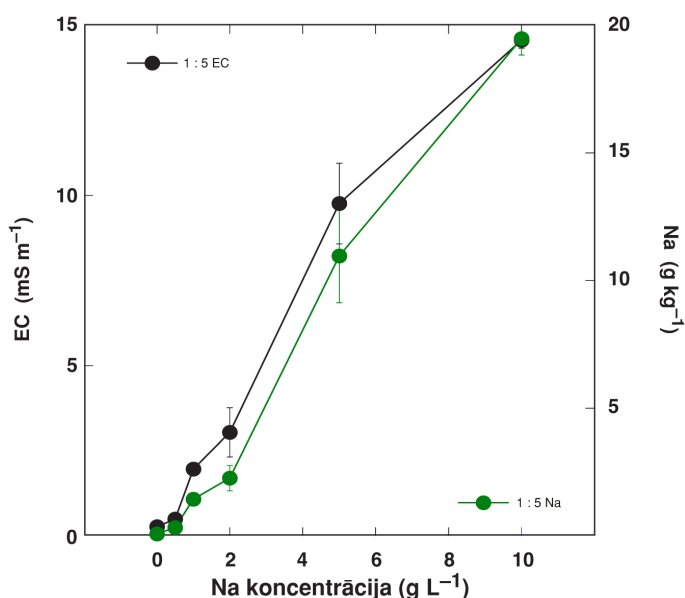
Figure 11. Relevance between the osmotic value and electrical conductivity (A) and the osmotic value and $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ molar cumulative concentration (B) in *Plantago coronopus* plants.

Pārbaudot sakarību starp osmotisko vērtību un elektrovadītspēju (11. attēls. A), kā arī osmotisko vērtību un $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ summāro molāro koncentrāciju (11. attēls. B) tika konstatēts, ka

šie divi lielumi cieši korelēja ar osmotisko vērtību. Tika novērots, ka osmotisko vērtību pieaugums gan elektrovadītspējas ietekmē ($R = 0.9189$), gan $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ summārās molārās koncentrācijas ietekmē ($R = 0.9606$) bija aptuveni vienāds.

3.2 *Plantago maritima* rezultāti pieaugušās NaCl koncentrācijās.

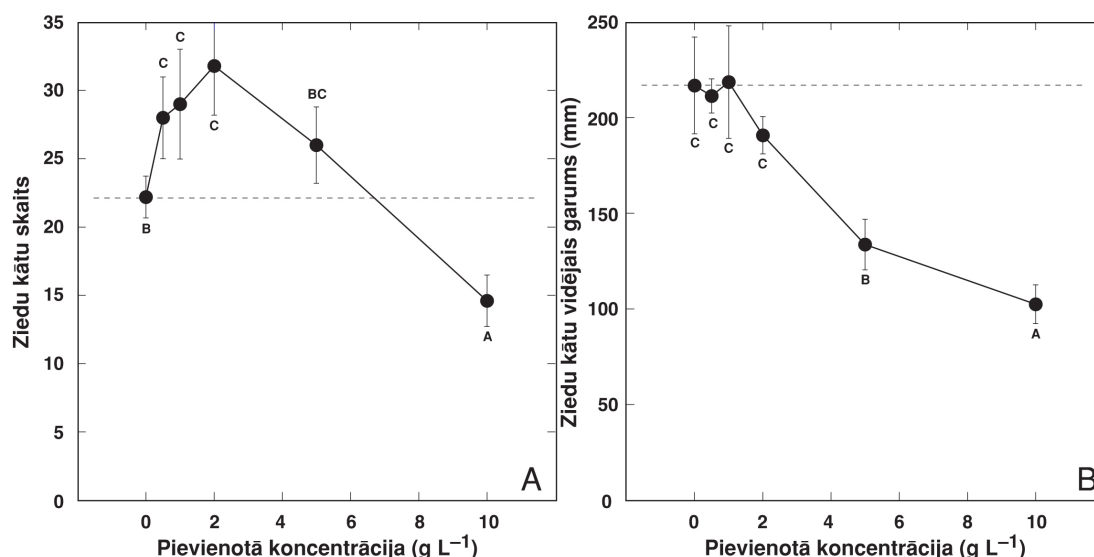
Pēc *Plantago maritima* augšanas pieaugošās NaCl koncentrācijās, substrātā palielinājās Na^+ jonu daudzums un elektrovadītspēja paralēli pieaugošām Na^+ koncentrācijās pievienošanai (12. attēls).



12. attēls. Substrāta (1:5 ūdens suspensija) elektrovadītspējas un Na^+ koncentrācijas izmaiņas pieaugošās NaCl koncentrācijas ietekmē pēc *Plantago maritima* audzēšanas.

Figure 12. Substrate (1:5 water suspension) electrical conductivity and Na^+ concentration changes due to increasing NaCl concentration after growing of *Plantago maritima*.

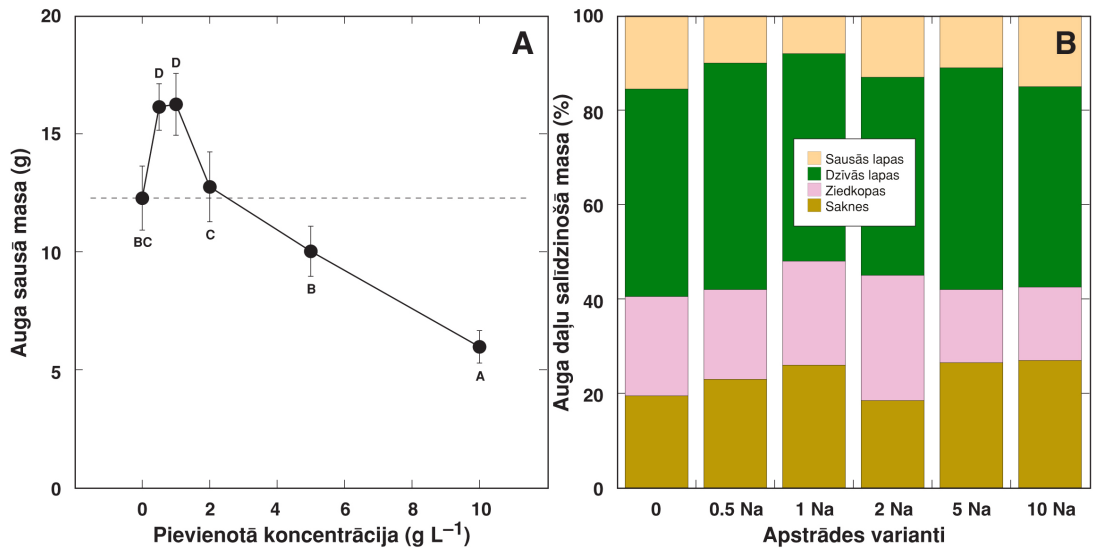
Plantago maritima ziedu kātu skaits būtiski pieauga 0.5, 1, 2 un 5 g L^{-1} Na^+ koncentrācijas apstrādes variantos, bet būtiski samazinājās lielākajā Na^+ apstrādes variantā (13. attēls A). Ziedu kātu vidējais garums būtiski samazinājās 5 un 10 g L^{-1} Na^+ koncentrācijas apstrādē, bet nebija novērojama būtiskas izmaiņas pārējos variantos salīdzinot ar kontroli (13. attēls B).



13. attēls. *Plantago maritima* augu ziedu kātu skaita (A) un ziedu kātu vidējā garuma (B) izmaiņas pieaugošas NaCl koncentrācijas ietekmē. Vērtības ar dažādiem burtiem ir statistiski būtiski atšķirīgas ($p < 0.05$).

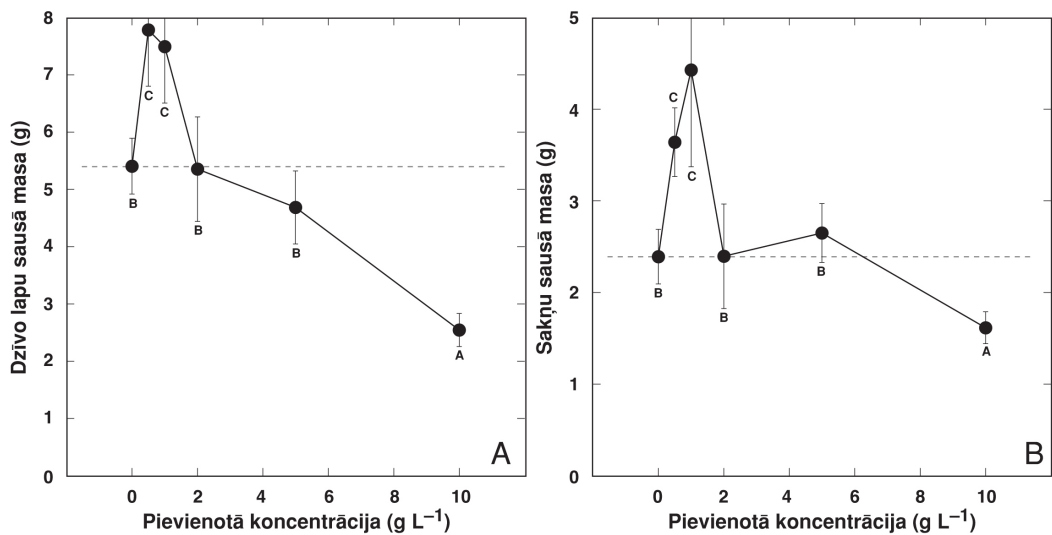
Figure 13. *Plantago maritima* changes in the number of flower stalks (A) and the average length of flower stalks (B) due to increasing NaCl concentration. Values with different letters are statistically significantly different ($p < 0.05$).

Kopējās sausās masas būtisks pieaugums *Plantago maritima* augiem bija novērojams 0.5, 1 un 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē salīdzinot ar kontroli, bet būtiska sausās masas samazināšanās bija novērojama 5 un 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas pievienošanā uz veģetācijas trauku augsni (14. attēls A). Vislielākais kopējās sausās masas pieaugums *Plantago maritima* augiem bija 0.5 un 1 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē, bet vismazākais 10 g L⁻¹ Na⁺ apstrādes variantā. Nebija novērojams sausās masas sadalījuma īpatnējas izmaiņas dažādās auga daļās pieaugošās Na⁺ apstrādes variantos (14. attēls B), kā tas bija novērojams *Plantago coronopus* augiem (3. attēls B).



14. attēls. *Plantago maritima* augu kopējās sausās masas izmaiņas (A) un sausās masas sadalījuma izmaiņas dažādās augu daļās (B) pieaugošas NaCl koncentrācijas ietekmē. Vērtības ar dažādiem burtiem ir statistiski būtiski atšķirīgas ($p < 0.05$).

Figure 14. *Plantago maritima* plant total dry mass changes (A) and changes in the distribution of dry mass in different parts of plants (B) due to increasing NaCl concentration. Values with different letters are statistically significantly different ($p < 0.05$).

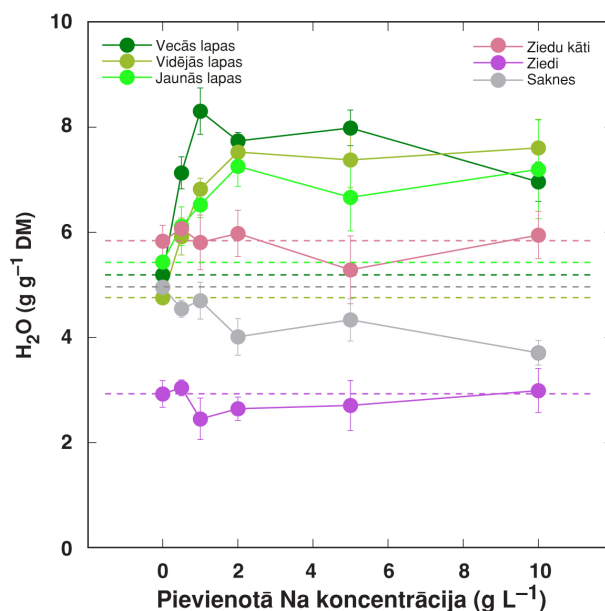


15. attēls. *Plantago maritima* augu dzīvo lapu sausās masas (A) un sakņu sausās masas (B) izmaiņas pieaugošas NaCl koncentrācijas ietekmē. Vērtības ar dažādiem burtiem ir statistiski būtiski atšķirīgas ($p < 0.05$).

Figure 15. *Plantago maritima* plant live leaf dry mass (A) and root dry mass (B) changes due to increasing NaCl concentration. Values with different letters are statistically significantly different ($p < 0.05$).

Plantago maritima augiem 0.5 un 1 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādes variantos būtiski palielinājās augu dzīvo lapu sausā masa, bet novēroja būtisku kritumu dzīvo lapu sausajā masā lielākajā Na⁺ apstrādes variantā (15. attēls A) Sakņu sausā masa būtiski pieauga 0.5 un 1 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijā, bet 10 g L⁻¹ Na⁺ variantā būtiski samazinājās sakņu sausā masa (15. attēls B).

Ūdens saturs *Plantago maritima* augos pieaugošās NaCl koncentrācijās bija salīdzinoši vienāds visās dažāda vecuma lapās, bet viszemākais tas bija ziedos un saknēs. Visām auga lapām palielinājās ūdens saturs pieaugošās Na⁺ koncentrācijas augsnē, taču ūdens saturs būtiski neatšķīrās starp 2, 5 un 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas variantiem. Ziedos un ziedu kātos būtiski nepieauga ūdens saturs, bet saknēs ūdens saturs samazinājās pieaugot NaCl koncentrācijai augsnē (5. attēls).

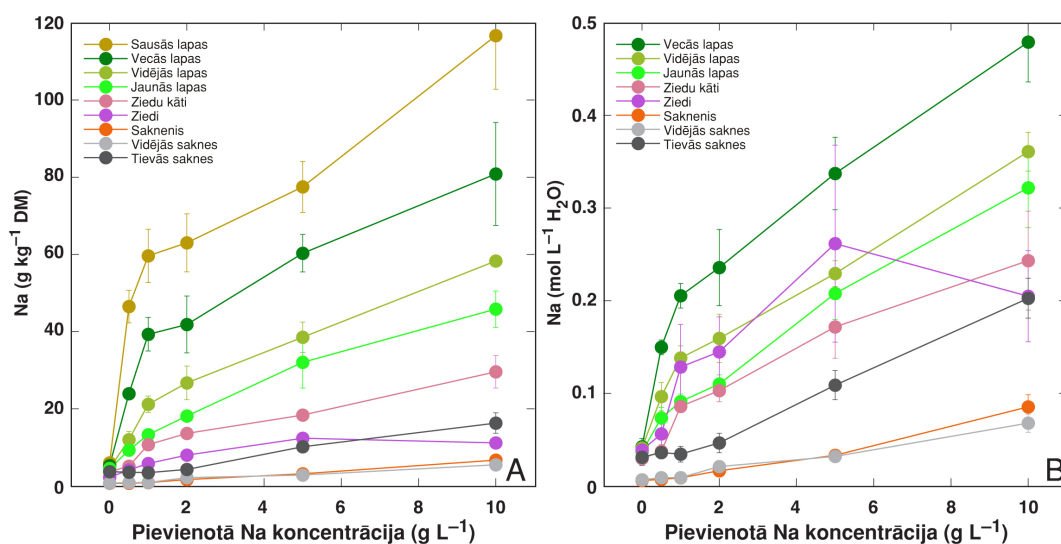


16. attēls. *Plantago maritima* ūdens satura izmaiņas dažādās augu daļās pieaugošās NaCl koncentrācijas ietekmē.

Figure 16. *Plantago maritima* changes to water content in different parts of plants due to increasing NaCl concentration.

Palielinoties NaCl koncentrācijai augsnē, visās *Plantago maritima* auga daļās varēja novērot paaugstinātu Na⁺ jonu saturu gan gramos uz sauso masu (17. attēls A), gan molos uz audu ūdens saturu (17. attēls B). Visvairāk Na⁺ jonu uz augu sauso masu uzkrājās sausajās lapās, kur 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas pievienošanas ietekmē varēja novērot gandrīz 120 g Na⁺ jonu daudzumu uz 1 kg auga sausās masas (17. attēls A), bet arī dzīvās lapas spēja sevī uzkrāt salīdzinoši lielu Na⁺ jonu koncentrāciju. Vismazāko Na⁺ jonu uzkrāšanos uz augu sauso masu

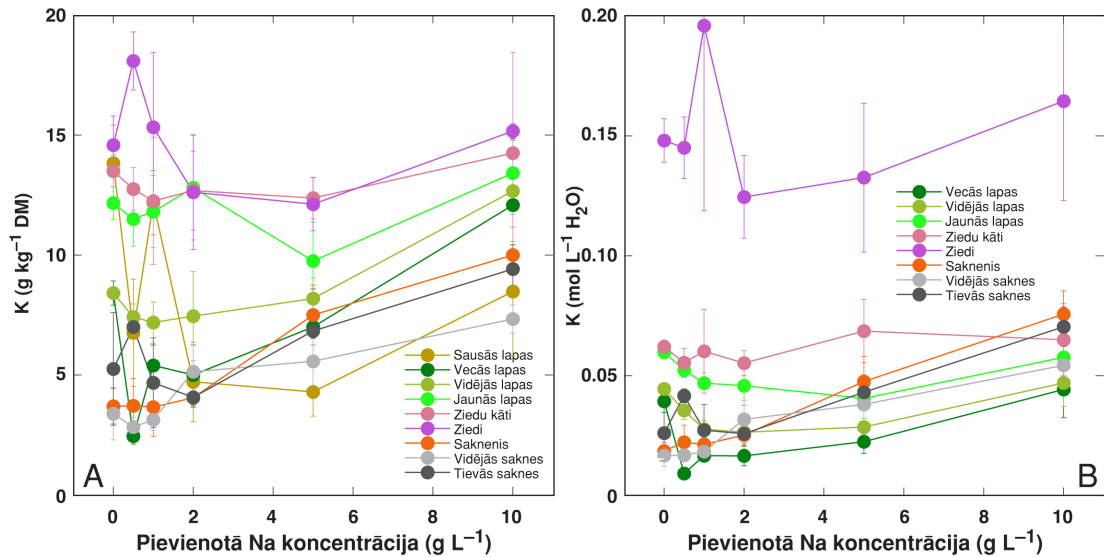
novēroja ziedos un saknēs (17. attēls A), kā arī vismazākās Na^+ jonu koncentrācijas olos uz audu ūdens saturu bija saknēs, kam sekoja ziedi un ziedu kāti (17. attēls B). Nenovēroja, ka Na^+ jonu koncentrācijas uz audu ūdens saturu izlīdzinātos starp dažādiem auga lapu vecumiem (17. attēls B), kā tas bija novērojams *Plantago coronopus* augu gadījumā (6. attēls A).



17. attēls. Na^+ koncentrācijas izmaiņas dažādās *Plantago maritima* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē. A, gramos uz sauso masu; B, molos uz audu ūdens saturu.

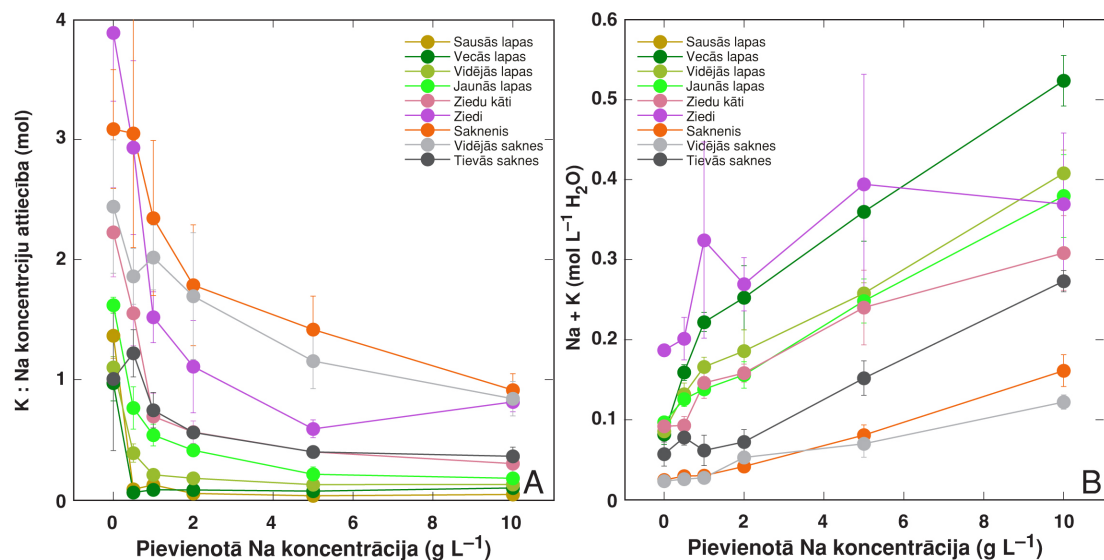
Figure 17. Changes in Na^+ concentrations in different parts of *Plantago maritima* plants due to increasing NaCl concentrations. A, in grams per dry mass; B, in moles per tissue water content.

Paaugstinātās Na^+ koncentrācijās augsnē *Plantago maritima* augu sausās masas K^+ jonu koncentrācija bija ievērojami mazāka (18. attēls A) nekā Na^+ jonu koncentrācija (17. attēls A). Vislielākā K^+ jonu koncentrācija bija novērojama ziedos $0.5 \text{ g L}^{-1} \text{ Na}^+$ apstrādes variantā, taču pārējos paaugstinātā sāļuma variantos K^+ koncentrācija bija aptuveni vienāda ar kontroles augiem (18. attēls A). Jaunajās lapās starp visa vecuma lapām bija lielākā K^+ koncentrācija uz sauso masu visos apstrādes variantos, bet vismazākā tā bija sausajās lapās (18. attēls A). Saknēs un sakneņī palielinājās K^+ jonu koncentrācija uz auga sauso masu pakāpeniski pieaugošās Na^+ koncentrācijas ietekmē. Vislielākais K^+ jonu daudzums molos uz audu ūdens saturu bija ziedos $0.5 \text{ g L}^{-1} \text{ Na}^+$ koncentrācijas apstrādē, bet pārējos augsnes sāļuma variantos K^+ koncentrācija bija vienāda ar kontroles augiem (18. attēls B). Pārējās auga daļās K^+ jonu koncentrācija uz audu ūdens saturu neatšķīrās cita no citas (18. attēls B).



18. attēls. K^+ koncentrācijas izmaiņas dažādās *Plantago maritima* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē. A, gramos uz sauso masu; B, molos uz audu ūdens saturu.

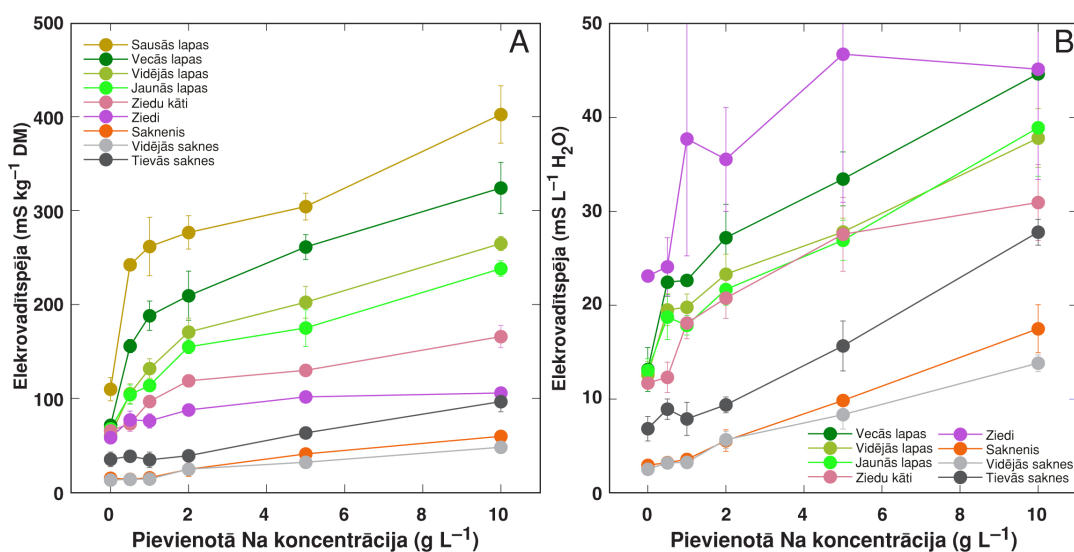
Figure 18. Changes in K^+ concentration in different parts of *Plantago maritima* plants due to increasing NaCl concentrations. A, in grams per dry mass; B, in moles per tissue water content.



19. attēls. K : Na molārās koncentrācijas attiecības (A) un $Na^+ + K^+$ summārās molārās koncentrācijas izmaiņas dažādās *Plantago maritima* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē.

Figure 19. K:Na molar concentration ratio (A) and changes in the total molar concentration of $Na^+ + K^+$ in different parts of *Plantago maritima* plants due to increasing NaCl concentrations.

Plantago maritima auga ziedos, saknēs un saknenī visos Na⁺ koncentrācijas apstrādes variantos K:Na molārās koncentrācijas attiecība bija virs vai tuvu vienam (19. attēls A). Kontroles variantā visām auga daļām K:Na attiecība bija virs viens, lielāka bija auga ziedos, kas bija gandrīz četri. Toties 0.5 un 1 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijā augsnē K:Na molārā attiecība strauji nokritās zem viens visās augu lapās (19. attēls. A). Pieaugošās Na⁺ jonu skaitam augsnē vislielākās Na⁺ + K⁺ jonu summārās molārās koncentrācijas novēroja vecajās, vidējās un jaunajās lapās, kā arī ziedos uz ziedu kātos, bet vismazākās – saknēs un saknenī (19. attēls B).

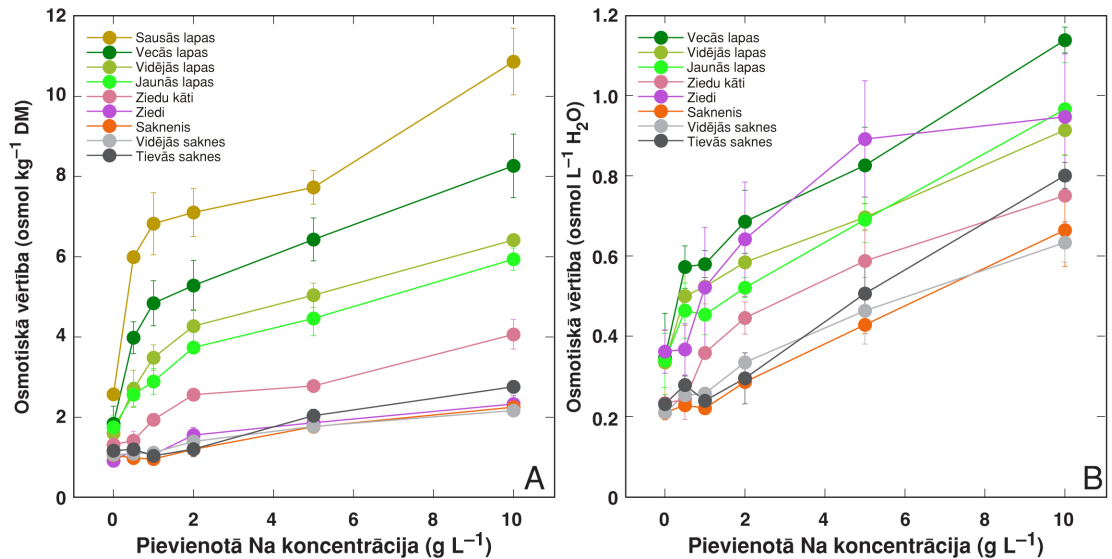


20. attēls. Elektrovadītspējas izmaiņas dažādās *Plantago maritima* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē. A, uz sauso masu; B, uz audu ūdens saturu.

Figure 20. Changes in electrical conductivity in different parts of *Plantago maritima* plants due to increasing NaCl concentrations. A, per dry mass; B, per tissue water content.

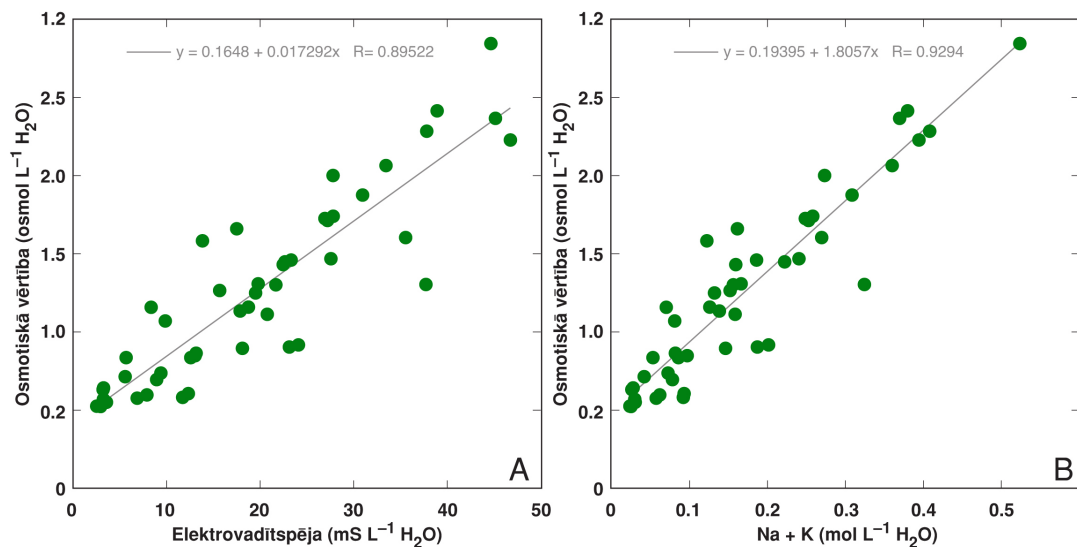
Plantago maritima elektrovadītspēja uz sauso masu palielinājās visās auga daļās līdz ar pakāpenisku Na⁺ koncentrācijas pieaugumu augsnē. Vislielāko elektrovadītspēja uz sauso masu novēroja vecajās un sausajās lapās, bet vismazākā tā bija saknēs, saknenī, ziedos un ziedu kātos (20. attēls A), taču vislielākā elektrovadītspēja uz audu ūdens saturu bija tieši ziedos, kā arī visās augu lapās (20. attēls. B).

Osmotiskās aktivitātes izmaiņas *Plantago maritima* augos bija ar līdzīgu raksturu kā elektrovadītspējas izmaiņām. Palielinātās Na⁺ koncentrācijas apstrādes variantos palielinājās arī visu augu daļu osmotiskā aktivitāte, kur augu vecajās un sausajās lapās uz sauso masu bija vislielākā osmotiskā aktivitāte, bet ziedos un saknēs – vismazākā (21. attēls A) Osmotiskā aktivitāte uz adu ūdens saturu pieauga visās auga daļās paralēli pieaugošām Na⁺ jonu koncentrācijām augsnē (21. attēls B).



21. Attēls. Osmotiskās vērtības izmaiņas dažādās *Plantago maritima* augu daļās pieaugošu NaCl koncentrāciju ietekmē. A, uz sauso masu; B, uz audu ūdens saturu.

Figure 21. Changes in osmotic value in different parts of *Plantago maritima* plants due to increasing NaCl concentrations. A, per dry mass; B, per tissue water content.



22. attēls. Sakarība starp osmotisko vērtību un elektrovadītspēju (A) un osmotisko vērtību un Na⁺ + K⁺ summāro molāro koncentrāciju (B) *Plantago maritima* augiem.

Figure 22. Relevance between the osmotic value and electrical conductivity (A) and the osmotic value and Na⁺ + K⁺ molar cumulative concentration (B) in *Plantago maritima* plants.

Pārbaudot sakarību starp osmotisko aktivitāti un elektrovadītspēju (22. attēls A), kā arī osmotisko aktivitāti un Na⁺ + K⁺ summāro molāro koncentrāciju (22. attēls B) konstatēja, ka šie divi lielumi korelēja ar osmotisko vērtību. Novēroja, ka osmotiskās aktvītātes pieaugums

gan elektrovadītspējas ietekmē ($R = 0.8952$), gan $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ summārās molārās koncentrācijas ietekmē ($R = 0.9294$) bija aptuveni vienāds.

4. Diskusija

4.1 Augsnes sastāvā pieejamais Na^+ jonu daudzums

Abu ceļteku sugu audzēšanai izmantotajos substrātos novēroja Na^+ jonu un elektrovadītspējas pieaugumu paralēli Na^+ koncentrācijas pakāpeniskai apstrādei. Iecerētās Na^+ koncentrācijās augsnēs sasniedza pēc izveidotā plāna (1. tabula), kur gan *Plantago coronopus*, gan *Plantago maritima* auga veģetācijas trauka substrātos Na^+ jonu koncentrācijas bija virs 10 g uz 1 L augsnes izmantojot apstrādē 10 g L^{-1} Na^+ koncentrātu. Var teikt, ka 10 g L^{-1} Na^+ koncentrācijas apstrāde būs ekvivalenta okeānu sāls ūdenim, kurā atrodas aptuveni 11 g Na^+ uz vienu litra šķīdumu un kas aptuveni veido 480 mM Na^+ koncentrāciju (Harvey, 1956). Atšķirīgās galējās Na^+ koncentrācijas un elektrovadītspējas vērtības substrātā pēc dažādu sugu augu audzēšanas varētu skaidrot ar to, ka kopumā *P. coronopus* bija lielāks jonu uzkrāšanas potenciāls un arī lielāka augu biomasa nekā *P. maritima* augiem.

4.2 Augu morfoloģisko rādītāju izmaiņas

Jau veiktajos, mākslīgi radītos paaugstināta sāļuma apstākļu eksperimentos, pētnieki par šīm divām ceļteku sugām ir secinājuši, ka *P. coronopus* optimāla un augšanu stimulējoša ir 100 līdz 200 mM NaCl koncentrācija, taču jau 300 un 400 mM NaCl koncentrācija ir limitējoša auga attīstībai (Al Hassan *et al.*, 2016; Erdei & Kuipar, 1979; Koyro, 2006). *P. maritima* pieejamos literatūras datus ir novērots, ka šī suga ir sāls tolerantāka nekā *P. coronopus*, jo tās optimāla augšana novērojama no 150 līdz 300 mM NaCl koncentrācija (Erdei & Kuipar, 1979; Sheehy Skeffington & Jeffrey, 1988; Tánczos *et al.*, 1981).

Veiktajā pētījumā tika secināts, ka *P. coronopus* un *P. maritima* augi spēja izveidot ziedus visos Na^+ koncentrācijas apstrādes variantos, pat 10 g L^{-1} Na^+ koncentrācijā, kas ir ekvivalents okeānu jūras ūdens sāļumam. Literatūras dati arī liecina, ka gan *P. coronopus*, gan *P. maritima* augi ir spējīgi veidot ziedus pat jūras ūdens sāļuma ietekmē (Al Hassan *et al.*, 2014). *P. coronopus* nebija novērojams būtisks ziedu skaita samazinājums palielinātā augsnes sāļumā, taču ziedu kātu garums nedaudz samazinājās augiem 5 un 10 g L^{-1} pievienotā Na^+

koncentrācijās. *P. maritima* augiem ziedu kātu skaits būtiski palielinājās gandrīz visos apstrādes variantos, kur tikai 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijā novēroja būtisku ziedu kātu samazināšanos. Ziedu kātu skaits būtiski samazinājās arī augiem 5 g L⁻¹ Na⁺ apstrādē. Šie dati liecina, ka *P. maritima* augiem sāļums līdz 5 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas inducē pastiprinātu ziedu izveidi, kamēr *P. coronopus* šāda atbildes reakcija nebija novērojama. Atšķirīgās augšanas stratēģijas liecina par abu ceļteku sugu dažādiem atbildes mehānismiem palielinātā sāļuma ietekmē, kur *P. maritima* izrāda lielāku potenciālu sēklu attīstībā pieaugot augsnes sāļumam. Tas tiek iespējams darīts ar mērķi, lai veidotu pēc iespējas vairāk nākamās paaudzes indivīdu, tādējādi palielinot iespēju lielākam augu daudzumam izdzīvot nākotnē, vai arī, lai mēģinātu ar sēklu izplatīšanos palīdzību izvairīties no konkrētās vietas sāļās augsnes.

P. coronopus augiem varēja novērot būtisku kopējās sausās masas pieaugumu no 0.5 līdz 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē, bet nelielu samazinājumu kopējā sausajā masā 5 un 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijā. Papildus tam, novēroja masas sadalījuma īpatsvara izmaiņas dažādās auga daļās pieaugot Na⁺ koncentrācijai. Sauso lapu masas īpatsvars no kopējās auga masas samazinājās pieaugot augsnes sāļumam, bet palielinājās dzīvo lapu un sakņu sausā masas īpatsvars visos Na⁺ apstrādes variantos, kas liecina, ka pieaugošas NaCl koncentrācijas augsnes ietekmē notiek auga augšanas aktivācija. Ziedkopas masas īpatsvars samazinājās tikai uz ziedu kātu garuma saīsināšanās rēķina, jo ziedu kātu skaitam nebija novērojama būtisks samazinājums pieaugošā augsnes sāļumā. Var secināt, ka *P. coronopus* Na⁺ koncentrācija līdz 2 g L⁻¹ ir vispiemērotākā auga augšanai, bet lielākas Na⁺ koncentrācijas virs 2 g L⁻¹ ir augšanu limitējošas. Toties visas pētījumā izmantotās Na⁺ koncentrācijas veicināja augšanas aktivāciju dzīvajās lapās un saknēs, kas liecina, ka *P. coronopus* spēj izdzīvot vēl lielākās sāls koncentrācijās, ko būtu nepieciešams pārbaudīt nākotnē, lai precīzāk varētu spriest par šīs sugas optimāliem augšanas apstākļiem.

P. maritima augiem kopējās sausās masas būtisku pieaugumu novēroja 0.5, 1 un ļoti nedaudz 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē uz augsni, taču tas būtiski samazinājās 5 un it īpaši 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas. *P. maritima* augiem nebija novērojama izteikta masas sadalījumā struktūras izmaiņas starp dažādām auga daļām pieaugošās Na⁺ koncentrācijās, jo dzīvo lapu un sakņu sausā masa palielinājās tikai 0.5 un 1 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē, kur šajās koncentrācijās pieauga visa auga kopēja sausā masa. Tas nozīmē, ka pastiprināta augšanas aktivācija notiek tikai optimālajā *P. maritima* Na⁺ koncentrācija, kas ir 0.5 un 1 g L⁻¹.

Salīdzinot šo abu ceļteku sugu sāls toleranci var secināt, ka gan *P. coronopus*, gan *P. maritima* ir sāls tolerantas sugas ar pastiprinātu augšanas aktivāciju visā auga biomasā līdz $2 \text{ g L}^{-1} \text{ Na}^+$ koncentrācijās, taču *P. coronopus* var uzskatīt par sāls tolerantāku, jo augšanas aktivācija dzīvajās lapās un saknēs bija novērojama visās papildus pievienotās Na^+ koncentrācijās, kā arī 5 un 10 g L^{-1} izmantotajās Na^+ koncentrācijās auga sausās masas samazinājums no kontroles varianta bija mazāks procentuāli nekā *P. maritima* augiem. Abas ceļteku sugas var saukt par īstiem halofītiem, jo tām novēro augšanas aktivāciju sāļās augsnēs, kā arī tās spēj izdzīvot un veidot sēklas pat jūras ūdens sāļumā.

4.3 Dažādu augu daļu elektrovadītspēja, osmotiskās vērtības un Na^+ un K^+ koncentrācijas

Literatūras dati liecina, ka sāļās augsnēs gan *P. coronopus*, gan *P. maritima* Na^+ jonu koncentrācijas būtiski pieaug auga lapās, taču saknēs Na^+ jonu uzkrāšanās ir neliela. Kā arī K^+ jonu koncentrācija samazinās visās auga daļās palielinoties augsnes sāļumam (Al Hassan *et al.*, 2016; Erdei & Kuipar, 1979; Koyro, 2006; Sheehy Skeffington & Jeffrey, 1988).

Palielinoties augsnes Na^+ koncentrācijai *P. coronopus* novēroja palielinātu Na^+ jonu uzkrāšanos auga sausāajā masā visās auga daļās, bet visvairāk Na^+ tika uzkrāts sausajās un vecajās lapās. Respektīvi $10 \text{ g L}^{-1} \text{ Na}^+$ koncentrācijas apstrādēs auga sauso un veco lapās uzkrājās aptuveni 100 g Na^+ uz 1 kg sausās masas, kas atbilst zināmajai teorijai, ka *P. coronopus* augos Na^+ tiks uzkrāts vairāk vecākajās lapās, kur tas izraisīs paātrinātu lapu novecošanos un nokalšanu, izolējot nevajadzīgos Na^+ jonus (Erdei & Kuipar, 1979; Hasanuzzaman *et al.*, 2014). Vismazākā Na^+ koncentrācija uz sauso masu *P. coronopus* augos bija novērojama ziedos un saknēs, taču vislielākā Na^+ koncentrācijas molos uz audu ūdens saturu bija novērojama tieši ziedos un ziedu kātos. Tam par iemeslu ir iegūtie rezultāti, ka, gluži vienkārši, ziedos un ziedu kātos bija vismazākais ūdens saturs no visām auga daļām. Na^+ koncentrācijas molos uz audu ūdens saturu izlīdzināšanos starp dažādām auga lapām arī var pamatot ar to, ka dažās lapu daļās bija atšķirīgs ūdens saturs, jo vecajās lapās novēroja vislielāko ūdens saturu, kā arī vislielāko Na^+ jonu saturu uz sauso masu. Šis aspekts norāda uz halofītu īpašību, ka palielinātas NaCl koncentrācijas augos inducē sukulenci, kad tiek palalināts šūnu un audu ūdens saturs, lai mazinātu iekšūnas Na^+ koncentrāciju (Flowers & Colmer, 2008). K^+ joni *P. coronopus* augos tika mazāk uzkrāti nekā Na^+ joni pieaugot augsnes sāļumam, tāpēc arī $\text{K}:\text{Na}$ molārās koncentrācijas attiecība gandrīz visās auga daļās bija zem viena gan kontroles variantā, gan

visās sāļo augšņu variantos, tādejādi augā pārsvarā tiek uzkrāts Na^+ . Izņēmums bija ziedi, kur K:Na attiecība kontroles variantā bija tuvu 4, bet paaugstinoties augsnes sāļumam bija apmēram 1 visos Na^+ apstrādes variantos. Ziedos ir nepieciešama lielāka K^+ jonu koncentrācija, jo K^+ joni pilda būtiskas un svarīgas funkcijas šajās auga daļās (piemēram, enzīmu aktivācija) (Flowers & Colmer, 2015). Palielinoties Na^+ koncentrācijai augsnē *P. coronopus* augos varēja novērot elektrovadītspējas un osmotisko vērtību pieaugšanu, kas tiek darīts, lai nodrošinātu osmotiskā līdzsvara iestāšanos starp augu un augsni, tādejādi augs spēj uzņemt nepieciešamo ūdeni un minerālvielas no apkaārtējās vides. Analizējot sakarību starp osmotisko aktivitāti un elektrovadītspēju, kā arī osmotisko aktivitāti un $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ summāro molāro koncentrāciju tika konstatēts, ka šie divi lielumi cieši korelēja ar osmotisko aktivitāti. Tika novērots, ka osmotiskās aktivitātes pieaugums gan saistībā ar elektrovadītspēju, gan saistībā ar $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ summāro molāro koncentrāciju bija aptuveni vienāds. Tas nozīmē, ka visas osmotiskās aktivitātes pieaugums ir saistīts ar Na^+ un K^+ jonu kā osmolītu funkcijām, bet tieši šajā gadījumā pārsvarā tas bija Na^+ . Šī sakarība tika novērota arī literatūras datos, kur minēts, ka *P. coronopus* augi pat jūras ūdens sāļuma ietekmē kā osmolītu izmantot tieši Na^+ , nevis organiskos osmolītus. Kopumā var secināt, ka *P. coronopus* ir K^+ jonu izslēdzošas un Na^+ jonu uzkrājošas sugas, kur galvenokārt Na^+ joni tiek izmantoti osmotiskajā regulācijā kā osmolīti. Augstā Na^+ jonu uzkrāšana šūnu audos liecina par *P. coronopus* audu un šūnu izturību pret palielinātām Na^+ koncentrāciju iekššūnas vidē.

Palielinoties Na^+ koncentrācijai augsnē visās *P. maritima* auga daļās novēroja palielinātu Na^+ jonu uzkrāšanos gan auga sausajā masā, gan audī, bet pastiprināti Na^+ tika uzkrāts sausajās lapās. Augstākajā (10 g L^{-1}) Na^+ koncentrācijā sausajās lapās varēja novērot gandrīz 120 g Na^+ jonu daudzumu uz 1 kg auga sausās masas, kas atbilst teorijai, ka Na^+ *P. maritima* augos pastiprināti uzkrājas vecākās lapās, kuras ātrāk noveco (Hasanuzzaman *et al.*, 2014). Vismazāko Na^+ jonu uzkrāšanos uz augu sauso masu novēroja ziedos un saknēs, kā arī vismazākās Na^+ jonu koncentrācija audu ūdenī bija saknēs, kam sekoja ziedi un ziedu kāti, kas sakrīt arī ar literatūras datiem, ka *P. maritima* augi vismazāk Na^+ uzkrāj ziedos un saknēs (Erdei & Kuipar, 1979; Sheehy Skeffington & Jeffrey, 1988). Netika novērots, ka Na^+ jonu koncentrācijas uz audu ūdens saturu izlīdzinātos starp dažādiem auga lapu vecumiem, jo ūdens saturs *P. maritima* visās lapās pieauga vienādi, nenovērojot NaCl inducētu šūnu sukulenci, tādejādi neizlīdzinot Na^+ koncentrācijas ar palielinātu šūnu ūdens tilpumu. Paaugstinātas Na^+ koncentrācijās augsnē *P. maritima* augu sausās masas K^+ jonu koncentrācija palielinājās, taču tā bija ievērojami mazāka nekā Na^+ jonu koncentrācija, taču *P. maritima* augi uzkrāja daudz

vairāk K^+ ziedos un saknēs nekā *P. coronopus* augi. Šī iemesla dēļ $K:Na$ molārās koncentrācijas attiecība ziedos, saknēs un saknenī visās Na^+ koncentrācijas apstrādes variantos bija virs vai tuvu viens, jo K^+ ir nozīmīgs elements šo augu daļu attīstībā un augšanā. *P. maritima* auga lapās $K:Na$ attiecība pieaugošā Na^+ koncentrācijā augsnē bija zem viens, kas nozīmē, ka tiek vairāk uzkrāti tieši Na^+ joni. Palielinoties Na^+ koncentrācijai augsnē *P. maritima* augos varēja novērot elektrovadītspējas un osmotiskas aktivitātes pieaugumu, lai nodrošinātu osmotiskā līdzsvara iestāšanos starp augu un augsni, kur pēc ūdens potenciāla līdzsvara iestāšanās augs spēj uzņemt nepieciešamo ūdeni un minerālvielas no apkartējās vides. Analizējot sakarību starp osmotisko vērtību un elektrovadītspēju, kā arī osmotisko vērtību un $Na^+ + K^+$ summāro molāro koncentrāciju konstatēja, ka šie divi lielumi cieši korelēja ar osmotisko aktivitāti. Osmotiskās aktivitātes pieaugums gan saistībā ar elektrovadītspēju, gan saistībā ar $Na^+ + K^+$ summāro molāro koncentrāciju bija aptuveni vienāds. Tas nozīmē, ka visas osmotiskās aktivitātes pieaugums bija saistīts ar Na^+ un K^+ joniem kā osmolītiem, bet tieši šajā gadījumā pārsvarā tas bija Na^+ . Šo sakarību novēroja arī citās zinātniskās publikācijās, kur minēts, ka *P. maritima* augi pat palielināta sāļuma ietekmē kā osmolītu izmantot tieši Na^+ nevis organiskos osmolītus. Var secināt, ka *P. maritima* ir K^+ jonu izslēdzoša un Na^+ jonu akumulator suga, kur galvenokārt Na^+ joni tiek izmantoti osmotiskajā regulācijā kā osmolīti pat jūras ūdens sāļumā. Na^+ jonu uzkrāšana šūnu audos liecina par *P. maritima* audu un šūnu izturību pret paaugstinātām Na^+ koncentrāciju iekššūnā.

Turpinot pētījumu nākotnē būtu vērts arī iegūt datus par Ca^{2+} koncentrāciju augos, jo literatūra minēts, ka Ca^{2+} katjoni ir spējīgi samazināt $NaCl$ jonu daudzumu augos, samazinot Na^+ jonu ieplūdi ar neselektīviem katjonu kanālu palīdzību (Hasegawa, 2013), tādējādi iespējams noskaidrot K^+ koncentrāciju akumulācijas atšķirības dažādās auga daļās starp *P. coronopus* un *P. maritima*.

Būtu nepieciešams pārbaudīt abu ceļteku sugas vēl lielākās Na^+ koncentrācijas apstrādēs, jo nav zināms, kādas Na^+ koncentrācijas šiem augiem ir nāvējošas, kā arī tajā pašā laikā pārbaudīt organisko osmolītu koncentrācijas, kurām vajadzētu palielināties vēl lielākās Na^+ koncentrācijās.

Secinājumi.

1. *Plantago coronopus* augiem novēro būtisku kopējās sausās masas pieaugumu no 0.5 līdz 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē uz augsnes, bet nelielu samazinājumu kopējā sausajā masā 5 un 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē.
2. *Plantago maritima* augiem novēro būtisku kopējās sausās masas pieaugumu no 0.5, 1 un ļoti nedaudz 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijas apstrādē uz augsni, taču tā būtiski samazinās 5 un it īpaši 10 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijās.
3. *Plantago coronopus* un *Plantago maritima* ir sāls tolerantas sugas ar pastiprinātu augšanas aktivāciju līdz 2 g L⁻¹ Na⁺ koncentrācijās, taču *Plantago coronopus* ir uzskatāma par sāls tolerantāku sugu.
4. *Plantago coronopus* un *Plantago maritima* ir spējīgi augt un veiksmīgi reproducēties jūras ūdens sāļuma apstākļos.
5. Abas ceļteku sugas var dēvēt par īstiem halofītiem, jo tām novēro augšanas aktivāciju sāļās augsnēs, kā arī tās spēj izdzīvot un veidot sēklas pat jūras ūdens sāļumā.
6. *Plantago coronopus* un *Plantago maritima* ir K⁺ jonu izslēdzošas un Na⁺ jonu uzkrājošas sugas, kur galvenokārt Na⁺ joni tiek izmantoti osmotiskajā regulācijā kā osmotiski aktīvs aģents.
7. Paaugstināta NaCl uzkrāšanās audos liecina par *Plantago coronopus* un *Plantago maritima* audu šūnu izturību pret paaugstinātām Na⁺ koncentrāciju iekššūnas vidē.

Pateicības

Izsaku pateicību bakalaura darba vadītājam Dr. hab. biol., prof. Ģedertam Ieviņam par palīdzību un noderīgiem padomiem darba izstrādē un rakstīšanas procesā.

Paldies izsaku arī Dr. biol. Unai Andersonei-Ozolai un Astrai Jekabsonei par augu kopšanu un sniegto palīdzību darba izstrādāšanas procesā.

Izmantotā literatūra

Aghaleh M., Niknam V., Ebrahimzadeh H., Razavi K. 2009. Salt stress effects on growth, pigments, proteins and lipid peroxidation in *Salicornia persica* and *S. europaea*. *Biologia Plantarum* 53:243–248.

Ahmad, I., Larher, F., & Stewart, G. R. 1979. Sorbitol, a compatible osmotic solute in *Plantago maritima*. *New Phytologist*, 82(3): 671-678.

Al Hassan M., Pacurar A., Gaspar A., Vicente O., & Boscaiu, M. 2014. Growth and reproductive success under saline conditions of three *Plantago* species with different levels of stress tolerance. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca*, 42(1): 180-186.

Al Hassan M., Pacurar A., López-Gresa M. P., Donat-Torres M. P., Llinares J. V., Boscaiu M., & Vicente, O. 2016. Effects of salt stress on three ecologically distinct *Plantago* species. *PLoS One*, 11(8): e0160236.

Bui E. N. 2013. Soil salinity: A neglected factor in plant ecology and biogeography. – *Journal of Arid Environments*, 92: 14 –25.

Dodds J. G. 1953. *Plantago coronopus* L. *Journal of Ecology*, 41: 467-478.

Duarte B., Santos D., Marques J. C., & Caçador, I. 2013. Ecophysiological adaptations of two halophytes to salt stress: photosynthesis, PS II photochemistry and anti-oxidant feedback—implications for resilience in climate change. *Plant Physiology and Biochemistry*, 67: 178-188.

Eberhards G. 2003. Latvijas jūras krasti. Rīga. Latvijas Universitāte, 292 lpp.

Erdei L. & Kuipar P. J. 1979. The effect of salinity on growth, cation content, Na⁺-uptake and translocation in salt-sensitive and salt-tolerant *Plantago* species. *Physiologia Plantarum*, 47(2): 95-99.

Fenu G., Carboni M., Acosta A.T.R., Bacchetta G. 2013. Environmental factors influencing coastal vegetation pattern: new insights from the Mediterranean basin. *Folia Geobotanica*, 48: 493–508.

Flowers T. J., Colmer T. D. 2015. Plant salt tolerance: adaptations in halophytes. *Annals of botany*, 115: 327-331.

Flowers, T. J., & Colmer, T. D. 2008. Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, 945-963.

Forey E., Chapelet B., Vitasse Y., Tilquin M., Touzard B., & Michalet, R. 2008. The relative importance of disturbance and environmental stress at local and regional scales in French coastal sand dunes. *Journal of Vegetation Science*, 19: 493-502.

Guo J., Li Y., Han G., Song J., & Wang, B. 2018. NaCl markedly improved the reproductive capacity of the euhalophyte *Suaeda salsa*. *Functional Plant Biology*, 45(3): 350-361.

Harvey H. W. 1956. The Chemistry and Fertility of Sea Waters, HW Harvey, Sc. D., FRS Cambridge: Cambridge University Press, 1955. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 35(1): 289-289.

Hasanuzzaman M., Nahar K., Alam M., Bhowmik P. C., Hossain M., Rahman M. M. & Fujita, M. 2014. Potential use of halophytes to remediate saline soils. *BioMed research international*, 2014.

Hasegawa P.M., Bressan AR., Zhu JK., Bohnert HJ. 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annual review of plant biology* 51(1): 463–499.

Hasegawa P.M. 2013. Sodium (Na⁺) homeostasis and salt tolerance of plants. *Environmental and experimental botany*, 92: 19-31.

Hesp P.A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. *Journal of Arid Environments* 20: 165-191.

Kent M., Owen N.W., & Dale M.P. 2005. Photosynthetic responses of plant communities to sand burial on the machair dune systems of the Outer Hebrides, Scotland. *Annals of Botany*, 95(5): 869-877.

Kļaviņš A. 2021. Jūrmalas ceļteka (*Plantago maritima* L.) – Augi - Latvijas daba. (Skatīts 24.06.2021). <https://www.latvijasdaba.lv/augi/plantago-maritima-l/>

Koyro H. W. 2006. Effect of salinity on growth, photosynthesis, water relations and solute composition of the potential cash crop halophyte *Plantago coronopus* (L.). *Environmental and Experimental Botany*, 56: 136-146.

Laime B. 2005. Augi jūras krastā. Rīga. Latvijas Universitāte. 34 lpp.

Lazarus M., Mazur J., Wszalek-Rożek K., & Zwolicki A. 2021. How environmental stressors affect reproductive potential in a saltmarsh plant species *Plantago maritima*. *Ecology and Evolution*, 11(7): 3274-3285.

Licher J. 1998. Primary succession and forest development on coastal lake Michigan sand dunes. *Ecological Monographs*, 68(4): 487–510.

Maun M .A. 2009. The biology of coastal sand dunes. Oxford University press. USA, 265 lpp.

Maun M. A. 1994. Adaptations enhancing survival and establishment of seedlings on coastal dune systems. *Vegetatio*, 111(1), 59-70.

McDonald J. H. 2014. Handbook of Biological Statistics. 3rd Ed. Sparky House Publishing, Maryland. 299.

Munns R., Tester M. 2008. Mechanisms of salinity tolerance. *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 59: 651–681.

Rove I. 2013a. Jūras un iesāļu augteņu biotopi. - Grām.: Auniņš A. (red), Eiropas savienības aizsargājāmie biotopi Latvijā. Noteikšanas rokasgrāmata. 2. Papildinātais izdevums. Latvijas dabas fonds, Vides aizsardzības un reģionālās attīstības ministrija, Rīga. 25-30.

Rove I. 2013b. Piejūras un iekšzemes kāpu biotopi.. - Grām.: Auniņš A. (red), Eiropas savienības aizsargājāmie biotopi Latvijā. Noteikšanas rokasgrāmata. 2. Papildinātais izdevums. Latvijas dabas fonds, Vides aizsardzības un reģionālās attīstības ministrija, Rīga. 63-70.

Rozentsvet O.A., Nesterov V.N., Bogdanova E.S., & Rozenberg G.S. 2020. Physiological and Biochemical Strategies of Adaptation in Halophytes. *In Doklady Biological Sciences*, 492(1): 83-85.

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

Sheehy Skeffington M. J. & Jeffrey D. W. 1988. Response of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. and *Plantago maritima* L. from an Irish salt marsh to nitrogen and salinity. *New phytologist*, 110(3), 399-408.

Sykes M. T., & Wilson J. B. 1990. An experimental investigation into the response of New Zealand sand dune species to different depths of burial by sand. *Acta Botanica Neerlandica*, 39: 171-181.

Song J., & Wang B. 2015. Using euhalophytes to understand salt tolerance and to develop saline agriculture: *Suaeda salsa* as a promising model. *Annals of Botany*, 115: 541-553.

Tánczos O.G., Erdei L., & Snijder J. 1981. Uptake and translocation of sodium in salt-sensitive and salt-tolerant *Plantago* species. In *Structure and Function of Plant Roots*, 193-198.

Vicente O., Boscaiu M., Naranjo M. Á., Estrelles E., Bellés J. M., & Soriano, P. 2004. Responses to salt stress in the halophyte *Plantago crassifolia* (Plantaginaceae). *Journal of Arid Environments*, 58: 463-481.

Zandalinas S.I., Mittler R., Balfagón D., Arbona V., & Gómez-Cadenas, A. 2018. Plant adaptations to the combination of drought and high temperatures. *Physiologia plantarum*, 162: 2-12.

Bakalaura darbs „Divu piekrastes sugu *Plantago coronopus* un *Plantago maritima* sālsizturības un jonu uzkrāšanās salīdzinājums” 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: Māris Romanovs *paraksts* 28.05.2021.

Rekomendēju darbu aizstāvēšanai

Vadītājs: Dr. hab. biol., Prof. Ģederts Ieviņš *paraksts* 28.05.2021.

Recenzents: *paraksts* Dr. biol., asoc. prof. Uldis Kondratovičs

Darbs iesniegts LU Bioloģijas fakultātē 28.05.2021.

Lietvede: *paraksts*

Darbs aizstāvēts Bioloģijas bakalaura gala pārbaudījuma komisijas sēdē

prot. Nr. , vērtējums

Komisijas sekretārs/e: