

**Wpływ wybranych substancji
biologicznie czynnych na kukurydzę
uprawianą w warunkach stresu**

Edward Grzyś

**Wpływ
wybranych substancji
biologicznie czynnych
na kukurydzę uprawianą
w warunkach stresu**



Wrocław 2012

Autor
Edward Grzyś

Opiniodawca
prof. dr hab. Adam Kaczor

Redaktor merytoryczny
prof. dr hab. inż. Zofia Spiak

Opracowanie redakcyjne i korekta
Elżbieta Winiarska-Grabosz

Łamanie
Teresa Alicja Chmura

Projekt okładki
Paweł Wójcik

Monografie CXLV

© Copyright by Uniwersytet Przyrodniczy we Wrocławiu, Wrocław 2012

ISSN 2083-5531
ISBN 978-83-7717-085-4

WYDAWNICTWO UNIWERSYTETU PRZYRODNICZEGO WE WROCŁAWIU
Redaktor Naczelny – prof. dr hab. Andrzej Kotecki
ul. Sopocka 23, 50-344 Wrocław, tel. 71 328-12-77
e-mail: wyd@up.wroc.pl

Nakład 100 + 16 egz. Ark. wyd. 6,9. Ark. druk. 6,5
Druk i oprawa: F.P.H. „ELMA”

SPIS TREŚCI

1. WSTĘP	7
2. PRZEGLĄD LITERATURY	10
2.1. Wpływ abiotycznych czynników stresowych na rośliny	10
2.2. Substancje biologicznie czynne wpływające na odporność roślin	18
3. CEL I ZAKRES PRACY	27
4. MATERIAŁ I METODYKA	28
4.1. Doświadczenia laboratoryjne	28
4.2. Doświadczenia wazonowe	29
4.3. Charakterystyka badanych substancji	30
4.4. Metody analiz chemicznych	31
4.4.1. Oznaczanie zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach	31
4.4.2. Pomiar elektroprzewodnictwa	32
4.4.3. Pomiar stopnia peroksydacji lipidów	32
4.4.4. Oznaczanie aktywności reduktazy azotanowej	32
4.4.5. Oznaczanie zawartości składników mineralnych w roślinach	33
4.5. Obliczenia statystyczne	33
5. WYNIKI BADAŃ	34
5.1. Doświadczenia laboratoryjne	34
5.1.1. Reakcja siewek kukurydzy na stosowane substancje	34
5.1.2. Wzrost siewek kukurydzy w warunkach stosowania herbicydu	37
5.1.2.1. Długość pędów oraz plon świeżej i suchej masy	37
5.1.2.2. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach	41
5.1.2.3. Przepuszczalność membran	45
5.1.2.4. Peroksydacja lipidów	48
5.2. Doświadczenia wazonowe	50
5.2.1. Reakcja kukurydzy na badane preparaty w warunkach zróżnicowanego nawożenia azotem	50
5.2.1.1. Plon suchej masy	50
5.2.1.2. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach	51
5.2.1.3. Aktywność reduktazy azotanowej w liściach	52
5.2.1.4. Skład chemiczny części nadziemnych roślin	52
5.2.2. Reakcja kukurydzy na badane preparaty w warunkach różnej pojemności wodnej gleby	57
5.2.2.1. Plon suchej masy	57
5.2.2.2. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach	58
5.2.2.3. Aktywność reduktazy azotanowej w liściach	59
5.2.2.4. Skład chemiczny części nadziemnych roślin	60

5.2.3. Reakcja kukurydzy na badane preparaty w warunkach zasolenia	65
5.2.3.1. Plon suchej masy	65
5.2.3.2. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach	65
5.2.3.3. Aktywność reduktazy azotanowej w liściach	66
5.2.3.4. Skład chemiczny części nadziemnych roślin	67
6. Dyskusja nad wynikami	73
7. Wnioski	83
8. Piśmiennictwo	84

1. WSTĘP

Podstawowym zadaniem rolnictwa jest dostarczenie żywności dla szybko zwiększającej się ludności świata. Rolnictwo należy do tych gałęzi gospodarki, które najbardziej zależą od przebiegu warunków pogodowych i klimatycznych [Szwejkowski i wsp. 2008]. Szacuje się, że negatywny wpływ wysokich temperatur, zasolenia, suszy oraz stresów wynikających ze stosowania substancji chemicznych w ciągu najbliższych 25 lat przyczynią się do spadku plonów rzędu 30% [McKeown i wsp. 2006, Sowa i Linkiewicz 2007]. Szczególnie dotkliwe mogą być zmiany związane z coraz powszechniej występującym niedoborem wody w glebie [Górski i Kuś 2003, Szwejkowski i wsp. 2008]. Przeciwdziałanie stresom jest jednym z głównych sposobów zapewnienia stabilizacji plonów w produkcji roślinnej na wysokim poziomie. Cel ten może zostać zrealizowany przy ścisłym współdziałaniu hodowców roślin i biotechnologów z jednej strony, a z drugiej fizjologów, biochemików i rolników.

Zwiększenie plonów roślin uprawnych w latach 60., w dobie „Zielonej rewolucji” zostało osiągnięte głównie za sprawą wprowadzenia wydajniejszych odmian oraz dzięki rozwojowi agrotechniki, a zwłaszcza z powodu znacznego wzrostu ilości stosowanych nawozów mineralnych w uprawach roślin. Według niektórych danych potencjał plonotwórczy aktualnie uprawianych odmian podstawowych gatunków roślin uprawnych często nie jest wykorzystywany nawet w połowie. Anioł i wsp. [2008] twierdzą, że różnica pomiędzy plonem potencjalnym aktualnie uprawianych odmian roślin uprawnych w optymalnych warunkach a plonem realnym (obniżonym przez choroby, szkodniki, niekorzystne warunki środowiska itp.) sięga nawet 70%. Z gospodarczego punktu widzenia za celowe należy uznać wszystkie zabiegi zmierzające do zwiększenia i poprawy stabilności plonowania roślin. Podstawę w tych działaniach stanowią metody hodowlane, których celem jest utrwalenie korzystnych zmian dotyczących wzrostu produktywności roślin i ich odporności na czynniki stresowe [Podlaski 2007]. Niemniej oprócz postępu biologicznego należy dążyć do wykorzystania w praktyce rolniczej substancji biologicznie czynnych wspomagających odporność roślin na niesprzyjające czynniki środowiska.

Obecnie przed rolnictwem, szczególnie wobec zmian klimatu, stoją wyzwania, które zmuszają przede wszystkim do poszukiwania przedsięwzięć zmierzających do ograniczenia negatywnych skutków przewidywanych zmian.

Coraz częściej stosowane są metody, w których nasiona przed wysiewem poddawane są różnym zabiegom, dzięki którym dochodzi do przyspieszenia wzrostu i rozwoju roślin oraz zwiększenia ich tolerancji na niekorzystne czynniki środowiska zarówno natury abio-

tycznej, jak i biotycznej. Wykorzystywane są w tym celu różne zabiegi: hydratacyjne kondycjonowanie (pęcznienie nasion i ich suszenie powtarzane wielokrotnie), wysiew nasion podkiełkowanych, biostymulacja laserowa, moczenie w roztworach regulatorów wzrostu bądź innych substancji odznaczających się stymulacyjnym wpływem na kiełkowanie nasion i wzrost siewek [Pabis 2000].

W celu podniesienia tolerancji roślin na niesprzyjające czynniki stosowane są również zabiegi z użyciem substancji wspomagających rośliny w trakcie wegetacji [Ananieva i wsp. 2002, Bergmann i wsp. 2002, Agarwal i wsp. 2005a, El-Tayeb 2005, Al-Khateeb 2006, Arfan i wsp. 2007, Khan i Sarvajeet 2007]. W zabiegach mających na celu zwiększenia potencjału plonotwórczego roślin uprawnych coraz powszechniej używane są środki pochodzenia roślinnego. Wykorzystywane są w tym celu substancje o działaniu antystresowym, do których zaliczyć można regulatory wzrostu, biostymulatory oraz inne substancje biologicznie aktywne, zwykle naturalnie występujące w roślinach w niewielkich ilościach.

Coraz częściej daje się także zauważyć używanie w praktyce rolniczej biopreparatów, w skład których wchodzi efektywne mikroorganizmy [Piskier 2006]. Od ponad 20 lat badane są również efekty biologiczne stosowania produktów pochodzących z alg. Badania nad mechanizmem działania homogenatów uzyskiwanych z brunatnic wskazują, że działają one jako fizjoaktywatory, które zwiększają aktywność niektórych enzymów oraz korzystnie wpływają na odżywianie roślin [Dobrzański i wsp. 2008, Joubert i Lefranc 2008].

W ostatnich latach można także dostrzec widoczny postęp w zakresie wykorzystania osiągnięć inżynierii genetycznej. Modyfikacje roślin polegają przede wszystkim na wprowadzeniu lub usunięciu z nich określonych genów. Transgeniczne rośliny uzyskuje się przez wprowadzenie obcego DNA do protoplastów komórek lub za pośrednictwem infekujących roślinę bakterii. Modyfikacje mają między innymi na celu zwiększenie tolerancji na stres abiotyczny (głównie zmiany klimatyczne). Modyfikacje te uzyskano poprzez zwiększenie w roślinach zawartości substancji osmotycznie czynnych – proliny, mannitolu, betainy czy mioinozytolu, które są naturalnie produkowane w obronie przed różnymi stresami [Sowa i Linkiewicz 2007].

Biorąc pod uwagę zmiany klimatyczne i wyzwania, przed którymi stoją kraje Unii Europejskiej, Komisja Europejska podkreśliła konieczność przygotowania konkretnych propozycji rozwiązań oraz znalezienia środków na finansowanie instrumentów, które stanowią będą odpowiedź na nowe wyzwania w polityce rolnej [Olecka i Sadowski 2008]. Strategiczne wytyczne UE dotyczą poprawy stanu środowiska naturalnego i terenów wiejskich oraz poprawy jakości życia na obszarach wiejskich, zdefiniowania grupy działań, jakie wynikają ze zmian klimatycznych, wsparcia energii odnawialnej, zarządzania zasobami wodnymi oraz bioróżnorodnością. Prawdopodobne krótko- i średnioterminowe rozwiązania będą dotyczyły m.in. wyboru gatunków i odmian roślin uprawnych lepiej dostosowanych do spodziewanej długości okresu wegetacyjnego i dostępności do wody, oraz bardziej odpornych na nowe warunki temperatury i wilgotności. W zakresie natomiast spodziewanych dłuższych okresów niedoboru wody istotne staną się bardziej efektywne przedsięwzięcia zmierzające do zwiększenia stopnia wykorzystania wody poprzez ograniczenie jej strat, poprawę praktyk nawadniania, recykling wody i jej magazynowanie. Ponadto duże wyzwania stoją również przed zastosowaniem istniejącej bioróżnorodności genetycznej roślin oraz nowych możliwości, które są oferowane przez nauki biotechnologiczne.

Jednym z gatunków roślin uprawnych, co do którego zainteresowanie rolników ciągle wzrasta z uwagi przede wszystkim na duże możliwości wykorzystania, jest kukurydza (*Zea mays* L.). Wraz z rozwojem powierzchni uprawy i wydajności kukurydzy narastają problemy związane z pokonywaniem stresów biotycznych i abiotycznych [Michalski wsp. 2008]. Znaczącą przeszkodą w osiąganiu wysokich plonów są warunki środowiska, zwłaszcza chłody i nierównomierne opady [Nieróbca i wsp. 2008]. Jedną z metod przeciwdziałania czynnikom stresowym może być stosowanie biostymulatorów [Słowiński 2004]. W Polsce, szczególnie w ostatnich latach, daje się zauważyć wzrost powierzchni uprawy kukurydzy z przeznaczeniem na ziarno. Nowe możliwości jej wykorzystania wiążą się z produkcją bioetanolu, czyli uprawy jako rośliny przemysłowej przeznaczonej do produkcji biopaliw.

2. PRZEGLĄD LITERATURY

2.1. Wpływ abiotycznych czynników stresowych na rośliny

Rośliny rosnące w naturalnych warunkach są narażone na wpływ niekorzystnych czynników, określanych jako stresy środowiskowe, do których należy zaliczyć m.in. ekstremalne temperatury, zarówno zbyt niskie, jak i zbyt wysokie, brak lub nadmiar wody, zasolenie albo brak soli mineralnych, nieodpowiednie promieniowanie. W warunkach stresu pojawiają się w roślinach zwykle mechanizmy obronne, dzięki którym wzrasta ich odporność na niekorzystne czynniki środowiska. Jednym z podstawowych warunków tolerancji roślin na niesprzyjające czynniki środowiska jest szybki odbiór sygnałów ze środowiska zewnętrznego i podejmowanie przez rośliny tzw. adaptacyjnych decyzji, uruchamiania lub modernizacji programów, nakreślających przebieg procesów życiowych. W dużym stopniu dotyczą one koordynacji pomiędzy produkcją substancji pokarmowych i ich dystrybucją w całym organizmie. Stresy prawie zawsze nie tylko ograniczają produkcję fotosyntetyczną, ale również narzucają konieczność uruchamiania energochłonnych procesów związanych z aklimatyzacją i adaptacją do niekorzystnych warunków środowiska [Starck 2010].

Adaptacja roślin do warunków stresowych następuje w wyniku zmian ewolucyjnych, może być także wynikiem prac hodowlanych lub celowych modyfikacji genetycznych. Tego typu przystosowania do zmiennych warunków otoczenia podlegają dziedziczeniu. Aklimatyzacja natomiast dotyczy sezonowego dostosowania się roślin do niekorzystnych warunków i polega na niedziedzicznych zmianach struktury i funkcji, które ograniczają ujemne skutki stresu [Starck i wsp. 1995]. W niekorzystnych warunkach zachodzi konieczność „adaptacyjnych zmian” w łańcuchu hierarchii potrzeb poszczególnych akceptorów, których zwiększona aktywność może zapobiec lub przynajmniej ograniczyć negatywne skutki stresu.

W warunkach klimatycznych naszego kraju jednym z ważniejszych czynników ograniczających plon roślin uprawnych jest stres wodny. Łagodny deficyt wody, spowodowany niewielką suszą, wywołuje w roślinach najczęściej zmiany biochemiczne, które umożliwiają przystosowanie do życia w zmienionych warunkach. Sygnałem o występowaniu deficytu wody może być obniżenie turgoru, zagęszczenie związków rozpuszczalnych w soku komórkowym, a także zmniejszenie objętości komórek. Powszechnie uznaje się, że pierwotnym miejscem odbioru sygnału o powstaniu deficytu wody w komórce są błony plazmatyczne. Łagodny deficyt wody przyczynia się do zmian w płynności lipidów, co stanowi sygnał inicjujący łańcuch zdarzeń prowadzących do ekspresji określonych genów odpowiedzialnych

za uruchomienie mechanizmów dostosowawczych [Hoekstra i wsp. 2001]. Dochodzi w tych warunkach do syntezy specyficznych białek, które według Munnsa [2002] mają charakter białek funkcjonalnych lub regulatorowych. Do białek funkcjonalnych zaliczyć należy hydrofilowe białka niskocząsteczkowe chroniące struktury komórkowe przed odwodnieniem: dehidryny, osmotynę, ubikwitynę, białka opiekuńcze – tzw. chaperony, enzymy odpowiedzialne za syntezę tzw. osmoprotektantów (prolina, betaina, glicyna, trehaloza, pinitol, mannitol), a także enzymy zapobiegające gromadzeniu się w komórce szkodliwych produktów metabolizmu, w tym aktywnych form tlenu: katalazy (CAT), dysmutazy ponadtlenkowej (SOD), peroksydazy askorbinianowej (APX) oraz reduktazy glutationowej (GR) [Bandurska 2001]. Białka regulatorowe pełnią funkcje czynników transkrypcyjnych, a także mogą uczestniczyć w szlakach przekazywania sygnałów, które indukują określone odpowiedzi. Łagodny deficyt wodny stymuluje z reguły aktywność jednych enzymów, np. klasy hydrolaz i oksydoreduktaz, a hamuje innych, np. aktywność syntetaz i transferaz. Wiele procesów życiowych roślin jest ściśle związanych z wodą, stąd w przypadku jej niedoboru u roślin dochodzi do ich zaburzenia. Zwykle w warunkach niedoboru wody w podłożu występują zakłócenia w gospodarce wodnej roślin, a ich efektem są m.in. ograniczenie transpiracji i zamykanie aparatów szparkowych. Według Jaing i wsp. [2009] w tych warunkach dochodzi również do funkcjonalnych i strukturalnych zmian w aparacie fotosyntetycznym, w efekcie ogranicza to wzrost i tym samym produktywność roślin. Reakcje roślin na stres wodny zależą w dużej mierze od ich odporności na suszę, jak również od warunków środowiskowych. Wzrost roślin w warunkach niedoboru wody ulega zahamowaniu, m.in. wskutek wysokiego ciśnienia osmotycznego w glebie, co może prowadzić nawet do wycofania się wody z roślin.

Jedną z najwcześniejszych odpowiedzi metabolicznych na deficyt wodny jest wzrost poziomu hormonów roślinnych, głównie kwasu abscysynowego (ABA), a także etylenu i kwasu jasmonowego. Określane są one mianem hormonów stresowych [Reddy i wsp. 2004a, Zhang i wsp. 2006, Korkmaz i wsp. 2007]. Ich wzrost stężenia może być wynikiem ekspresji określonych genów względnie inaktywacji enzymów katalizujących ich degradację. Rola fitohormonów polega na indukcji ekspresji genów oraz aktywacji enzymów odpowiedzialnych za uruchomienie mechanizmów przystosowawczych. Najistotniejszą i najlepiej poznaną rolę w warunkach niedoboru wody w roślinach pełni kwas abscysynowy (ABA). Jest on jednym z pierwszych związków o charakterze sygnału chemicznego wskazującym na występowanie niedoboru wody w roślinach [Wilkinson i Davies 2002]. Jego ilość zwiększa się zarówno w korzeniach, jak i w liściach, gdzie indukuje szereg zmian prowadzących do zamykania aparatów szparkowych i ograniczenia transpiracji. U roślin w warunkach suszy [Sakhabutdinova i wsp. 2003, Zhang i wsp. 2006, Wang i wsp. 2008] zwiększa się ilość ABA, natomiast spada zawartość innych regulatorów wzrostu, np. auksyn, giberelin i cytokinin. ABA odpowiedzialny jest za aktywność enzymów uczestniczących w syntezie związków ochronnych, tzw. substancji kompatybilnych, które chronią struktury komórkowe przed skutkami odwodnienia (prolina, betaina, glicyna). Związki te są akumulowane w cytozolu. Oprócz ABA również etylen i kwas jasmonowy indukują w cytozolu syntezę białek ochronnych. Największą wrażliwość na deficyt wody wykazuje proces elongacji komórek. Deficyt wody ogranicza powiększanie się komórek, utrudniając pobieranie wody. Może on również wpływać na ten proces na poziomie metabolicznym, hamując aktywność białek odpowiedzialnych za zwiększenie elastyczności ściany komórkowej.

Na skutek drastycznego niedoboru wody w glebie (gwałtowna susza) dochodzi zwykle do wielu niekorzystnych zmian zarówno strukturalnych, jak i funkcjonalnych na poziomie komórkowym. Występują zmiany w selektywności błon plazmatycznych, dochodzi do hamowania aktywności enzymów, a w konsekwencji do utraty kompartmentacji komórek i zakłócenia przebiegu procesów metabolicznych [Farooq i wsp. 2008]. Wzrost przepuszczalności błon jest spowodowany degradacją białek oraz lipidów, która jest konsekwencją zwiększonego poziomu reaktywnych form tlenu i występowania stresu oksydacyjnego [Jiang i Zhang 2002, Wang i wsp. 2008]. W tych warunkach uszkodzeniom ulegać mogą chloroplasty. W wyniku występowania reaktywnych form tlenu dochodzi do nadmiaru siły asymilacyjnej (NADPH), na skutek ograniczenia asymilacji CO₂, która jest spowodowana hamowaniem aktywności karboksylazy rybulozo-1,5 bisfosforanu oraz zamykaniem aparatów szparkowych. Znacznym zakłóceniom może ulegać również gospodarka azotowa. Okoliczności te powodują hamowanie aktywności reduktazy azotanowej, a więc asymilacji azotu mineralnego. Często dochodzi także do ograniczenia aktywności innych enzymów oraz uszkodzenia trzeciorzędowej struktury białek i hydrolizy białek zapasowych oraz konstytutywnych [Nemeth i wsp. 2002].

Jednym z największych i rosnących problemów rolnictwa staje się zasolenie, zwłaszcza przy nawadnianiu roślin uprawnych, w szczególności zbóż i ryżu. Zdaniem Flowersa [2004] przyjmuje się, że zjawisko to dotyczy prawie 40% powierzchni Ziemi i stanowi poważny problem dla rozwoju rolnictwa. Zasolenie polega na występowaniu w glebie w dużych ilościach rozpuszczalnych w wodzie soli. Najczęściej są to sole potasu (K⁺), magnezu (Mg²⁺), wapnia (Ca²⁺), sodu (Na⁺) oraz chloru (Cl⁻), a także siarczany (SO₄²⁻) i węglany (CO₃²⁻). Sole rozpuszczają się i przemieszczają wraz z wodą. Podczas parowania wody sole pozostają w glebie. Zasolenie może mieć charakter pierwotny lub wtórny. Pierwotne zasolenie polega na akumulacji soli w wyniku naturalnych procesów, które wynikają z wysokiej zawartości soli w materiale macierzystym gleby albo w wodzie gruntowej. Natomiast wtórne zasolenie jest efektem działalności człowieka, do którego dochodzi w wyniku stosowania nieodpowiednich praktyk nawadniania z wykorzystaniem wody o wysokiej zawartości soli lub niedostatecznego odwodnienia gleby.

Zasolenie prowadzi do ograniczenia wzrostu roślin, które wynika najczęściej z zaburzeń w pobieraniu składników pokarmowych, stresu osmotycznego oraz toksyczności jonów [Greenway i Munns 1980]. Zjawisko to występuje najczęściej w klimacie suchym, gdy woda gruntowa na tych terenach ulega podsiąkowi, wówczas sole gromadzą się w wierzchnich warstwach gleby. W klimacie umiarkowanym gleby zasolone tworzą się najczęściej z udziałem słonych źródeł. W naturalnych warunkach zasolenie ma niekorzystny wpływ na większość roślin, co prowadzi do ograniczenia ich wzrostu i rozwoju. Rośliny w różny sposób reagują na zasolenie. Ich reakcja zależy od gatunku i odmiany, a także od fazy wzrostu. Rośliny młode są bardziej wrażliwe na stres niż rośliny starsze. Odporność roślin zależy w dużym stopniu od wilgotności gleby. Okresy suszy przyczyniają się w dużym stopniu do wystąpienia niekorzystnych zjawisk w przebiegu procesów metabolicznych w roślinach [Zhu 2001]. Ich przejawem są zaburzenia w morfologii oraz w przebiegu podstawowych procesów fizjologiczno-biochemicznych, takich jak fotosynteza i oddychanie. Przekroczenie poziomu tolerowanego przez rośliny w efekcie nagromadzenia soli w korzeniach i pędach prowadzi do zmian we właściwościach błon, zaburzeń w gospodarce wodnej roślin i ograniczenia transpiracji. O niekorzystnym wpływie zasolenia na rośliny decydują głównie dwa

mechanizmy. Pierwszy to toksyczne oddziaływanie poszczególnych jonów na roślinę, drugi natomiast to przekroczenie granicy tolerancji roślin na sumaryczne stężenie soli, którego konsekwencją jest ograniczenie pobierania wody przez rośliny. Drugi mechanizm jest mniej szkodliwy, gdyż większemu stężeniu jonów w środowisku odżywczym towarzyszy intensywniejsze ich pobieranie przez rośliny, co powoduje spadek potencjału wodnego w korzeniach, a co za tym idzie, stymulację pobierania wody przez rośliny (regulacja osmotyczna). Ograniczenie wzrostu roślin w dużym stopniu wynika ze zmniejszonej absorpcji wody [Mer i wsp. 2000]. W warunkach zasolenia może dochodzić również do występowania antagonizmów pomiędzy jonami. Wysoka koncentracja niektórych jonów np. Na^+ lub Cl^- prowadzi do ich nagromadzenia w komórkach roślin [Mer i wsp. 2000]. Wzrost poziomu szkodliwych jonów w roślinie może powodować zahamowanie pobierania innych jonów oraz ich transportu do części nadziemnej. Martinez i Creda [1989] uważają, że jony Na^+ i Cl^- obecne w liściach mogą ograniczać transport jonów azotanowych z wakuoli do cytoplazmy. Pod wpływem zasolenia duże ilości jonów akumulują się w starszych liściach i właśnie na nich można obserwować pierwsze skutki stresu solnego. Liście zazwyczaj zmieniają barwę, brzegi blaszki liściowej brunatnieją i zasychają, natomiast w środkowej części liść pozostaje zielony.

Jednym z mechanizmów odpowiedzialnych za odporność roślin na stres solny jest unikanie stresu. Hasegawa i wsp. [2000] uważają, że komórki roślinne mogą unikać wysokiej koncentracji jonów. Mechanizm unikania zasolenia to przede wszystkim wykluczenie pobierania jonów przez korzenie, absorpcja przez komórki parenchymatyczne ksylemu, racjonalne dzielenie się jonami między rosnącymi i nierosnącymi organami roślin. U roślin odpornych na stres (halofity) szkodliwe jony akumulowane są w specjalnych gruczołach solnych. Komórki, które zmagają się z zasoleniem, wytwarzają specyficzne białka adaptacyjne. Regulacja transportu soli może odbywać się w plazmolemie epidermy komórek korzenia, tonoplaście komórek korzenia i pędu (transport do wakuoli i sekwestracja jonów), plazmolemie komórek parenchymatycznych ksylemu, gdzie zachodzi rozdział jonów między komórki korzenia oraz pędu, tonoplaście i plazmolemie gruczołów solnych, które umożliwiają wydzielanie soli na zewnątrz.

Nadmierne zasolenie środowiska spowodowane najczęściej wysokim stężeniem chlorku sodu prowadzi do zaburzeń w pobieraniu wody na skutek jej niskiego potencjału w glebie i trudności w jej pobieraniu przez rośliny. W wyniku ograniczenia pobierania wody przez rośliny zmniejsza się ich turgor, co prowadzi do ograniczenia wzrostu elongacyjnego. Zahamowanie wzrostu korzeni jest dodatkową przyczyną ograniczonego pobierania wody [Borsani i wsp. 2001]. Dodatkowy stres wynika ze szkodliwego wpływu zarówno jonów Na^+ , jak i Cl^- . Zdaniem Zhu [2001] nadmiar zwłaszcza jonów Na^+ prowadzi do zakłóceń w gospodarce jonowej roślin i ograniczonego pobierania innych jonów (NO_3^- , K^+ , Ca^{2+}). Nieodpowiedni z kolei stosunek jonów Na^+/K^+ wpływa niekorzystnie na aktywność niektórych enzymów oraz hamuje syntezę białek. Nadmiar sodu może też prowadzić do deficytu wapnia w roślinie oraz zmian w przepuszczalności błon przez wypieranie z błon jonów Ca^{2+} . Poprzez oddziaływanie jonów soli z cząsteczkami wody dochodzi do zmiany stanu fizycznego wody oraz zmian w jej oddziaływaniu z białkami i błonami w komórce. Według Serrano i Rodriguez-Navarro [2001] mogą to być oddziaływania kosmotropowe lub chaotropowe. W przypadku oddziaływań kosmotropowych zmniejsza się powierzchnia kontaktu między cząsteczkami wody a fosfolipidami błon, co sprzyja przejściu fazowemu błon w odwodnio-

nych komórkach. Oddziaływania chaotropowe są przyczyną destabilizacji białek, sprzyjają powstawaniu w błonach struktury micelarnej zamiast warstwowej.

Do negatywnych skutków zasolenia należy zaliczyć: akumulację i toksyczny wpływ jonów, naruszenie równowagi jonowej, dysfunkcję błon plazmatycznych, zakłócenia oraz zmiany metabolizmu i aktywności enzymów, zakłócenia w gospodarce wodnej, generację stresu oksydacyjnego, ograniczenie wzrostu i rozwoju, obumieranie organów oraz całych roślin [Serrano i Rodriguez-Navarro 2001, Zhu 2001, Sacała i wsp. 2005, Chaves i wsp. 2009]. Odporność roślin na stres solny polega na usuwaniu nadmiaru soli albo na tolerowaniu toksycznych i osmotycznych skutków zwiększonego stężenia jonów. W przypadku mechanizmów opartych na tolerowaniu nadmiaru soli dochodzi do syntezy substancji kompatybilnych, takich jak niektóre aminokwasy (glicyna, prolina, alanina, glutamina), aminy (betaina), cukry i poliole (mannitol, sorbitol) oraz do syntezy specyficznych białek stresu solnego. Substancje kompatybilne chronią strukturę białek i błon przed nadmiarem soli w komórce. Mechanizmy obronne polegają najczęściej na usuwaniu nadmiaru sodu z cytozolu do wakuoli i gromadzeniu w cytozolu rozpuszczalnych związków organicznych, takich jak prolina, glicyna, sacharoza itp. Podobnie jak w przypadku innych stresów przy zasoleniu dochodzi do wzmożonej syntezy specyficznych białek, które zwiększają odporność roślin na zasolenie. Induktorem syntezy tych białek jest kwas ABA. Zasolenie prowadzi do zwiększonej ilości tego kwasu w liściach, do których najprawdopodobniej trafia z korzeni [Agarwal i wsp. 2005a].

Stres temperaturowy dotyczy zarówno wpływu niskich temperatur na wzrost i rozwój roślin, jak i zbyt wysokich. Występowanie wysokich temperatur w zakresie 5–10°C powyżej temperatury optymalnej prowadzi do wzrostu zużycia węgla poprzez zwiększenie oddychania i uszkodzenie aparatu fotosyntetycznego, enzymów, błon plazmatycznych oraz kwasów nukleinowych [Georgieva 1999]. Gdy rośliny narażone są na wysokie temperatury powietrza, utrzymanie płynności błon komórkowych jest jednym z ważniejszych mechanizmów decydujących o minimalizacji strat związanych z tym stresem [Samala i wsp. 1998]. Wpływ jonów na skutek zaburzenia funkcjonalnego błon plazmatycznych może być również jednym z najbardziej szkodliwych skutków dla roślin narażonych na działanie wysokich temperatur powietrza. Zwiększony wyciek elektrolitu wskutek uszkodzenia błon komórkowych może w znacznym stopniu zakłócać sygnalizację procesów i prowadzić do odwodnienia i śmierci komórek [Nilsen i Orcutt 1996]. Stres cieplny wpływa negatywnie i zakłóca wiele procesów związanych z fotosyntezą. Zakłócenia mogą dotyczyć przepływu elektronów, a także funkcjonowania enzymu Rubisko (karboksylazy/oksygenazy rybulozo-1,5 bisfosforanu), który jest kluczowym enzymem w procesie asymilacji CO₂. Stres cieplny może również powodować zakłócenia w procesie fosforylacji fotosyntetycznej [Mohanty i wsp. 2002].

Niskie temperatury przyczyniają się do występowania uszkodzeń u roślin określanych jako chłodowe lub mrozowe – zależnie od zakresu niskich temperatur wpływających na rośliny. Rodzaje uszkodzeń, a także ich zakres zależą od spadku temperatury oraz czasu jej trwania, również szybkości obniżania. Pod wpływem chłodu dochodzi w pierwszym rzędzie do zaburzenia w krążeniu cytoplazmy, przebiegu procesu fotosyntezy oraz funkcjonowania tylakoidów w chloroplastach. Do najbardziej wrażliwych struktur komórkowych na niskie temperatury należy błona tylakoidów, a uszkodzeniu ulega przede wszystkim fotosystem PS II [Kacperska 1998]. Pod wpływem niskiej temperatury dochodzi do przejścia fazowego błon: ze struktury płynno-krystalicznej powstaje struktura żelu (krystaliczna). Skutki przej-

ścia fazowego dotyczą między innymi zwiększonej przepuszczalności błon, ograniczeń w selektywnym transporcie przez błony, zwiększonej energii aktywacji enzymów błonowych, aktywacji enzymów proteolitycznych. Prowadzi to do ograniczenia podstawowych procesów metabolicznych, jakimi są fotosynteza i oddychanie, oraz wycieku jonów i zakłócenia transportu aktywnego substancji przez błony.

Odporność roślin na niskie temperatury zależy w dużej mierze od aklimatyzacji – czyli nabywania tolerancji na działanie niskiej temperatury w wyniku wcześniejszej ekspozycji na niską temperaturę. Wśród czynników zaangażowanych w ochronę przed skutkami niskiej temperatury należy wymienić białka wpływające na właściwości błon, akumulację osmoprotektantów oraz białka opiekuńcze. Aklimatyzacja roślin do warunków chłodu przebiega pod kontrolą hormonów, a przede wszystkim ABA, etylenu i cytokinin. Szczególną rolę w tym procesie pełni ABA. Uczestniczy on w selektywnej ekspresji genów tzw. ABRE (*ABA response elements*), wpływa na regulację funkcjonowania aparatów szparkowych, stymuluje syntezę niektórych składników ściany komórkowej oraz osmoprotektantów. Konsekwencją wpływu niskiej temperatury na rośliny są również zmiany stężenia jonów wapnia w cytozolu. Wzrost ich stężenia w wyniku nagłej depolaryzacji błony i otwierania kanałów wapniowych w plazmolemie prowadzi między innymi do zakłócenia w funkcjonowaniu aparatów szparkowych, przez co transpiracja przeważa nad pobieraniem wody i roślina szybko więdnie. W trakcie procesu aklimatyzacji dochodzi do zmian składu lipidów błonowych, które zapobiegają ograniczeniu płynności błon. W ograniczeniu płynności błon odgrywają również istotną rolę białka z grupy lektyn wykazujące powinowactwo do cukrów, które łączą z się galaktolipidami występującymi w błonach chloroplastów. Wzrostowi tolerancji roślin na niskie temperatury towarzyszą również zmiany adaptacyjne związane z akumulacją cukrów [Kmieć i wsp. 2005]. Większa zawartość, zwłaszcza cukrów, w komórkach może ograniczać odwodnienie komórek przy działaniu niskich (mrozowych) temperatur. Innym mechanizmem, który leży u podstaw zwiększonej odporności roślin na niskie temperatury, jest zwiększona synteza specyficznych białek LEA [Fowler i Thomashow 2002].

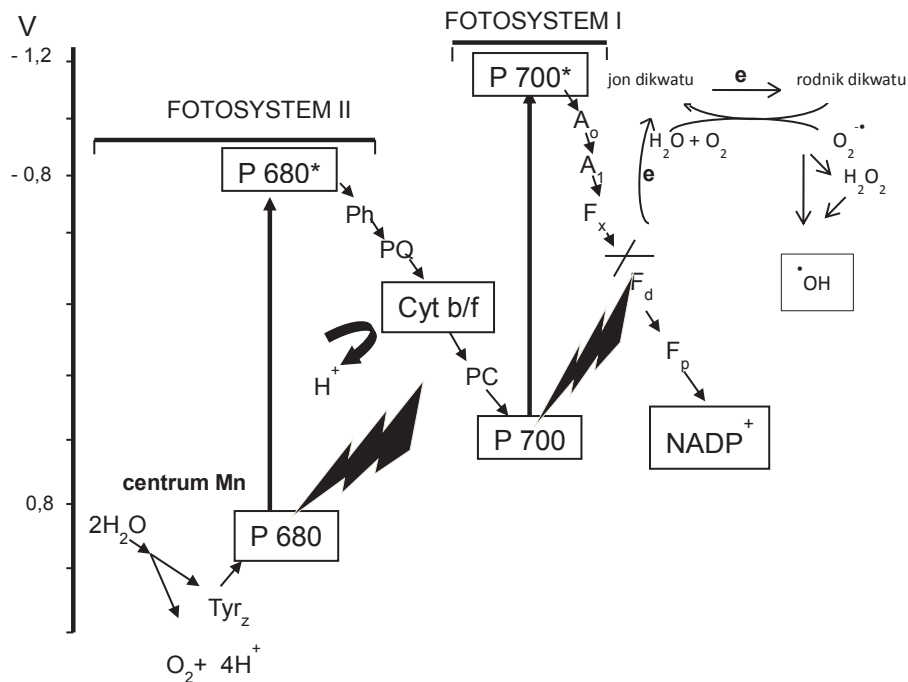
Podstawowym warunkiem uzyskania wysokich i dobrej jakości plonów jest odpowiednie zaopatrzenie roślin w składniki pokarmowe. Niedobór określonego składnika wywołuje szereg zaburzeń w metabolizmie roślin i uniemożliwia wykorzystanie pełnego potencjału plonowania. Niedobory składników mineralnych, podobnie jak i inne niekorzystne czynniki środowiska, często w pierwszym rzędzie powodują zaburzenia stabilności błon plazmatycznych, co prowadzi m.in. do zmian w ich selektywnej przepuszczalności dla jonów i związków organicznych wytworzonych w procesie fotosyntezy. Spośród pierwiastków pokarmowych uważanych za niezbędne do prawidłowego przebiegu procesów wzrostu i rozwoju roślin najważniejszym jest azot. Wielkość plonu roślin jest uzależniona w dużym stopniu od sprawnego przebiegu procesu fotosyntezy oraz dystrybucji asymilatów, w których kluczową rolę odgrywa zaopatrzenie roślin w azot. W komórkach liści duża część azotu zlokalizowana jest w chloroplastach. Błony tylakoidów zawierają około 25% zgromadzonego azotu w liściu, a jego niedobór prowadzi m.in. do zmian w ich strukturze i funkcjonowaniu [Makino i Osmond 1991]. W tych warunkach dochodzi do przyspieszonego starzenia chloroplastów, w efekcie następuje destrukcja systemu tylakoidów. Maleje również poziom jednego z podstawowych białek enzymatycznych – Rubisko. Zahamowanie syntezy białek oraz chlorofilu prowadzi do tworzenia chloroplastów o niskiej wydajności fotosyntetycznej. Zdaniem Zhao i wsp. [2005] niedobór azotu powoduje spadek przewodności szparkowej

w liściach roślin, co w konsekwencji może pogłębiać ograniczenie intensywności fotosyntezy. Deficyt azotu w podłożu może również wpływać na równowagę hormonalną roślin. W warunkach niedoboru azotu obserwowano także zmiany stosunku kwasów tłuszczowych nasyconych do nienasyconych w lipidach komórek korzeni, które generowały aktywność pomp jonowych, w efekcie w korzeniach roślin obserwowano stymulację aktywności ATP-az wówczas, gdy wzrastała ilość nasyconych kwasów tłuszczowych w fosfolipidach błon [Sattelmacher i wsp. 1990].

Azot jest pierwiastkiem bardzo silnie wpływającym na wzrost i plonowanie roślin [Starck 2008]. Stosując nawożenie azotem, można znacznie zwiększyć wysokość plonów, a na podstawie wyglądu roślin określić stopień ich zaopatrzenia w ten składnik pokarmowy. Pod wpływem azotu zmienia się zawartość składników mineralnych oraz wytworzonych połączeń organicznych. Niektóre z nich korzystnie zmieniają jakość plonów, inne – pogarszają. Azot jest składnikiem aminokwasów, które są jednostką budulcową białek. Białka pełnią różnorodne funkcje w organizmie roślinnym. Są np. składnikiem błon cytoplazmatycznych. Białka funkcjonalne to enzymy, bez nich żadna reakcja biochemiczna nie będzie przebiegała prawidłowo. Wzrost wegetatywny polega głównie na powstawaniu i wzroście nowych liści, łodyg i korzeni. Tkanka merystematyczna odznacza się niezwykle aktywnym metabolizmem białkowym, dlatego też asymilaty dostarczone do merystemów zużywane są przede wszystkim do syntezy kwasów nukleinowych i białek. Dobre zaopatrzenie roślin w azot powoduje często wzrost zawartości karotenu [Vouillot i wsp. 1996]. Efekty nawożenia azotem są szczególnie widoczne przy odpowiednim zaopatrzeniu roślin w wodę [Wyszyński i wsp. 2002].

Wiele badań wykazało, że niedobór azotu znacznie obniża zdolność roślin do asymilacji CO₂. Związane jest to nie tylko ze zmniejszeniem zawartości i aktywności enzymu Rubisko, ale również ze zmniejszeniem syntezy innych enzymów cyklu Calvina. Zdaniem Zhao i wsp. [2005] niedobór azotu indukuje nieodwracalne zmiany w PS II. Niedobór azotu ujawnia się u roślin stosunkowo szybko, u siewek kukurydzy już po 6 dniach obserwowano spadek produkcji biomasy oraz zawartości chlorofili w liściach [Starck 2008].

Na procesy fizjologiczne zachodzące w roślinach uprawnych znaczny wpływ mogą wywierać również herbicydy. Są to związki fitotoksyczne, używane do niszczenia niepożądananej roślinności, czyli chwastów. W obrębie tej grupy środków ochrony roślin jedną z nich stanowią herbicydy dipirydylowe. Działają one na rośliny zarówno systemicznie, jak i kontaktowo. W procesie fotosyntezy przechwytyują elektrony wysyłane przez chlorofil pod wpływem światła i ulegają przez to redukcji do tzw. wolnych rodników, które z kolei utleniają się tlenem atmosferycznym. W wyniku tych procesów dochodzi do powstawania wysoce toksycznych nadtlenków. Szybkie uszkodzenia roślin pod wpływem tych herbicydów są następstwem całkowitej dezorganizacji struktury i funkcji komórek z powodu oddziaływania toksycznych nadtlenków. Jednym z bardziej znanych preparatów tej grupy jest herbicyd Reglone. Jego substancją aktywną jest dikwat. Jest to preparat dolistny i kontaktowy, zaliczany do III klasy toksyczności. W środowisku wodnym ulega dysocjacji na jony, dzięki czemu łatwiej wnika do rośliny [Foyer i wsp. 1994]. Związek ten ma strukturę heterocykliczną. Część cząsteczki herbicydu dipirydylowego zbudowana jest z dwóch pierścieni pirydynowych. Według Ekmekci i Terzioglu [2005] szybkie fitotoksyczne działanie herbicydów dipirydylowych uwarunkowane jest obecnością układu chloroplastów, światła i tlenu molekularnego. Niszczą one struktury membranowe, wywołują duże zmiany morfologiczne i ultrastrukturalne oraz powodują szybkie wysychanie (desykację) roślin.



Schemat fotosyntetycznego łańcucha transportu elektronów z zaznaczeniem miejsca działania herbicydów dipirydylowych.

Skróty: Tyr_z – przenośnik tyrozynowy, P 680 i P 700 – formy chlorofilu a w centrum reakcji fotosystemów I i II, gwiazdka – stan wzbudzenia, Ph – feofityna, PQ – plastochinon, cytb/f – kompleks cytochromów b i f, PC – plastocyjanina, A₀ – monomer chlorofilu a, A₁ – witamina K₁, F_x – centra żelazowo-siarkowe, F_d – ferredoksyna, F_p – reduktaza ferredoksyny, NADP⁺ – forma utleniona fosforanu nukleotydu nikotynoamidoadeninowego (wg: Woźnica, 2008 – zmodyfikowane).

Scheme of photosynthetic electron transport chain with indication of the site of bipirydył herbicides action.

Abbreviations: Tyr_z – tyrosine transporter, P 680 and P 700 – forms of chlorophyll a in the reaction center of photosystem I and II, the asterisk – the state of excitation, Ph – pheophytin, PQ – plastoquinone, cytb/f – a complex of cytochromes b and f, PC – plastocyanin, A₀ – monomeric chlorophyll a, A₁ – vitamin K₁, F_x – iron-sulfur centers, F_d – ferredoxin, F_p – ferredoxin reductase, NADP⁺ – phosphate oxidized form of nicotinamide nucleotide (by: Woźnica, 2008 – modified).

Herbicydy dipirydyłowe po przejściu elektronu z fotosystemu I przechodzą w formę zredukowaną i łatwo ulegają przekształceniu w wolne rodniki. Zredukowana forma herbicydu reaguje także z tlenem, w wyniku czego powstaje anionorodnik nadtlenkowy (O₂^{•-}), który w części może zostać przekształcony do nadtlenu wodoru (H₂O₂). Anionorodnik nadtlenkowy i nadtlenek wodoru doprowadzają do wytworzenia wysoce szkodliwego rodnika hydroksylowego (•OH). Rodnik ten w warunkach sprzyjających procesowi fotosyntezy wywołuje destrukcję lipidów błon komórkowych, zwłaszcza błon chloroplastów [Fuerst i Vaughn 1990, Sherman i wsp. 1991, Lascano i wsp. 2003, Kuk i wsp. 2006, Woźnica 2008].

Wspólną cechą różnych niekorzystnych czynników środowiska wpływających na rośliny jest występowanie stresu oksydacyjnego wskutek tworzenia się w komórkach roślin

reaktywnych form tlenu (RFT): nadtlenu wodoru (H_2O_2), rodnika hydroksylowego (OH), rodnika ponadtlenkowego ($O_2^{\cdot-}$), tlenu w stanie singletowym (O). Do negatywnych oddziaływań reaktywnych form tlenu należą: peroksydacja lipidów, hamowanie fotosyntezy poprzez inaktywację grup tiolowych enzymu Rubisko, hamowanie aktywności fotosystemów i transportu elektronów oraz zmian struktury tylakoidów, uszkodzenia kwasów nukleinowych – zasad azotowych, reszt cukrowych lub wiązań fosfodiestrowych, uszkodzenia oksydacyjne białek i metaloprotein, rozrywanie wiązań glikozydowych, zubożenie puli antyoksydantów, zwłaszcza glutationu [Foyer i wsp. 1994, Bennicelli 2002, Mittler 2002, Panda 2003, Turrens 2003, Bączek-Kwinta i wsp. 2005]. Ich usuwanie odbywa się za pośrednictwem tzw. zmiataczy wolnych rodników, do których należą: glutation, askorbinian, tokoferol, karotenoidy, antocyjany oraz za pośrednictwem enzymów: katalazy, peroksydazy askorbinianowej, reduktazy dehydroaskorbinianowej, reduktazy glutationowej i dysmutazy ponadtlenkowej. Za najważniejszy enzym systemu antyoksydacyjnego u roślin uważana jest dysmutaza ponadtlenkowa, która katalizuje przemianę rodnika ponadtlenkowego do nadtlenu wodoru [Agarwal i wsp. 2005b, Mittler 2006]. Nadekspresja genów, których produkty biorą udział w syntezie enzymów antyoksydacyjnych oraz substancji zaliczanych do nieenzymatycznego systemu antyoksydacyjnego, wiąże się ze zwiększoną odpornością roślin na stresy środowiskowe [Pastori i wsp. 2000].

2.2. Substancje biologicznie czynne wpływające na odporność roślin

Wśród substancji wykazujących biologiczną aktywność można wyróżnić zarówno substancje naturalnie występujące w roślinach, jak i związki syntetyczne. Stanowią one dużą grupę związków, które obejmują regulatory wzrostu i rozwoju, tzw. biostymulatory oraz substancje, których chociaż obecnie nie można przypisać do żadnej z tych grup, to występują w roślinach i wpływają na szereg ich procesów fizjologicznych. W obrębie substancji wykazujących aktywność biologiczną ciekawą grupę związków stanowią preparaty o działaniu antystresowym na rośliny. Substancje te zwykle zwiększają odporność roślin zarówno na biotyczne, jak i abiotyczne niesprzyjające czynniki środowiska. Terminologia dotycząca nazewnictwa i podziału substancji biologicznie czynnych nie do końca jest sprecyzowana.

Według Michalskiego [2008] najczęściej wyróżnia się następujące grupy substancji, których działanie stymuluje rozwój i procesy życiowe roślin:

1. Fitohormony (auksyny, gibereliny, cytokininy, kwas abscysynowy, etylen) – naturalne regulatory wzrostu i rozwoju oraz odpowiadające im substancje syntetyczne;
2. Bioregulatory – specyficzne substancje pochodzenia roślinnego, np. fenole, kwas salicylowy, brasinosteroidy itp.;
3. Biostymulatory (inaczej: stymulatory wzrostu; fitostymulatory). Nie biorą bezpośredniego udziału w regulacji procesów, lecz oddziałując na metabolizm, wspomagają i stymulują procesy życiowe;
4. Organizmy antagonistyczne (grzyby, bakterie) – zastosowane na roślinę lub glebę zmieniają zakres występujących gatunków, ograniczając występowanie grzybów patogenicznych lub zwiększając tempo procesów biologicznego rozkładu;

5. Substancje o działaniu pośrednim (polepszacze) – działające na rośliny poprzez wpływ na środowisko glebowe i jego poprawę.

Przedstawione substancje w zależności od sposobu działania zaliczane są zwykle do środków ochrony roślin względnie nawozów. W świetle przepisów polskiej Ustawy o ochronie roślin środki, które wpływają na procesy życiowe roślin w inny sposób niż składnik pokarmowy, w tym regulatory wzrostu, zaliczane są do środków ochrony roślin, w grupie: regulatory wzrostu roślin. Zalicza się więc do nich większość substancji z wymienionych wyżej grup [Michalski 2008]. Ponieważ działanie fitohormonów, bioregulatorów i innych substancji nie zaliczanych do ww. grup wpływa w ostatecznym rozrachunku na stymulację wzrostu i rozwoju roślin oraz ich produktywność, często dla całej tej grupy używa się określenia biostymulatory. Zhang i wsp. [2003] uważają, że substancje te można podzielić ze względu na źródło pochodzenia na trzy główne grupy: substancje humusowe, wyciągi z alg zawierające fitohormony (głównie auksyny i cytokininy) oraz biostymulatory zawierające aminokwasy.

Jednym z głównych zadań regulatorów wzrostu i rozwoju roślin oraz biostymulatorów jest ochrona roślin przed stresem, jak też ułatwianie im regeneracji i odzyskania wigoru po wystąpieniu niekorzystnych warunków [Matysiak i Adamczewski 2009]. Większość roślin potrafi obronić się i zwalczyć przynajmniej częściowo wpływ czynnika niekorzystnie oddziałującego na organizm. Często jednak reakcja obronna przychodzi zbyt późno, a poniesione straty są nie do odrobienia. Wsparcie roślin poprzez zastosowanie odpowiednich środków wzmacniających staje się w tych warunkach jednym ze sposobów podniesienia ich odporności na stres. Przykładem tego typu działań jest m.in. wywołanie u roślin tzw. indukowanej odporności nabytej (SAR). W naturalnych warunkach pojawia się ona u roślin w wyniku działania patogenów [Bi i wsp. 1995, Waddington i wsp. 2000, Metraux 2001, Clark i wsp. 2002, Silverman i wsp. 2005b]. Reakcji tej towarzyszy akumulacja określonych białek PR, które wpływają na metabolizm rośliny i zwykle przyczyniają się do wzrostu odporności na dany czynnik. Biostymulator zastosowany w czasie, gdy rośliny są jeszcze zdrowe, powinien tak zmienić metabolizm, aby stała się ona silniejsza i odporniejsza na atak patogenu czy innego czynnika stresowego. Ochronne działanie ekstraktów roślinnych może być różnorakie, tj. po ich zastosowaniu rośliny są w stanie oprzeć się patogenom czy szkodnikom poprzez strukturalne wzmocnienie roślin lub zwiększenie odporności na penetrację grzybni patogenów czy też przez spowodowanie bujniejszego wzrostu. Biostymulatory przydatne są w różnorodnych warunkach stresowych, wzmacniając i uodporniając rośliny. Zalecane jest ich stosowanie u roślin w celu przeciwdziałania negatywnym wpływom: suszy, zasolenia, wysokich i niskich temperatur, nadmiernego promieniowania UV oraz stresów wywołanych przez herbicydy, choroby grzybowe i nematody [Bezrukova i wsp. 2001, Ananieva i wsp. 2002, Bhupinder i Usha 2003, Choudhury i Panda 2004, Kołaczyńska-Janicka 2004, El-Tayeb 2005, Gunes i wsp. 2005, Afzal i wsp. 2006, Akande 2006, Janda i wsp. 2007, Khan i wsp. 2009].

W produkcji substancji stosowanych do biostymulacji wykorzystywane są powszechnie organizmy morskie, w tym zwłaszcza glony i wodorosty. Ekstrakty wodorostów zawierają składniki pokarmowe, pierwiastki śladowe, substancje wzrostowe i witaminy. Reakcją roślin na ich stosowanie jest lepszy rozwój pędów i korzeni oraz wzrost odporności. Znanym od lat w Europie biopreparatem jest wyciąg z alg morskich Bioalgeen S 90 Plus [Horoszkiewicz-Janka i Michalski 2004, Słowiński 2004, Sulewska i Kruczek 2005, Koziara i wsp. 2006,

Khan i wsp. 2009]. Jego zastosowanie sprzyja rozbudowie systemu korzeniowego, większej odporności roślin na stres i atak patogenów oraz wpływa na stymulację rozwoju roślin i poprawę jakości plonu. Innymi, aktualnie używanymi w Europie preparatami o podobnym pochodzeniu są: Kelpak oraz Algan [Matysiak 2005]. Z badań prowadzonych z wykorzystaniem wyciągów z wodorostów wynika, że u roślin poddanych ich działaniu wzrasta tolerancja na stres abiotyczny i plony roślin. Zhang i Ervin [2004] uważają, że korzystne efekty związane ze stosowaniem tych ekstraktów mogą się łączyć z obecnością w ich składzie fitohormonów, a w szczególności auksyn i cytokinin. Ekstrakty wodorostów mogą zawierać znaczne ilości cytokinin (do $66 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$). Cytokiny łagodzą skutki stresów wywołanych przez wolne rodniki, zapobiegając tworzeniu RFT [Khan i wsp. 2009]. Nie brakuje również doniesień o tym, że wyciągi z wodorostów mogą pośredniczyć w tolerancji na stres poprzez zwiększenie absorpcji jonów K^+ , przy czym tego działania nie należy przypisywać cytokininom, lecz innym substancjom występującym w tych ekstraktach [Zhang i Ervin 2004]. RFT są często wytwarzane pod wpływem wielu abiotycznych stresów, takich jak zasolenie, działanie ozonu, promieniowanie UV, ekstremalne temperatury i susza. Wskutek stosowania ekstraktów z alg zwiększa się aktywność enzymów antyoksydacyjnych dysmutazy ponadtlenkowej (SOD), reduktazy glutationowej (GR) i peroksydazy askorbinianowej [Zhang i Ervin 2004].

Algi wykazują bardzo silne działanie biostymulujące. Spośród glonów najsilniejsze działanie regulujące wzrost i rozwój roślin mają brunatnice, a w szczególności takie gatunki, jak: *Ascophyllum nodosum*, *Laminaria hyperborea*, *Laminaria digitata*, *Fucus vesiculosus*, *Durvillea potatorum* i *Ecklonia maxima*. Fitohormony zawarte w brunatnicach (auksyny, cytokiny, polifenole np. kwas alginowy) wspomagają procesy przystosowywania się roślin do warunków stresowych (głównie poprzez stymulację systemu korzeniowego) [Verkleij 1992]. Skład chemiczny wyciągów z brunatnic uzależniony jest w dużym stopniu od terminu ich zbioru – młode glony zawierają większe ilości cytokinin, natomiast w starszych dominują polifenole. Ekstrakty z alg podawane są roślinom głównie poprzez liście, choć można je również stosować doglebowo. Liczba zabiegów uzależniona jest od indywidualnej podatności rośliny uprawnej – zabiegi można wykonywać kilkakrotnie w czasie sezonu wegetacyjnego. Czas pomiędzy kolejnymi zabiegami nie powinien być jednak dłuższy niż 14 dni. Istnieją liczne dane literaturowe potwierdzające pozytywny wpływ wyciągów z alg na rośliny uprawne. Fitohormony zawarte w algach pomagają roślinom przystosować się do warunków stresowych, przede wszystkim poprzez stymulację systemu korzeniowego i utrzymywanie stałego uwodnienia komórek. Udowodniono, iż działanie alg uzależnione jest w dużym stopniu od dawki, częstości zabiegu oraz gatunku rośliny uprawnej [Zodape 2001, Ferreira i Lourens 2002]. Algi bardzo dobrze współdziałają z izolowanymi z gleby kwasami huminowymi. Kwasy huminowe stosuje się najczęściej w małych dawkach i z dużą częstotliwością (3–6 zabiegów) [Zhang i Erwin 2004].

Inną substancją uzyskiwaną drogą ekstrakcji z organizmów morskich jest Chitozan, otrzymywany z pancerzyków skorupiaków morskich, m.in. krewetek. Chitozan, jako substancja o silnej aktywności biologicznej, jest substancją aktywną biostymulatorem Biochikol 020 PC [Stepniowska-Jarosz i wsp. 2008]. Preparat ten znajduje dość szerokie zastosowanie w programach ochrony warzyw i roślin ozdobnych. Oprócz bezpośredniego oddziaływania na czynniki chorobotwórcze stymuluje on naturalny mechanizm odpornościowy roślin. Używa się go do moczenia nasion, bulw oraz cebul, stymuluje szybsze i wcześniejsze tworzenie się korzeni, a także intensywniejszy wzrost roślin.

Ciekawym preparatem jest biostymulator Asahi SL, znany również pod nazwą Atonik. Substancją aktywną tego preparatu stanowi mieszanina soli sodowych: para-nitrofenolan sodu (PNP) – 0,3 %, orto-nitrofenolan sodu (ONP) – 0,2 % i 5-nitroguajakolan sodu (5NG) – 0,1% [Guo i Oosterhuis 1995]. Uważany jest on za preparat, którego substancje aktywne stymulują działanie auksyn oraz aktywność niektórych enzymów. Jednym z enzymów, którego aktywność jest stymulowana, jest fosfataza tyrozynowa [Mikos-Bielak 2005], która odgrywa istotną rolę w regulacji kanałów jonowych oraz przyspiesza przyływ asymilatów z liści do organów generatywnych i zapasowych. Asahi SL wpływa między innymi na biosyntezę substancji fenolowych, które chroniąc komórki roślinne i ich systemy enzymatyczne, zwiększają odporność roślin na stres temperaturowy i wodny, uszkodzenia mechaniczne oraz infekcje chorobowe. Odgrywa ważną rolę w metabolizmie azotu, między innymi poprzez zwiększanie aktywności niektórych enzymów metabolizmu azotowego (zwłaszcza reduktazy azotanowej) w roślinach, przyczyniając się do zwiększenia ich produktywności. Dotychczasowe badania wskazują, że substancje aktywne preparatu Asahi SL bardzo łatwo wnikają do tkanek roślinnych i następnie do pojedynczych komórek. Po wnikięciu do komórek stymulują szybszy przepływ cytoplazmy, co w efekcie wpływa na biosyntezę substancji niezbędnych do wzrostu i rozwoju roślin. Według Guo i Oosterhuis [1995] dzięki dopływowi Asahi SL do komórek roślinnych obieg substancji biochemicznych w ich cytoplazmie jest bardziej aktywny i efektywny, co prowadzi do szybszej reakcji rośliny na czynniki stresowe i uruchomienia mechanizmów obronnych. W wielu badaniach obserwowano pozytywny wpływ tego biostymulatora na plon roślin. Plon rzepaku ozimego w badaniach prowadzonych przez Kozaka i wsp. [2006] wzrósł o około 7%. Wzrost plonu buraka cukrowego o 8–23% pod wpływem Asahi SL odnotowali w swoich badaniach Zahradniček i wsp. [1998] oraz Černý i wsp. [2002]. Zwiększenie plonu ziemniaków i roślin warzywnych obserwowali również w swoich badaniach Czeczko i Mikos-Bielak [2004], którzy uzyskali wzrost plonu ziemniaków średnio o około 14%, selerów od 17 do 35% i cebul pora od 22 do 34%.

Jedną z nowszych metod zmierzających do zwiększenia odporności roślin na niekorzystne czynniki środowiska jest zastosowanie efektywnych mikroorganizmów (EM). Produkowane są one przez firmę Greenland i stanowią mieszaninę różnych kultur, które mogą być wykorzystywane głównie jako modyfikatory mikrobiologicznej różnorodności gleby. W ich skład wchodzi bakterie, drożdże oraz grzyby. Używane są szczególnie w regeneracji gleby. Zastosowanie ich w rolnictwie prowadzi do korzystnych zmian, w wyniku których zwiększają się zarówno energia, jak i siła kiełkowania nasion, ponadto odnotowano pozytywne efekty w przebiegu kwitnienia, owocowania i dojrzewania roślin. EM wpływają na poprawę fizykochemicznych i biologicznych właściwości gleb oraz ograniczają występowanie szkodników i czynników chorobotwórczych. Ponadto zwiększają również intensywność procesu fotosyntezy, a także wpływają korzystnie na lepszą przyswajalność składników pokarmowych [Piskier 2006]. Piętkiewicz i wsp. [2004] stwierdzili, że zaprawianie bulw ziemniaków preparatem EM istotnie wpłynęło na wzrost i fotosyntezę roślin, nie miało jednak zasadniczego wpływu na plon bulw. Z kolei Nowakowska [2005] w doświadczeniach z burakiem cukrowym obserwowała pozytywny wpływ zaprawiania nasion na zdrowotność roślin. Nie brakuje również bardzo optymistycznych prognoz co do stosowania EM. Według Stielowa [2003] wykorzystanie EM może przyczynić się do rezygnacji z nawożenia NPK w uprawie pszenicy.

W badaniach nad reakcją roślin na niekorzystne czynniki środowiska coraz częściej wykorzystuje się również preparaty zawierające aminokwasy. Kwas 5-aminolewulinowy (kwas δ -aminolewulinowy) – jest aminokwasem niebiałkowym występującym naturalnie w organizmach roślin, zwierząt i człowieka. Kwas 5-aminolewulinowy (ALA) jest biologicznie aktywną substancją naturalnie występującą w roślinach. Początkowo praktyczne zastosowanie ALA dotyczyło wykorzystania go jako „fotodynamicznego herbicydu” [Rebeiz i wsp. 1988]. Fitotoksyczność tego preparatu względem roślin polegała na tym, że pod jego wpływem dochodziło do nagromadzenia się w roślinach w większych ilościach protoporfiryny IX (PPIX) na etapie poprzedzającym biosyntezę chlorofilu. Po wystawieniu roślin na działanie światła dodatkowa ilość PPIX przyczynia się do produkcji aktywnego tlenu, pod wpływem którego następuje utlenianie nienasyconych kwasów tłuszczowych na powierzchni komórki i w efekcie uszkodzenie tkanek rośliny. ALA początkowo był proponowany jako bezpieczny substytut dla herbicydów dipirydylowych. Ten sam mechanizm dotyczył również wykorzystania ALA jako biodegradowalnego środka owadobójczego do zwalczania *Trichopusia ni* [Rebeiz i wsp. 1988].

W ostatnich latach obserwuje się także przedsięwzięcia zmierzające do wykorzystania ALA jako czynnika promującego wzrost i rozwój roślin [Watanabe i wsp. 2000, Jung i wsp. 2004, Zhang i wsp. 2008]. Jest on kluczowym substratem w biosyntezie porfiryn, chlorofilu, hemu, cytochromu oraz fitochromu [Wang i wsp. 2005]. Zastosowanie egzogenego ALA stymuluje syntezę chlorofilu, przyczyniając się tym samym do wzrostu wydajności fotosyntezy w roślinach. Wzmocnionemu procesowi fotosyntezy towarzyszy zwykle efektywniejsze pobieranie składników mineralnych. Lepszy poziom zaopatrzenia roślin w składniki mineralne przyczynia się najczęściej do poprawy jakości i zwiększenia plonów, a także zapewnia wyższą odporność roślin na niesprzyjające czynniki środowiska, tj. niedobór światła, deficyt wody, wysokie zasolenie gleby. Lepszy poziom odżywienia roślin nawożonych ALA sprzyja ich wyższej odporności na uszkodzenia mrozowe. Doświadczenia japońskie przeprowadzone między innymi na wrażliwej na mróz poinsejji (*Euphorbia pulcherrima* Wild.) wykazały, że rośliny poddane niskiej temperaturze (12 godz. -2°C) odznaczały się lepszą kondycją. Po zastosowaniu ALA w uprawie jęczmienia w fazie przed kwitnieniem i w trakcie kwitnienia zaobserwowano wzrost plonu ziarna odpowiednio o 41 i 22%. W efekcie traktowania roślin jęczmienia ALA odnotowano również wzrost liczby ziaren w kłosie [Hotta i wsp. 1995]. W badaniach prowadzonych z fasolą poddanie roślin aplikacji, szczególnie w początkowych fazach rozwojowych, dało największe efekty, a wyżka plonu wynosiła od 10 do 30% [Hotta i wsp. 1997]. Tanaka i wsp. [1992] stwierdzili, że poddanie siewek ryżu aplikacji ALA w niskich stężeniach przyspieszyło ich wzrost, głównie za sprawą zwiększonej zawartości chlorofilu w liściach. Wzrost plonu ziemniaków oraz czosnku w wyniku traktowania tymi preparatami liści i korzeni tych roślin odnotowali również Sasaki i wsp. [2002]. Plon bulw ziemniaków poddanych aplikacji ALA ($0,6 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$) był większy o około 60% w porównaniu z kontrolą. Podobny efekt wzrostu plonu uzyskano w uprawie czosnku. Plon cebul wzrósł o około 40% w roślinach potraktowanych ALA ($0,18$ i $0,6 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$). Hotta i Watanabe [1999] z kolei zaobserwowali, że stosowanie tej substancji zwiększyło intensywność asymilacji CO_2 u rzodkwi przy jednoczesnym ograniczeniu intensywności oddychania roślin na świetle. Wzrost aktywności fotosyntetycznej roślin stwierdzili również Sasaki i wsp. [1995] u *Spirulina platensis*. Z kolei Kuramochi i wsp. [1997] zaobserwowali, że ALA powoduje u bawełny wzrost odporności na zasolenie gleby oraz zmniejszenie absorpcji jonów Na^+

przez rośliny. W doświadczeniu prowadzonym ze szpinakiem stwierdzono, że stosowanie ALA zwiększa tempo fotosyntezy roślin rosnących w warunkach stresu solnego. ALA obniżał w tych roślinach ilość szkodliwego nadtlenu wodoru [Nishihara i wsp. 2003]. Rośliny pomidorów traktowane dolistnie ALA były bardziej zielone, ich liście rosły bardziej poziomo, a przede wszystkim wcześniej i obficie plonowały. U sałaty i szpinaku zaobserwowano wzrost liczby oraz masy liści. ALA znajduje również zastosowanie w zaprawianiu nasion [Luksiene i wsp. 2007]. Ziarna pszenicy zaprawiane roztworem ALA wykazywały mniejszą zawartość grzybów, a ponadto odznaczały się szybszym tempem wzrostu siewek po wykiełkowaniu i blisko 2-krotnie większą zawartością chlorofilu a w liściach. W liściach siewek pszenicy, których nasiona zaprawiano przy użyciu ALA, odnotowano również zwiększoną aktywność enzymów antyoksydacyjnych w porównaniu z siewkami z obiektu kontrolnego. W Polsce oraz wielu krajach ALA używany jest w postaci nawozu Pentakeep.

Innym przykładem substancji o charakterze stymulującym wzrost roślin są aminy. Etanolamina ($H_2NCH_2CH_2OH$), nazywana monoetanolaminą lub 2-aminoetanolem (2-AE), jest organiczną mieszaniną otrzymaną z tlenku etylenu i amoniaku, która zaliczana jest zarówno do pierwszorzędowych amin, jak i pierwszorzędowych alkoholi. 2-AE naturalnie występuje w komórkach roślin. Odgrywa znaczącą rolę w embriogenezie oraz rozwoju organów i biosyntezie wewnątrzkomórkowych błon plazmatycznych. Przy oddziaływaniu na rośliny różnych czynników stresowych dochodzi do dezintegracji błon biologicznych i rozkładu fosfolipidów błonowych. Przemiany te prowadzą do uwolnienia 2-AE i choliny. Podwyższony poziom amin związany z działaniem stresu powoduje reakcje alarmowe aktywujące obronność komórek i mechanizmy tolerancyjne [Bergmann i wsp. 1994, Leinhos i Bergmann 1995]. Są zatem przypuszczenia, że egzogenny 2-AE może funkcjonować jako związek chemiczny o charakterze sygnału, który odpowiedzialny jest za uruchomienie reakcji zmierzających do wzrostu tolerancji roślin na stres i może działać jako stabilizator błon. Na podstawie wielu doświadczeń prowadzonych w Niemczech w rejonach o zróżnicowanych warunkach klimatycznych i glebowych badano wpływ 2-AE na plon i jakość jęczmienia, pszenicy i ziemniaków. W doświadczeniach tych stwierdzono przyrost plonu jęczmienia o 5% w warunkach małego stresu oraz o około 20% w warunkach dużego stresu [Bergmann i wsp. 1999]. Przez kilka lat mechanizmy powodujące te efekty były badane w doświadczeniach wazonowych w warunkach występowania abiotycznych czynników stresowych [Eckert i wsp. 1988, Bergmann i wsp. 1994, 2002, Mascher i wsp. 2002]. Jednym z powodów zwiększonych plonów roślin traktowanych aminoalkoholami uprawianych w warunkach stresów środowiskowych była ich wyższa żywotność [Bergmann i wsp. 1999, 2002]. Rośliny traktowane tymi preparatami odznaczały się wyższą aktywnością fizjologiczną, a także zwiększał się transport asymilatów i związków azotu do korzeni [Eckert i wsp. 1988]. Na podstawie licznych badań opisano również wpływ etanoloaminy na rośliny poddane stresowi herbicydowemu. Traktowanie jęczmienia jarego parakwatem prowadziło w roślinach do wystąpienia stresu oksydacyjnego, czego efektem był spadek świeżej masy i zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach. Potraktowanie tych roślin 2-AE ograniczało niekorzystne działanie parakwatu, między innymi poprzez stabilizację biomasy i zawartości barwników. Zaobserwowano mniejszą liczbę uszkodzonych pędów i liści. Najlepszą ochronę barwników fotosyntetycznych (chlorofilu i karotenoidów) odnotowano przy wysokim stresie herbicydowym [Mascher i wsp. 2005a]. 2-AE zapobiega również peroksydacji lipidów wywołanej przez parakwat, stymuluje enzymy uczestniczące w detoksyfikacji reaktywnych form tlenu

(RFT) i prowadzi do wzrostu aktywności izoenzymów dysmutazy ponadtlenkowej (SOD) odpowiedzialnych za ochronę przed stresem oksydacyjnym. Pod wpływem 2-AE, jak podaje Mascher i wsp. [2005a], nastąpił wzrost aktywności katalazy i peroksydazy. W wyniku stresu herbicydowego wywołanego przez parakwat uszkodzeniu ulega także struktura chloroplastów. Zastosowanie 2-AE zapobiega temu zjawisku szczególnie w przypadku herbicydu stosowanego w niskich stężeniach [Mascher i wsp. 2005b]. Na podstawie badań prowadzonych z jęczmieniem jarym uprawianym w warunkach suszy stwierdzono, że 2-AE ogranicza również stres wywołany niedoborem wody. Potraktowanie roślin jęczmienia 2-AE spowodowało wzrost biomasy pędów nadziemnych i korzeni odpowiednio o 10 i 35% w stosunku do roślin obiektu kontrolnego uprawianych w warunkach suszy, o 17% wzrosła także zawartość białka. Wpływ aminoetanolu na rośliny badano także w doświadczeniu ze słonecznikiem uprawianym w warunkach zasolenia [Kogan i wsp. 2000]. Stres solny spowodował u siewek słonecznika wystąpienie nekroz na korzeniach i zmniejszenie ich długości. 2-AE zapobiegał tym zjawiskom, a długość korzeni roślin była większa w porównaniu z długością korzeni roślin kontrolnych, 2-AE wpłynął także znacząco na wzrost zawartości betainy w roślinach, odpowiedzialnej za stabilizację błon i białek.

Nie brakuje również doniesień dotyczących wykorzystania w praktyce egzogennych regulatorów wzrostu i rozwoju roślin. Kwas salicylowy (SA) i jego pochodna – kwas acetylosalicylowy (ASA) należą do związków fenolowych powszechnie występujących w świecie roślin naczyniowych. Najwyższe zawartości SA stwierdzono w roślinach z rodziny wierzbowatych i ryżu siewnego (*Oryza sativa*), w kwiatostanach roślin termogenicznych oraz roślin zaatakowanych przez patogeny [Raskin 1992, Hayat i Ahmad 2006]. Dotychczas najlepiej poznaną funkcją SA u roślin jest rola mediatora odpowiedzi roślin na infekcje bakteryjne oraz wirusowe, prowadzące do powstania reakcji obronnych: lokalnej, samobójczej śmierci komórek, wywoływanej przez roślinę w celu ograniczenia rozprzestrzeniania patogenu (tak zwanej reakcji nadwrażliwości – HP) oraz systemicznej odporności nabytej (SAR). SAR powstaje w częściach rośliny odległych od miejsca pierwotnej infekcji i charakteryzuje się stanem podwyższonej odporności rośliny na kolejne ataki patogenów. Kwas salicylowy spełnia rolę molekularnego przekaźnika sygnałów komórkowych w procesach odpornościowych na choroby wywołane przez patogeny wirusowe, bakteryjne i grzybowe. Indukuje również syntezę białek związanych bezpośrednio z patogenezą [Frey i Carver 1998, Molina i wsp. 1999, Cameron 2000]. Stwierdzono, że jego stężenie w liściach tytoniu i ogórka (*Cucumis sativus*) zainfekowanych wirusem mozaiki tytoniowej (TMV) bądź patogennym grzybem *Colletotrichum lagenarium* wzrasta 20–50-krotnie w porównaniu ze zdrowymi roślinami i 5–10-krotnie w pozostałych liściach tej samej rośliny [Metraux 2002]. SA indukuje ekspresję kilkunastu genów, które kodują syntezę peroksydazy oraz grupę kwasowych i zasadowych białek od PR-1 do PR-5, a także drobnocząsteczkowych białek odpornych na działanie proteaz.

Spośród innych funkcji warto wymienić udział SA w indukcji oksydazy alternatywnej, zarówno u roślin termogenicznych jak i nietermogenicznych, a ponadto w stymulacji oddychania komórkowego, głównie glikolizy i przemiany cyklu Krebsa [Kupalnik i wsp. 1992, Raskin 1992, Hayat i Ahmad 2006]. SA przedłuża również proces kwitnienia oraz opóźnia starzenie się korzeni poprzez blokadę syntezy etylenu, który podobnie jak kwas abscysynowy należy do głównych fitohormonów aktywujących katabolizm, a wraz z nim starzenie się roślin i dojrzewanie owoców oraz nasion. Zahamowanie biosyntezy etylenu polega na blokadzie przez SA prekursora, czyli kwasu 1-amino-cyklo-propano-1-karboksylowego

(ACC) [Leslie i Romani 1988, Romani i wsp. 1989, Li i wsp. 1992]. Badania wykonane na papryce rocznej (*Capsicum annuum*) i brzoskwini (*Prunus persica*) wykazały, że SA opóźnia opadanie liści, które związane jest z blokadą przez niego syntezy etylenu [Raskin 1992, Silverman i wsp. 1995]. W sposób specyficzny działa na wiele procesów fizjologicznych i metabolicznych, które zachodzą w roślinach. Związek ten reguluje takie procesy jak: kiełkowanie nasion, wzrost liści i systemu korzeniowego, rozwój kwiatów, biosyntezę chlorofili i białek (odpornościowych, enzymatycznych i transportujących) [Raskin 1992, Pancheva i wsp. 1996]. Kwas salicylowy pełni również zasadniczą rolę w podnoszeniu odporności roślin przed niesprzyjającymi czynnikami abiotycznymi (takimi jak np. metale ciężkie czy herbicydy), których wspólną cechą jest tworzenie aktywnych form tlenu [Yalpani i wsp. 1994, Mishra i Choudhury 1999, Janda i wsp. 2000, Borsani i wsp. 2001, Panda i Choudhury 2005].

Przykładem praktycznego zastosowania regulatorów wzrostu są również cytokininy. Są one syntetyzowane w różnych rodzajach tkanek twórczych, przy czym w największych ilościach w merystemach wierzchołkowych. Uczestniczą one w regulacji wielu procesów morfogenetycznych i fizjologiczno-biochemicznych. Podstawowymi procesami są stymulacja podziałów komórkowych oraz opóźnianie procesów starzenia [Tun i wsp. 2001]. Wpływają one na proces kariokinezy, zwłaszcza w stadium G2 interfazy. Stymulują biosyntezę kwasów nukleinowych na różnych etapach ich powstawania, aktywując enzymy polimerazy i transferazy. W wyniku działania cytokinin z reguły wzrastają aktywność translacyjna rybosomów, a także aktywność biochemiczna reticulum endoplazmatycznego. Cytokininy uważane są za regulatory ograniczające procesy oksydacyjne, zwłaszcza aktywność oksydaz i oksygenaz, związanych z metabolizmem kwasów nukleinowych, białek, lipidów i węglowodanów. Przyspieszają transport metabolitów przez błony plazmatyczne, korzystnie wpływając na strukturę chemiczną fosfolipidów i fosfoprotein [Mok i Mok 2001]. W rozwoju zarodkowym pobudzają przekształcanie proplastydów w plastydy. Wpływają również pozytywnie na proces fotosyntezy poprzez aktywację wielu enzymów, zwłaszcza karboksylazy/oksygenazy rybulozo-1,5-bisfosforanu oraz enzymy syntezy barwników fotosyntetycznych. W komórkach pod wpływem cytokinin znacznie zwiększa się ilość składników mineralnych. Z kolei Tun i wsp. [2001] w hodowli tkankowej rzodkiewnika, pietruszki i tytoniu wykazali, że benzyloadenina powoduje wzrost zawartości tlenku azotu (NO), uważanego za wtórny przekaźnik sygnału powstały w wyniku między innymi czynników stresowych. Cytokininy wpływają na aktywność niektórych enzymów związanych z metabolizmem związków azotu: reduktazy azotanowej, fosfokinaz białkowych, a szczególnie kinazy histydyno-asparaginianowej. W obrębie komórek inicjują kario- i cytokinezę w podziałach mitotycznych, głównie przez stymulację biosyntezy białek uczestniczących w podziale komórkowym [Müller i Sheen 2007]. Pod wpływem cytokinin następuje aktywacja wielu procesów fizjologicznych takich jak: stymulacja kiełkowania nasion, skracanie spoczynku pąków, osłabienie dominacji wierzchołkowej, indukowanie pąków przybyszowych i kwiatowych, stymulacja wzrostu i rozwoju oraz regeneracji tkanek, zwiększenie stosunku objętościowego pędów nadziemnych do systemu korzeniowego. Cytokininy uczestniczą w kontroli ekspresji genów na poziomie transkrypcji i translacji. Droga transdukcji sygnału w komórkach roślinnych inicjowana jest za sprawą związków kompleksowych, jakie powstają przez połączenie cytokinin ze specyficznymi receptorami komórkowymi [Müller i Sheen 2007]. Spośród innych regulatorów wzrostu naturalnie występujących w roślinach stosowane są również preparaty

syntetyczne z grupy auksyn i giberelin, a ostatnio również kwas abscysynowy. Można także znaleźć informacje dotyczące wykorzystania kwasu askorbinowego w celu ograniczenia ilości ABA wytwarzanego przez rośliny w warunkach stresu wodnego [Hu i wsp. 2005].

Jednym z nowszych biopreparatów zaliczanych do antystresorów roślinnych jest Biogen Superlon. Nie jest znany do końca mechanizm jego oddziaływania na rośliny. Uważa się, że w warunkach niekorzystnego oddziaływania na rośliny czynników środowiska preparat ten może bardzo efektywnie regulować transport elektronów w procesie fotosyntezy, utrzymać szybki przepływ cytoplazmy, co pozwala roślinom na szybszą syntezę związków organicznych niezbędnych do wzrostu i rozwoju. Preparat ten może wpływać również na gromadzenie tzw. polioli, chroniących komórki i ich układy enzymatyczne przed uszkodzeniami oraz umożliwiać szybką reakcję i przystosowanie roślin do zmiennych warunków środowiska. Może on także utrzymywać wysoką zdolność roślin do pobierania składników mineralnych, stabilizować ściany komórkowe przed wbudowywaniem ligniny, zapobiegając nadmiernemu ich wyleganiu, zwiększać działanie auksyn, aktywizować tzw. bramki kationowe, usprawniając transport substancji przez błony. Antystresor Biogen Superlon zmniejsza wrażliwość roślin na stres spowodowany przez niekorzystne czynniki środowiska, jakie mogą towarzyszyć roślinom w okresie wegetacji. Preparat ten jest mieszaniną nietoksycznych i występujących naturalnie w roślinach prostych związków organicznych oraz odpowiednio zestawionego kompozytu mikrobiologicznego składającego się z niepatogennych mikroorganizmów.

Jeszcze innym przykładem preparatów wkraczających na rynek jest KRIO-FLOR. Zwiększa on okresowo odporność roślin na mrozy. W jego skład wchodzi krioprotektanty pełniące rolę swoistego „wymieniacza wody” w komórkach roślinnych. Obniżenie temperatury komórek i tkanek roślinnych wiąże się ze zmniejszeniem średniej energii kinetycznej cząsteczek tworzących te układy. Jeżeli w układzie jest woda, to w temperaturze jej zamarzania dochodzi do gwałtownej reorganizacji cząsteczek, które zaczynają tworzyć regularną strukturę krystaliczną. W układach zawierających odpowiednio dobrane krioprotektanty przejście wody do stanu stałego nie zachodzi poprzez krystalizację. Dodatek tych substancji i przeniknięcie ich do komórek powoduje, że podczas obniżania temperatury wszystkie molekuly komórki zostaną unieruchomione w amorficznej „szklanej” strukturze, w której to mogą trwać przez długi okres czasu bez narażania się na niekorzystne zmiany. Zeszklenie (nityfikacja) wody zapobiega formowaniu destrukcyjnie działającego lodu w komórkach, zapobiega nadmiernej dehydratacji i kurczeniu komórek, tworzeniu się wewnątrzkomórkowego lodu i jego rekrytalizacji podczas szybkiego topnienia.

3. CEL I ZAKRES PRACY

Poszczególne preparaty, które poddano badaniom w niniejszej pracy, były obiektem analiz realizowanych przez wielu autorów. Dotychczas jednak nie prowadzono jeszcze badań, w których jednocześnie porównywano by reakcję roślin na kilka preparatów stosowanych w warunkach wpływu kilku różnych czynników stresowych. Ponadto badania reakcji roślin na przyrost plonu oraz wybrane wskaźniki fizjologiczno-biochemiczne, takie jak zawartość barwników fotosyntetycznych, aktywność enzymu reduktazy azotanowej, zawartość wybranych składników pokarmowych w roślinach dostarczają wielu informacji o sposobie działania badanych preparatów, które mogą zostać wykorzystane w dalszych badaniach zmierzających do zwiększenia tolerancji roślin na abiotyczne czynniki środowiska.

Celem pracy było zbadanie wpływu biostymulatora Asahi SL, 2-aminoetanolu (2-AE) oraz kwasów: salicylowego (SA), acetylosalicylowego (ASA) i 5-aminolewulinowego (ALA) na wzrost i rozwój kukurydzy w warunkach stresowych. Reakcje roślin na stosowane preparaty określano w doświadczeniach laboratoryjnych oraz w doświadczeniach wazonowych. W warunkach laboratoryjnych ocenę aktywności biologicznej badanych preparatów przeprowadzono na podstawie analizy wzrostu siewek kukurydzy w kulturach hydroponicznych. Określono w tych doświadczeniach również skuteczność badanych preparatów w ograniczeniu fitotoksyczności herbicydu dipirydylowego – dikwatu. Badania dotyczące reakcji siewek kukurydzy na herbicyd po wcześniejszym traktowaniu ich badanymi preparatami przeprowadzono, opierając się na analizie wzrostu siewek, oznaczeniu zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach, ocenie integralności błon plazmatycznych przeprowadzonej na podstawie wycieku jonów z tkanek liści i peroksydacji lipidów na podstawie wytworzonego dialdehydu malonowego (MDA).

W doświadczeniach prowadzonych w hali wegetacyjnej oceniano wpływ preparatów: biostymulatora Asahi SL, SA, ASA, ALA, 2-AE na kukurydzę uprawianą w warunkach stresu pokarmowego spowodowanego ograniczonym nawożeniem azotem, niedoborem wody, w wyniku utrzymywania wilgotności na poziomie 40% pojemności wodnej gleby oraz w warunkach zasolenia. Reakcję kukurydzy na badane preparaty określano na podstawie przyrostu suchej masy części nadziemnych, zawartości barwników fotosyntetycznych i aktywności enzymu reduktazy azotanowej w liściach oraz zawartości wybranych makro- i mikroelementów w częściach nadziemnych.

4. MATERIAŁ I METODYKA

4.1. Doświadczenia laboratoryjne

Podstawową rośliną w badaniach laboratoryjnych była kukurydza (*Zea mays* L. ssp. *indentata*) odmiany Kosmo.

Doświadczenia w warunkach laboratoryjnych obejmowały badania nad reakcją siewek kukurydzy na testowane substancje, w których określano świeżą i suchą masę korzeni i części nadziemnych oraz długość korzeni i wysokość roślin. Testowano następujące preparaty: biostymulator Asahi SL, kwas salicylowy (SA), kwas acetylosalicylowy (ASA), kwas 5-aminolewulinowy (ALA) oraz 2-aminoetanol (2-AE). Oprysk roślin testowanymi preparatami prowadzono w 5. dniu od założenia doświadczeń. Preparaty stosowano w następujących stężeniach: Asahi SL – 0,1, 0,2, 0,4, 0,8%, SA, ASA oraz ALA – 0,25, 0,5, 1,0, i 2,0 mmol·dm⁻³, natomiast 2-AE – 5, 10, 20 i 40 mmol·dm⁻³.

W warunkach laboratoryjnych prowadzono również badania nad fitotoksycznością herbicydu dipirydylowego – dikwatu, którego używano w stężeniach: 0,1, 0,2, 0,4 i 0,8 μmol·dm⁻³. Ponadto prowadzono badania nad fitotoksycznością tego herbicydu po wcześniejszym przeprowadzonym oprysku roślin roztworem badanych substancji, a w przypadku próby zerowej – wodą destylowaną. W tych doświadczeniach herbicyd stosowano w dwóch stężeniach – 0,1 i 0,2 μmol·dm⁻³, natomiast Asahi SL w stężeniu 0,1%, SA, ASA i ALA w stężeniu 0,25 mmol·dm⁻³, z kolei 2-AE w stężeniu 10 mmol·dm⁻³. Oprysk roślin roztworami testowanych preparatów prowadzono w 5. dniu od założenia doświadczeń, natomiast oprysk herbicydem w 7. dniu. Po 2 tygodniach od założenia – doświadczenia likwidowano.

Reakcję roślin na stres wywołany przez herbicyd określano na podstawie:

- oceny wzrostu siewek kukurydzy (długość, świeża i sucha masa części nadziemnych),
- określenia zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach,
- oceny przepuszczalności błon plazmatycznych dzięki pomiarom elektroprzewodnictwa wypływu elektrolitowego z liści oraz opierając się na badaniach stopnia peroksydacji lipidów.

W warunkach laboratoryjnych doświadczenia prowadzono metodą kultur hydroponicznych. Ziarniki podkiełkowano na wilgotnej bibule w kuwecie przez 48 h w temperaturze 26°C. Skielkowane ziarniki kukurydzy, po 10 sztuk, przenoszono do słoju (o pojemności 1,0 dm³) z pożywką Hoaglanda. Wzrost roślin prowadzono w pokoju wegetacyjnym w tem-

peraturze 26°C i przy 16 h oświetleniu (lampy rtęciowe LRF 400W) o natężeniu 220–240 $\mu\text{m}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Do pożywki dodawano skondensowany roztwór mikroelementów według Gorhama, w ilości 1,0 cm^3 na 1,0 dm^3 pożywki. Żelazo dodawano do pożywki w postaci Fe-EDTA w ilości 1,0 cm^3 na 1,0 dm^3 pożywki (3,66 g Fe-EDTA w 100 cm^3 wody destylowanej).

Wszystkie doświadczenia zakładano w 4 powtórzeniach i prowadzono w seriach niezależnych. Po 2 tygodniach od założenia – doświadczenia likwidowano.

4.2. Doświadczenia wazonowe

Dwuczynnikowe doświadczenia zakładano w czterech powtórzeniach. W ramach czynnika pierwszego porównywano rośliny z obiektów rosnących w warunkach stresu oraz w warunkach kontrolnych. Czynniki drugi dotyczył oceny wpływu badanych preparatów na rośliny.

Doświadczenie A

Porównywano działanie badanych preparatów w uprawie kukurydzy przy dwóch poziomach nawożenia azotem: 1,5 g N·wazon⁻¹ (obiekt kontrolny) oraz 0,5 g N·wazon⁻¹ (warunki stresowe).

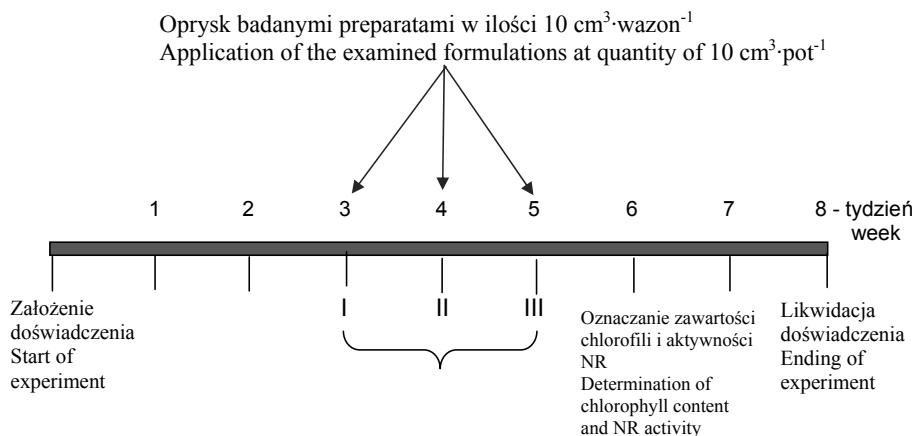
Doświadczenie B

Porównywano działanie badanych preparatów w uprawie kukurydzy na tle dwóch poziomów uwilgotnienia gleby: 60% maksymalnej pojemności wodnej gleby (wilgotność optymalna) oraz 40% maksymalnej pojemności wodnej gleby (niedobór wody). Oznaczenie pełnej pojemności wodnej przeprowadzono według Żurbickiego (1974). Zróżnicowanie podlewania wodą wprowadzono z chwilą pierwszego oprysku badanymi preparatami.

Doświadczenie C

Porównywano działanie badanych substancji w uprawie kukurydzy w warunkach zasolenia – NaCl 50 $\text{mmol}\cdot\text{kg}^{-1}$ oraz w warunkach naturalnych. Do wody stosowanej do podlewania wazonów dodawano NaCl przez 7 dni, rozpoczynając od pierwszego oprysku badanymi preparatami, doprowadzając stężenie NaCl do poziomu 50 $\text{mmol}\cdot\text{kg}^{-1}$.

Doświadczenia wazonowe zakładano w 4 powtórzeniach w wazonach napełnionych glebą w ilości 5 kg. Materiał glebowy stanowił piasek gliniasty średnioziarnisty pobrany z poziomu ornopróchnicznego, o pH w 1 M KCl = 6,4 i średniej zasobności w przyswajalny fosfor, potas i magnez. W doświadczeniu A zróżnicowano nawożenie azotem, natomiast w pozostałych doświadczeniach stosowano nawożenie azotem w ilości 1,5 g N·wazon⁻¹ (NH_4NO_3). Azot w 1/3 dawki wniesiono przedsięwzię, a pozostałą część w dwóch dawkach pogłównie – po 4 i 6 tygodniach od wysiewu nasion. Nawożenie mineralne pozostałymi składnikami zastosowano w ilości: fosfor – 0,5 g P·wazon⁻¹ (KH_2PO_4), potas – 0,8 g K·wazon⁻¹ (KCl), magnez – 0,3 g Mg·wazon⁻¹ ($\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$) oraz podstawowe nawożenie mikroelementami. Potas, fosfor i magnez wniesiono do gleby przedsięwzię. W wazonie uprawiano po 5 roślin kukurydzy. Oprysk badanymi preparatami wykonywano trzykrotnie (schemat): I – po 3 tygodniach od założenia doświadczeń, a następnie po 4 i 5 tygodniach.



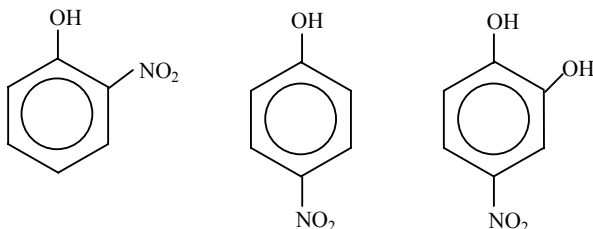
Warianty doświadczeń:

1. Kontrola – oprysk wodą destylowaną
2. Asahi SL – 0,1%
3. SA – 0,25 mmol·dm⁻³
4. ASA – 0,25 mmol·dm⁻³
5. ALA – 0,25 mmol·dm⁻³
6. 2-AE – 10,0 mmol·dm⁻³

W 7. tygodniu, licząc od założenia doświadczeń, przeprowadzano oznaczenia zawartości barwników fotosyntetycznych oraz aktywności reduktazy azotanowej w liściach. Kukurydzę zbierano przed kwitnieniem, po 8 tygodniach od założenia doświadczenia. Określano plon (sucha masa części nadziemnych) oraz zawartość wybranych makro- i mikroelementów w suchej masie części nadziemnych roślin. Przedstawione wyniki badań w tabelach oraz na wykresach stanowią wartości średnie z trzech lat badań.

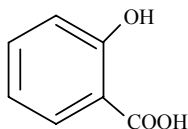
4.3. Charakterystyka badanych substancji

Asahi SL – biostymulator, którego substancję aktywną stanowi mieszanina soli sodowych: para-nitrofenolan sodu (PNP) – 0,3%, orto-nitrofenolan sodu (ONP) – 0,2% i 5-nitroguajakolan sodu (5NG) – 0,1%. Preparat ten jest dobrze rozpuszczalny w wodzie. Należy do IV klasy szkodliwości i jest praktycznie nieszkodliwy dla pszczoł.



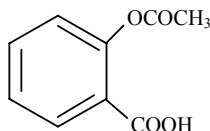
Wzory substancji aktywnych biostymulatora Asahi SL

Kwas salicylowy, kwas o-hydroksybenzoesowy ($C_6H_4(OH)COOH$), białe kryształki o smaku słodkavo-kwaśnym, trudno rozpuszczalne w zimnej wodzie, dobrze rozpuszczalne w wodzie gorącej i w alkoholu etylowym.

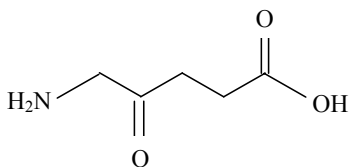


Kwas acetylosalicylowy (ASA)

Kwas 2-acetyloksybenzoesowy (aspiryna) występuje w postaci białego krystalicznego związku, o wzorze $C_6H_4(OCOCH_3)COOH$, jest łatwo rozpuszczalny w alkoholu. Masa molowa – $180,15 \text{ g}\cdot\text{mol}^{-1}$. Podobnie jak kwas salicylowy należy do związków fenolowych powszechnie występujących w świecie roślin naczyniowych.



Kwas 5-aminolewulinowy (kwas δ -aminolewulinianowy) – jest aminokwasem niebiałkowym występującym naturalnie w organizmach roślin, zwierząt i człowieka.



2-aminoetanol (2-AE)

2-aminoetanol ($H_2NCH_2CH_2OH$), nazywany etanolaminą lub monoetanolaminą, jest organiczną chemiczną mieszaniną, która jest zarówno pierwszorzędową aminą, jak i pierwszorzędowym alkoholem. 2-aminoetanol jest otrzymywany z tlenku etylenu i amoniaku.

4.4. Metody analiz chemicznych

4.4.1. Oznaczanie zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach

W liściach kukurydzy oznaczano zawartość chlorofilu a i b oraz karotenoidów metodą spektrofotokolorymetryczną. Odważano naważkę 0,3 g liści. Ekstrakcję barwników przeprowadzano przy użyciu 80% acetonu według Lichtenthaler [1987]. Pomiar absorbancji przeprowadzano przy użyciu spektrofotokolorymetru Specol przy długości fal: 470, 647 i 663 nm.

Ilość barwników obliczano, korzystając z następujących wzorów:

$$\text{chlorofil a} = 12,25 A_{663} - 2,79 A_{647} \text{ (}\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}\text{)}$$

$$\text{chlorofil b} = 21,50 A_{647} - 5,10 A_{663} \text{ (}\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}\text{)}$$

$$\text{chlorofil a + b} = 7,15 A_{663} + 18,71 A_{647} \text{ (}\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}\text{)}$$

$$\text{karotenoidy} = (1000 A_{470} - 1,82 \text{Chl}_a - 85,02 \text{Ch}_b) / 198 \text{ (}\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}\text{)}$$

Zawartość barwników przeliczano na masę liści i wyrażano w $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ świeżej masy.

4.4.2. Pomiar elektroprzewodnictwa

Z liści siewek kukurydzy (wcześniej traktowanych badanymi preparatami w różnych stężeniach oraz z obiektu kontrolnego) wycinano krążki o średnicy 10 mm, które po przepłukaniu wodą redestylowaną umieszczano w krystalizatorach po 15 sztuk i traktowano herbicydem. Krystalizatory z krążkami umieszczano na 24 godz. w ciemności, a następnie przenoszono pod fotostat. Po 48 godz. mierzono wypływ jonów z tkanek. Wypływ jonów z tkanek liści oznaczano na podstawie pomiaru elektroprzewodnictwa przy użyciu konduktometru OK -1. Przepuszczalność błon EC obliczano według wzoru:

$$\text{EC}(\%) = (E_1/E_2) \times 100$$

gdzie:

EC – wypływ elektrolitowy (wypływ jonów),

E_1 – elektroprzewodnictwo roztworu po 48 h,

E_2 – elektroprzewodnictwo roztworu po zagotowaniu tkanek (20 min).

4.4.3. Pomiar stopnia peroksydacji lipidów

Stopień peroksydacji lipidów oznaczono wg zmodyfikowanej metody opisanej przez Sha-ha i wsp. [2001], polegającej na badaniu poziomu aldehydu malonowego (MDA) poprzez barwną reakcję z kwasem 2-tiobarbiturowym (TBA). Ekstrakcję materiału do analiz przeprowadzano poprzez rozcieranie 0,5 g liści kukurydzy w moździerzach ochłodzonych w lodówce z dodatkiem 10 cm^3 0,1% kwasu trichlorooctowego (TCA). Homogenat odwirowywano przez 5 minut w temperaturze 4°C przy 15 000 x g. Do 2,0 cm^3 ekstraktu dodawano 4 cm^3 0,5% kwasu tiobarbiturowego (TBA) w 20% TCA. Próby podgrzewano w temperaturze 95°C przez 30 min. Po ochłodzeniu wirowano ponownie przez 10 min przy 10 000 x g i mierzono absorbancję supernatantu przy długości fali 532 nm. Rezultat korygowano poprzez odjęcie od wartości uzyskanej – wartości absorbancji uzyskanej przez daną próbkę przy 600 nm jako wyniku niespecyficznych produktów reakcji z TBA.

4.4.4. Oznaczanie aktywności reduktazy azotanowej

Pocięty na fragmenty 3–5 mm 1 g liści kukurydzy umieszczano w kolbkach ssawkowych zawierających 20 cm^3 buforu inkubacyjnego oraz 0,1 cm^3 50% roztworu propanolu. Następnie kolbkę zamkniętą korkiem infiltrowano przez 2 min z wykorzystaniem pompki wodnej, po czym próby inkubowano w termostacie przez 30 minut. Po upływie tego czasu pobierano do probówki 1 cm^3 0,01% roztworu N-(1-naftylo)-etylenodiaminy z 1% sulfanilamidem

w 1 mol dm^{-3} HCL. Zawartość probówek dokładnie mieszano i pozostawiano w temperaturze pokojowej na 20 minut. Analizy wykonano w 3 powtórzeniach dla każdego obiektu. Pomiar absorbancji przeprowadzono za pomocą spektrofotokolorymetru Spekol przy długości 540 nm [Jaworski 1971].

4.4.5. Oznaczanie zawartości składników mineralnych w roślinach

W celu określenia w badanych roślinach zawartości składników mineralnych materiał roślinny wysuszono i zmielono. Następnie odważano 5 g materiału roślinnego do parowniczek kwarcowych i poddawano procesowi mineralizacji na sucho w piecu muflowym w temperaturze 450°C. Uzyskany popiół po mineralizacji roztwarzano w stężonym kwasie solnym, a pozostałość rozpuszczano w 25 cm^3 roztworu 1 mol $\text{HCl} \cdot \text{dm}^{-3}$. W tak uzyskanym roztworze po mineralizacji wykonano oznaczenia badanych pierwiastków. Fosfor oznaczano metodą kolorymetryczną z metawaniadynianem amonowym, molibdenianem amonowym i HNO_3 , wywołując kompleks barwny. Pomiar ilościowy tego pierwiastka przeprowadzono na kolorymetrze Pulfricha, przy długości fali 470 nm. Potas i wapń oznaczano przy użyciu fotometrii płomieniowej, w płomieniu acetylenowo-powietrznym: K – przy długości fali 770 nm i przy użyciu filtru czerwonego, Ca – przy długości fali 554 nm i filtrze niebieskim. Magnez i mikroelementy (miedź, mangan, cynk i żelazo) oznaczano metodą absorpcji atomowej na aparacie Spectra AA 220 firmy Varian. Przy oznaczaniu każdego z pierwiastków przestrzegano wymaganych warunków dotyczących długości fali, szerokości szczeliny i wysokości płomienia.

4.5. Obliczenia statystyczne

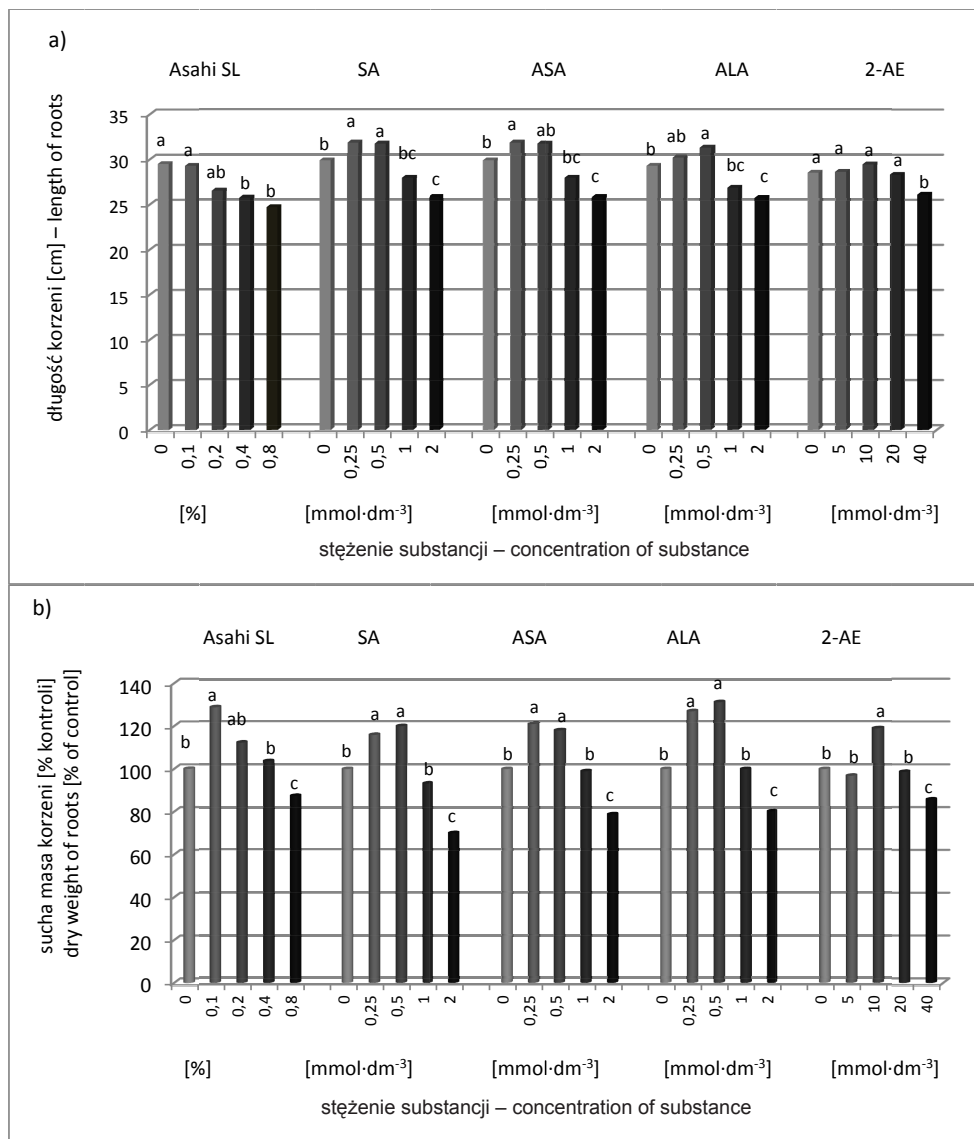
Uzyskane wyniki opracowano statystycznie metodą analizy wariancji w programie ANOVA dla doświadczeń jednoczynnikowych i dwuczynnikowych. Do weryfikacji danych na poziomie istotności $\alpha=0,05$ wykorzystano test Duncana.

5. WYNIKI BADAŃ

5.1. Doświadczenia laboratoryjne

5.1.1. Reakcja siewek kukurydzy na stosowane substancje

Badania realizowane w warunkach laboratoryjnych miały na celu określenie wpływu testowanych substancji na wzrost siewek kukurydzy w kulturach hydroponicznych. Wpływ badanych preparatów na wzrost korzeni określano na podstawie pomiarów długości oraz przyrostu ich suchej masy. Większość badanych preparatów najkorzystniej na wzrost korzeni siewek kukurydzy wpływała wówczas, gdy stosowano je w najniższych koncentracjach. Z danych przedstawionych na rysunku 1 wynika, że nieco większe różnice w reakcji korzeni kukurydzy na stosowane substancje wystąpiły w przyroście suchej masy aniżeli we wzroście elongacyjnym. Efekty dotyczące stymulacji wzrostu wydłużeniowego tych organów pod wpływem stosowanych preparatów były również mniejsze niż w przypadku przyrostu ich masy. Nieznaczną stymulację wzrostu wydłużeniowego korzeni (o około 2 cm) stwierdzono w odniesieniu do SA, ASA i ALA (rys. 1a). Najkorzystniejszy wpływ tych preparatów na elongację korzeni dotyczył stężeń $0,25 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ (SA i ASA) oraz $0,5 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ (SA i ALA). W przypadku pozostałych dwóch preparatów, biostymulatora Asahi SL i 2-AE, nie stwierdzono stymulacji wzrostu elongacyjnego korzeni pod ich wpływem. Biostymulator Asahi SL stosowany jedynie w stężeniu 0,1% wpłynął na przyrost suchej masy korzeni kukurydzy w porównaniu z obiektem kontrolnym. Sucha masa korzeni kukurydzy istotnie zwiększyła się w tym przypadku o ponad 25% (rys. 1b). Asahi SL stosowany w najwyższym stężeniu ograniczał zarówno wydłużanie, jak i przyrost suchej masy korzeni. Podobnie na wzrost korzeni, jak w przypadku biostymulatora Asahi SL, wpłynął 2-AE. Największa stymulacja przyrostu masy wystąpiła po zastosowaniu go w stężeniu $10,0 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$. Z kolei stosowany w najwyższym stężeniu ($40 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$) preparat ten ograniczał zarówno wzrost elongacyjny korzeni, jak i przyrost ich masy. Pozostałe badane substancje stymulowały wzrost korzeni określony na podstawie przyrostu suchej masy, kiedy stosowano je w stężeniach $0,25$ i $0,5 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$. Najbardziej pozytywny wpływ na przyrost suchej masy korzeni kukurydzy (około 30%) odnotowano w przypadku aplikacji na siewki kukurydzy ALA.



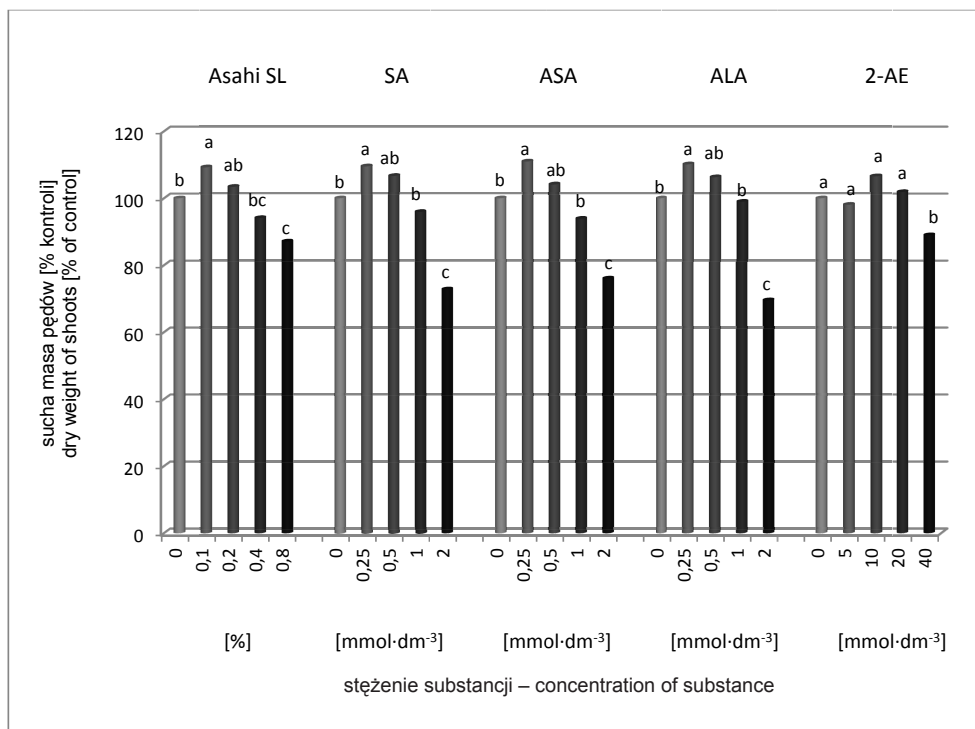
Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0,05$)

Rys. 1. Długość (a) i sucha masa korzeni (b) siewek kukurydzy po zastosowaniu badanych preparatów

Fig. 1. Length (a) and dry weight of roots (b) of maize seedlings after application of preparations tested

Wykorzystane w badaniach preparaty, z wyjątkiem 2-AE, stymulowały przyrost suchej masy części nadziemnych siewek kukurydzy o około 10% w porównaniu z obiektami kontrolnymi. Ten pozytywny wpływ (rys. 2) był widoczny jedynie w odniesieniu do najniższych ze stosowanych stężeń (0,1% w przypadku biostymulatora Asahi SL oraz 0,25 mmol·dm⁻³ w przypadku SA, ASA i ALA). Oprysk roślin badanymi preparatami w wyższych stężeniach – 0,2 i 0,4% w przypadku Asahi SL oraz 0,5 i 1,0 mmol·dm⁻³ w odniesieniu do SA, ASA i ALA zwykle nie powodował istotnego, udowodnionego statystycznie wpływu na przyrost suchej masy części nadziemnych siewek.



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

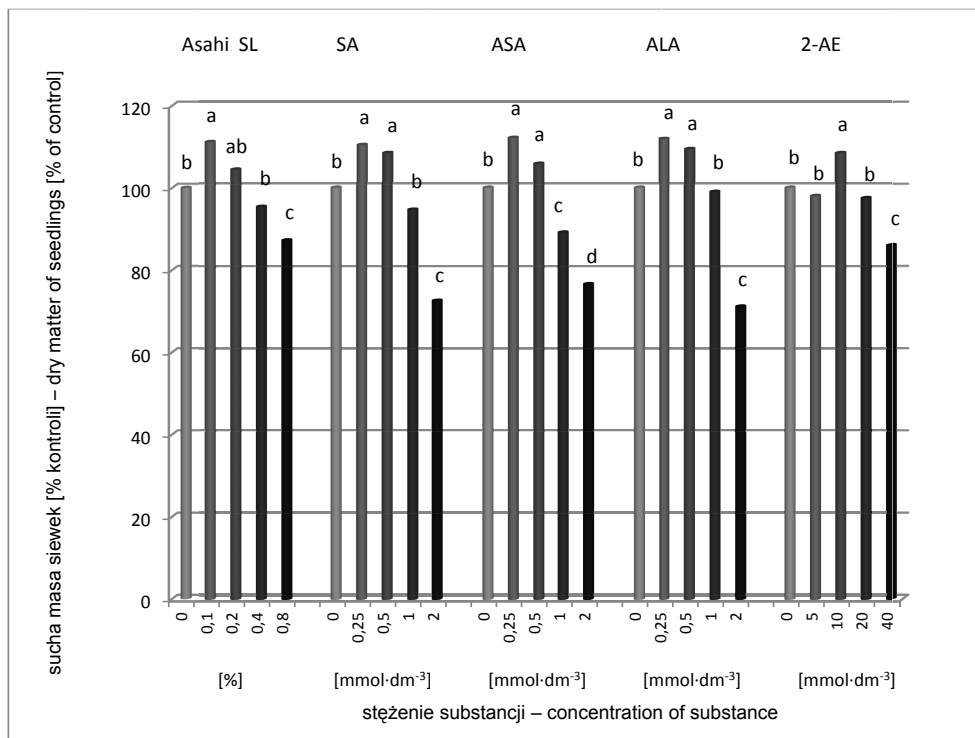
Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Rys. 2. Wpływ badanych preparatów na przyrost suchej masy pędów kukurydzy

Fig. 2. Effect of preparations tested on increase in dry weight of shoots of maize

Preparaty te stosowane w najwyższych stężeniach ograniczały przyrost suchej masy części nadziemnych siewek o blisko 30%.

Ocena aktywności testowanych substancji na podstawie przyrostu suchej masy części nadziemnych siewek wykazała pozytywny wpływ ich aplikacji na rośliny w odniesieniu do najniższych z zastosowanych stężeń – 0,1% w przypadku Asahi SL oraz 0,25 mmol·dm⁻³ w odniesieniu do SA, ASA i ALA (rys. 3). Zwykle przyrost suchej masy siewek kukurydzy po zastosowanej aplikacji badanymi preparatami był większy o 10 do 15% w porównaniu z obiektem kontrolnym. Nie odnotowano istotnie większego przyrostu suchej masy siewek poddanych opryskom 2-AE w stosunku do obiektu kontrolnego.



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Rys. 3. Wpływ testowanych preparatów na przyrost suchej masy siewek kukurydzy

Fig. 3. Effect of preparations tested on increase in dry weight of maize seedlings

5.1.2. Wzrost siewek kukurydzy w warunkach stosowania herbicydu

5.1.2.1. Długość pędów oraz plon świeżej i suchej masy

Fitotoksyczność herbicydu określano na podstawie reakcji części nadziemnej siewek kukurydzy. Długość pędów kukurydzy systematycznie ulegała skróceniu wraz ze wzrostem stężenia herbicydu (tab. 1). Pod wpływem dikwatu zastosowanego w stężeniu $0,8 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ korzenie kukurydzy były krótsze o 4,2 cm, co stanowi około 14,5% w stosunku do ich długości na obiekcie zerowym. W największym stopniu pod wpływem tego herbicydu ograniczony został przyrost świeżej masy części nadziemnych siewek. Dikwat w stężeniu $0,8 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ ograniczał przyrost świeżej masy organów nadziemnych o 0,306 g (ok. 21%) w porównaniu z roślinami zebranymi z obiektu zerowego. Podobną fitotoksyczność tego herbicydu odnotowano, badając stopień zahamowania przyrostu suchej masy części nadziemnych roślin.

Tabela 1
Table 1

Wpływ dikwatu na długość pędów oraz plon siewek kukurydzy
Effect of diquat on the length of shoots and yield of maize seedlings

Stężenie [$\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$] Concentration	Długość pędów [cm] Length shoots	Świeża masa [g-roślina ⁻¹] Fresh weight [g·plant ⁻¹]	Sucha masa [g-roślina ⁻¹] Dry weight [g·plant ⁻¹]
0	28,9 a	1,444 a	0,165 a
0,1	27,2 ab	1,298 b	0,147 b
0,2	25,7 b	1,231 b	0,143 bc
0,4	25,5 bc	1,156 bc	0,136 c
0,8	24,7c	1,138 c	0,133 c

Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)
Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Analiza reakcji siewek kukurydzy na herbicyd po wcześniejszym poddaniu ich opryskom testowanymi substancjami wykazała, że badane preparaty w stosowanych stężeniach same nieznacznie stymulowały wzrost siewek kukurydzy. O ile długość części nadziemnej roślin nie zmieniała się w stosunku do obiektu kontrolnego, to świeża oraz sucha masa tych części osiągnęły wartości większe aniżeli roślin nie traktowanych tymi substancjami (tab. 2–5). Herbicyd w stosowanych stężeniach powodował zwykle istotne ograniczenie wzrostu roślin w porównaniu z roślinami z obiektu kontrolnego, przy czym stosowany w większym stężeniu ograniczał przyrost świeżej i suchej masy roślin o około 20%.

Tabela 2
Table 2

Długość pędów oraz plon siewek kukurydzy w warunkach stosowania Asahi SL i dikwatu (H1 i H2)
Length of shoots and yield of maize seedlings in conditions of Asahi SL and diquat (H1 and H2)

Obiekt Treatment	Długość pędów [cm] Length shoots	Świeża masa [g-roślina ⁻¹] Fresh weight [g·plant ⁻¹]	Sucha masa [g-roślina ⁻¹] Dry weight [g·plant ⁻¹]
Kontrola – Control	29,3 a	1,514 b	0,169 b
Asahi SL (0,1%)	29,9 a	1,667 a	0,185 a
H1 (0,1 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	25,9 b	1,259 d	0,134 de
Asahi SL (0,1%)+H1 (0,1 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	26,6 b	1,393 c	0,149 c
H2 (0,2 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	24,1 c	1,115 e	0,128 e
Asahi SL (0,1%)+H2 (0,2 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	24,8 c	1,272 d	0,144 cd

Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)
Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Poddanie siewek kukurydzy działaniu biostymulatorem Asahi SL ograniczało fitotoksyczność dikwatu po zastosowaniu go jedynie w wyższym stężeniu (0,2 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$). W tych warunkach odnotowano zmniejszenie stopnia zahamowania zarówno przyrostu świeżej (o 14,1%), jak i suchej masy części nadziemnych roślin (o 12,5%) względem roślin traktowanych tylko

herbicydem (tab. 2). Kwas salicylowy w stężeniu $0,25 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ ograniczał fitotoksyczność dikwatu określoną zarówno na podstawie świeżej, jak i suchej masy części nadziemnych (tab. 3). Nie stwierdzono istotnego wpływu wcześniejszego traktowania roślin SA na fitotoksyczność herbicydu dotyczącą zahamowania wydłużania części nadziemnych siewek.

Tabela 3

Table 3

Długość pędów oraz plon siewek kukurydzy w warunkach stosowania kwasu salicylowego (SA) i dikwatu (H1 i H2)

Length of shoots and yield of maize seedlings in conditions of salicylic acid (SA) and diquat (H1 and H2)

Obiekt Treatment	Długość pędów [cm] Length shoots	Świeża masa [g-roślina ⁻¹] Fresh weight [g·plant ⁻¹]	Sucha masa [g-roślina ⁻¹] Dry weight [g·plant ⁻¹]
Kontrola – Control	26,7 a	1,359 b	0,155 b
SA ($0,25 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	26,8 a	1,476 a	0,169 a
H1 ($0,1 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	24,9 b	1,209 c	0,133 c
SA+H1	26,3 ab	1,342 a	0,149 b
H2 ($0,2 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	23,9 b	1,031 e	0,124 d
SA+H2	23,9 b	1,178 d	0,136 d

Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

W przypadku wcześniejszego traktowania roślin ASA pozytywny efekt w zmniejszeniu fitotoksyczności herbicydu odnotowano w odniesieniu do przyrostu suchej masy części nadziemnych roślin. Efekt w ograniczeniu fitotoksyczności herbicydu wystąpił w przypadku zastosowania dikwatu w niższym stężeniu (tab. 4). Podobnie jak w przypadku SA nie odnotowano zmian we wzroście elongacyjnym części nadziemnej siewek kukurydzy poddanych aplikacji ASA i później traktowanych herbicydem.

Tabela 4

Table 4

Długość pędów oraz plon siewek kukurydzy w warunkach stosowania kwasu acetylosalicylowego (ASA) i dikwatu (H1 i H2)

Length of shoots and yield of maize seedlings in conditions of acetylsalicylic acid (ASA) and diquat (H1 and H2)

Obiekt Treatment	Długość pędów [cm] Length shoots	Świeża masa [g-roślina ⁻¹] Fresh weight [g·plant ⁻¹]	Sucha masa [g-roślina ⁻¹] Dry weight [g·plant ⁻¹]
Kontrola – Control	26,3 a	1,401 b	0,143 b
ASA ($0,25 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	27,1 a	1,516 a	0,156 a
H1 ($0,1 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	26,2 a	1,229 c	0,131 c
ASA+H1	26,6 a	1,259 c	0,145 b
H2 ($0,2 \text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$)	25,1 ab	1,104 d	0,119 d
ASA+H2	24,8 b	1,141 c	0,127 b

Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Tabela 5

Table 5

Długość pędów oraz plon siewek kukurydzy w warunkach stosowania kwasu aminolewulinowego (ALA) i dikwatu (H1 i H2)

Length of shoots and yield of maize seedlings in conditions of aminolevulinic acid (ALA) and diquat (H1 and H2)

Obiekt Treatment	Długość pędów [cm] Length shoots	Świeża masa [g-roślina ⁻¹] Fresh weight [g-plant ⁻¹]	Sucha masa [g-roślina ⁻¹] Dry weight [g-plant ⁻¹]
Kontrola – Control	26,9 a	1,357 b	0,146 b
ALA (0,25 mmol·dm ⁻³)	27,2 a	1,475 a	0,163 a
H1 (0,1 μmol·dm ⁻³)	26,2 a	1,302 b	0,136 bc
ALA+H1	26,4 a	1,472 a	0,152 ab
H2 (0,2 μmol·dm ⁻³)	24,5 b	1,206 c	0,129 c
ALA+H2	24,7 b	1,349 b	0,143 b

Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Kwas 5-aminolewulinowy (ALA) ograniczał fitotoksyczność herbicydu określoną na podstawie przyrostu świeżej i suchej masy części nadziemnych roślin (tab. 5). Stopień ograniczenia toksyczności herbicydu przy aplikacji na rośliny ALA był istotnie większy po zastosowaniu herbicydu w wyższym stężeniu (0,2 μmol·dm⁻³) i wynosił 11,9% dla świeżej masy i 10,8% dla suchej masy. Nie odnotowano natomiast zmian we wzroście elongacyjnym pędów.

2-AE stosowany w stężeniu 10,0 mmol·dm⁻³ stymulował zarówno przyrost świeżej, jak i suchej masy części nadziemnych roślin o około 10%. Nie odnotowano udowodnionych statystycznie zmian w fitotoksyczności herbicydu pod wpływem traktowania roślin 2-AE (tab. 6). Poddanie roślin działaniu herbicydu po wcześniejszym oprysku 2-AE nie wywołało ograniczenia fitotoksycznego wpływu dikwatu na rośliny.

Tabela 6

Table 6

Długość pędów oraz plon siewek kukurydzy w warunkach stosowania 2-aminoetanolu (2-AE) i dikwatu (H1 i H2)

Length of shoots and yield of maize seedlings in conditions of 2-aminoethanol (2-AE) and diquat (H1 and H2)

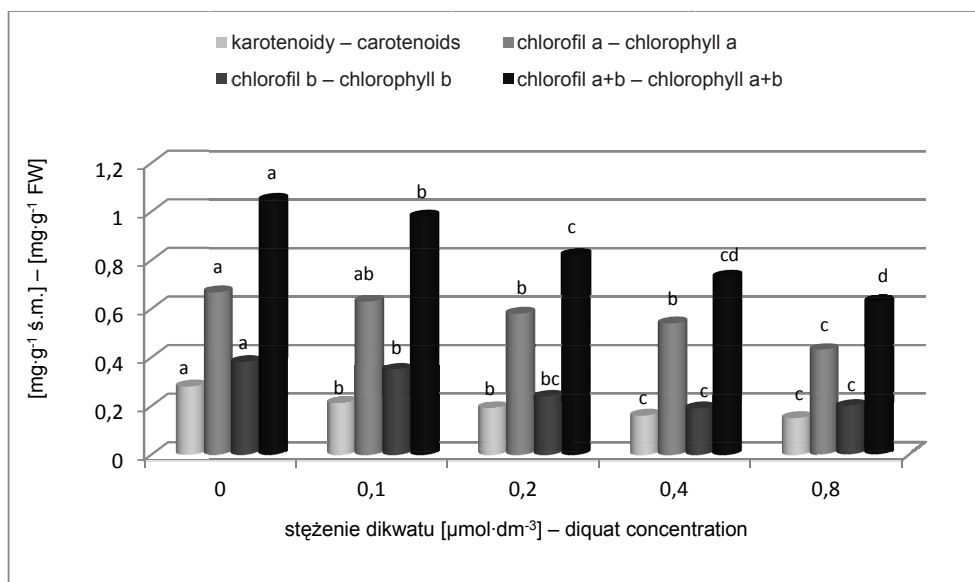
Obiekt Treatment	Długość pędów [cm] Length shoots	Świeża masa [g-roślina ⁻¹] Fresh weight [g-plant ⁻¹]	Sucha masa [g-roślina ⁻¹] Dry weight [g-plant ⁻¹]
Kontrola – Control	26,6 a	1,414 b	0,149 b
2-AE (10 mmol·dm ⁻³)	26,9 a	1,504 a	0,166 a
H1 (0,1 μmol·dm ⁻³)	26,3 a	1,305 c	0,143 b
2-AE+H1	26,6 a	1,353 bc	0,142 b
H2 (0,2 μmol·dm ⁻³)	24,4 b	1,198 d	0,127 c
2-AE+H2	24,6 b	1,228 d	0,133 c

Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

5.1.2.2. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach

Zawartość poszczególnych barwników fotosyntetycznych (karotenoidy, chlorofil a, chlorofil b oraz suma chlorofili a+b) systematycznie zmniejszała się wraz ze wzrostem stężenia stosowanego herbicydu (rys. 4). Już pod wpływem herbicydu w najniższym stężeniu ($0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) istotnie zmniejszała się zawartość chlorofilu b oraz sumy chlorofili, a także karotenoidów w liściach. Pod wpływem dikwatu zastosowanego w najwyższym stężeniu ilość chlorofilu a była mniejsza o $0,27$, a chlorofilu b o $0,18 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1} \text{ ś.m.}$ Sumaryczna zawartość chlorofili była mniejsza o około $0,45 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1} \text{ ś.m.}$ w stosunku do roślin, których nie traktowano herbicydem. Istotnie zmniejszała się również zawartość karotenoidów pod wpływem tego herbicydu – o $0,13 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1} \text{ ś.m.}$ (tj. o 30%) po zastosowaniu go w najwyższym stężeniu.



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

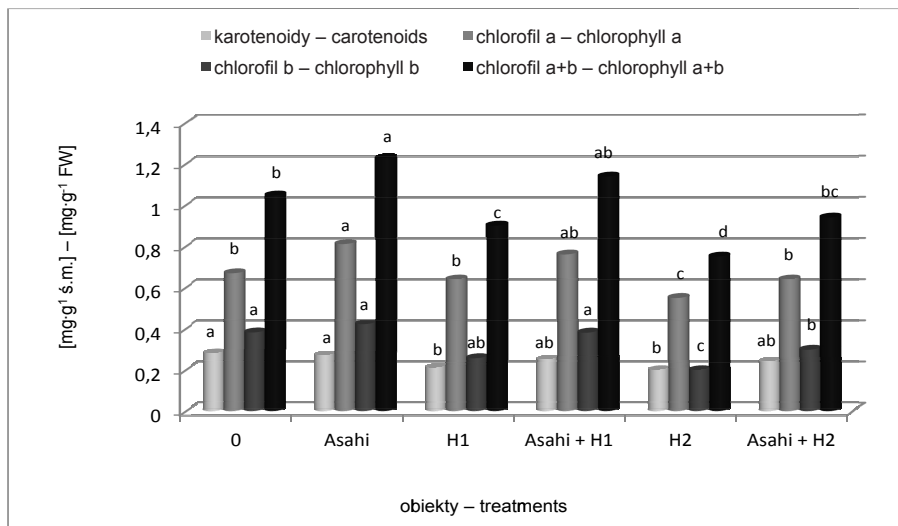
Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0,05$)

Rys. 4. Wpływ dikwatu na zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach kukurydzy

Fig. 4. Effect of diquat on the photosynthetic pigments content in leaves of maize

Poddanie roślin opryskowi biostymulatorem Asahi SL wywołało istotny wzrost zawartości chlorofilu a i całkowitej zawartości chlorofili w liściach. Całkowita zawartość chlorofili w liściach kukurydzy pod wpływem tego biostymulatora wzrosła o około 20% w stosunku do jej zawartości w roślinach obiektu kontrolnego (rys. 5).

Zastosowanie herbicydu na siewki kukurydzy poddanej wcześniej aplikacji biostymulatora Asahi SL spowodowało ograniczenie spadku zawartości sumy chlorofilu a i b w liściach w stosunku do roślin opryskanych herbicydem, ale wcześniej nie poddanych działaniu biostymulatora. W przypadku herbicydu stosowanego w wyższym stężeniu ta zależność dotyczyła zarówno chlorofilu a, jak i b. Nie stwierdzono istotnych zmian w zawartości karotenoidów w liściach siewek kukurydzy traktowanej herbicydem w stosunku do roślin wcześniej poddanych aplikacji tym biostymulatorem.

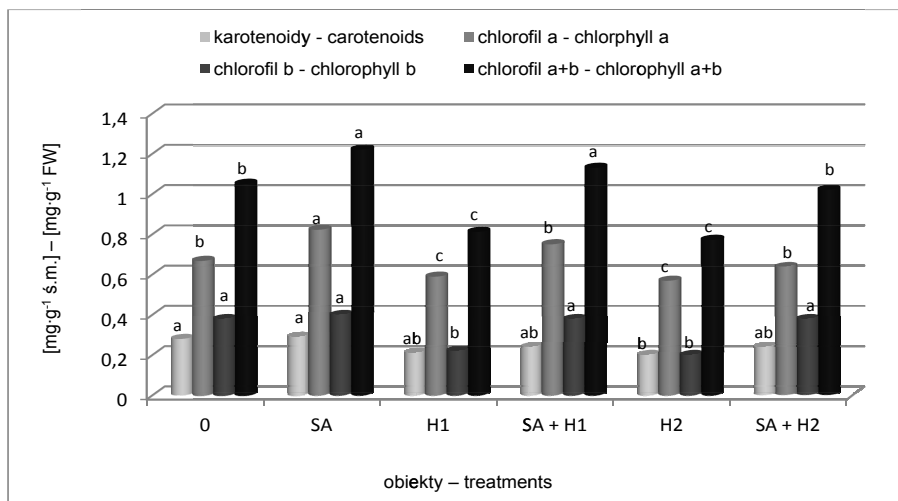


Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Rys. 5. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach siewek kukurydzy w warunkach stosowania dikwatu (H1 – $0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ i H2 – $0,2 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) oraz Asahi SL (0,1%)

Fig. 5. Content of photosynthetic pigments in leaves of maize seedlings in conditions of diquat (H1 – $0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ and H2 – $0,2 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) and Asahi SL (0,1%)



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

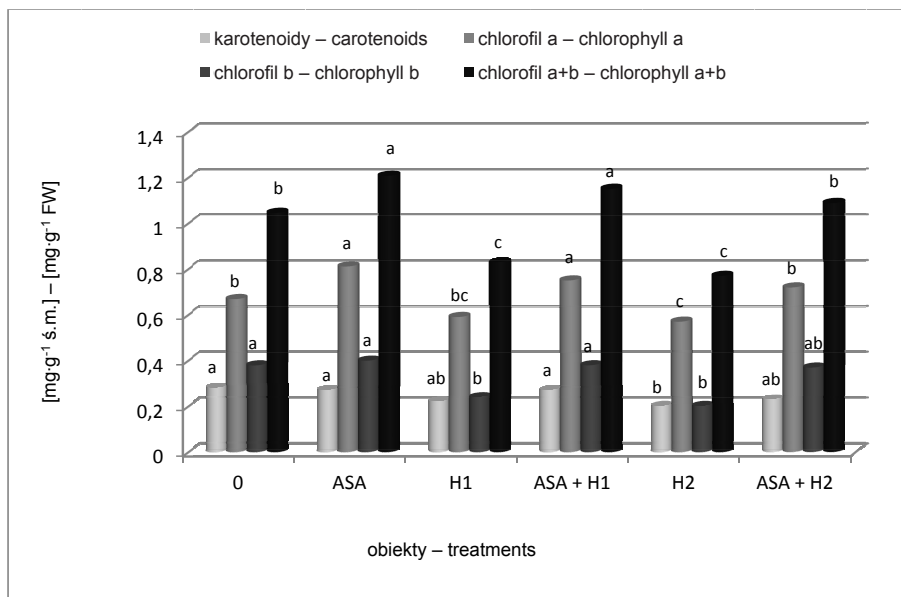
Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Rys. 6. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach siewek kukurydzy w warunkach stosowania dikwatu (H1 – $0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ i H2 – $0,2 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) oraz kwasu salicylowego (SA – $0,25 \text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)

Fig. 6. Content of photosynthetic pigments in leaves of maize seedlings in conditions of diquat (H1 – $0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ and H2 – $0,2 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) and salicylic acid (SA – $0,25 \text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)

W kolejnych doświadczeniach oceniano wpływ herbicydu dikwat na zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach siewek kukurydzy po wcześniejszym zastosowaniu egzogenego kwasu salicylowego (rys. 6). SA w zastosowanym stężeniu stymulował zawartość szczególnie chlorofilu a, a także sumy chlorofilu (a + b) w liściach siewek kukurydzy. Zawartość chlorofilu a wzrosła o blisko 25%, natomiast całkowita zawartość chlorofilu o około 17%. Oprysk roślin SA przed użyciem herbicydu spowodował, że herbicyd zarówno w stężeniu niższym, jak i wyższym wykazywał mniejszą toksyczność. Po zastosowaniu herbicydu w niższym stężeniu i po wcześniejszym oprysku roślin SA zawartość chlorofilu w liściach siewek była wyższa w porównaniu z ich zawartością w roślinach z obiektu kontrolnego. Nie odnotowano statystycznie istotnych zależności w stosunku do zmian w zawartości karotenoidów w liściach siewek kukurydzy.

Zawartość chlorofilu w liściach kukurydzy pod wpływem kwasu acetylosalicylowego istotnie wzrosła w porównaniu z ich zawartością w roślinach kontrolnych, natomiast nie stwierdzono zmian w poziomie zawartości karotenoidów (rys. 7). Podobnie jak w przypadku SA pod wpływem ASA również obserwowano ograniczenie obniżenia zawartości chlorofilu w liściach kukurydzy traktowanej dikwatem. Zawartość chlorofilu w liściach roślin traktowanych herbicydem oraz poddanych aplikacji ASA była wyższa o około 25% niż w przypadku herbicydu stosowanego w niższej dawce oraz o około 35% w odniesieniu do herbicydu stosowanego w wyższym stężeniu.



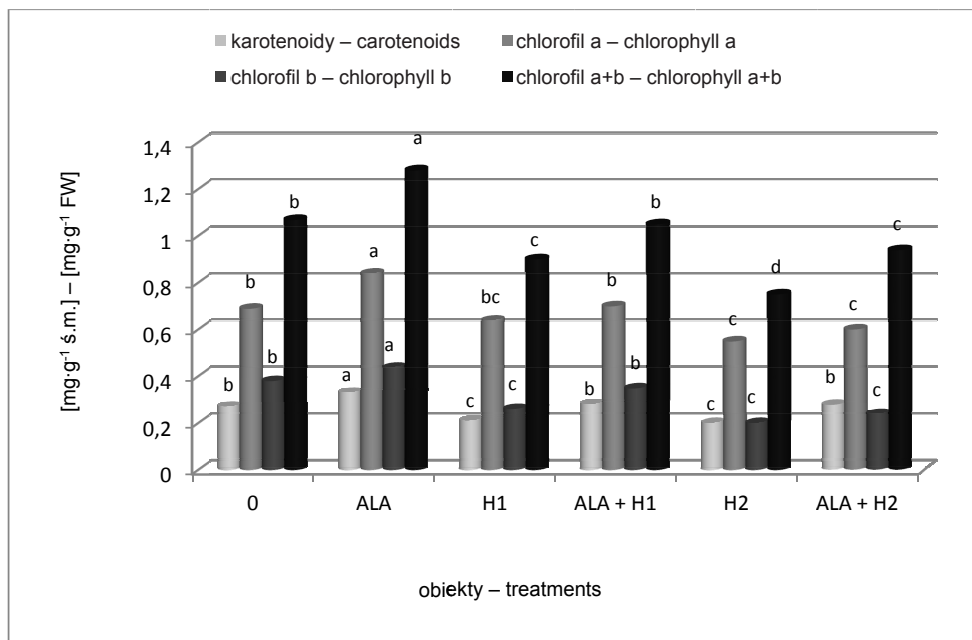
Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Rys. 7. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach siewek kukurydzy w warunkach stosowania dikwatu (H1 – 0,1 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ i H2 – 0,2 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) oraz kwasu acetylosalicylowego (ASA – 0,25 $\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)

Fig. 7. Content of photosynthetic pigments in leaves of maize seedlings in conditions of diquat (H1 – 0,1 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ and H2 – 0,2 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) and acetylsalicylic acid (ASA – 0,25 $\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)

Zastosowanie kwasu 5-aminolewulinowego (ALA) spowodowało wzrost zawartości wszystkich badanych barwników w liściach kukurydzy w porównaniu z ich zawartością w roślinach z obiektu kontrolnego. W roślinach traktowanych herbicydem, a wcześniej poddanych aplikacji ALA stwierdzono zmniejszenie jego fitotoksyczności. Istotny wzrost zawartości barwników wystąpił jednak tylko w odniesieniu do karotenoidów i sumy chlorofilu po zastosowaniu dikwatu w wyższej koncentracji (rys. 8).



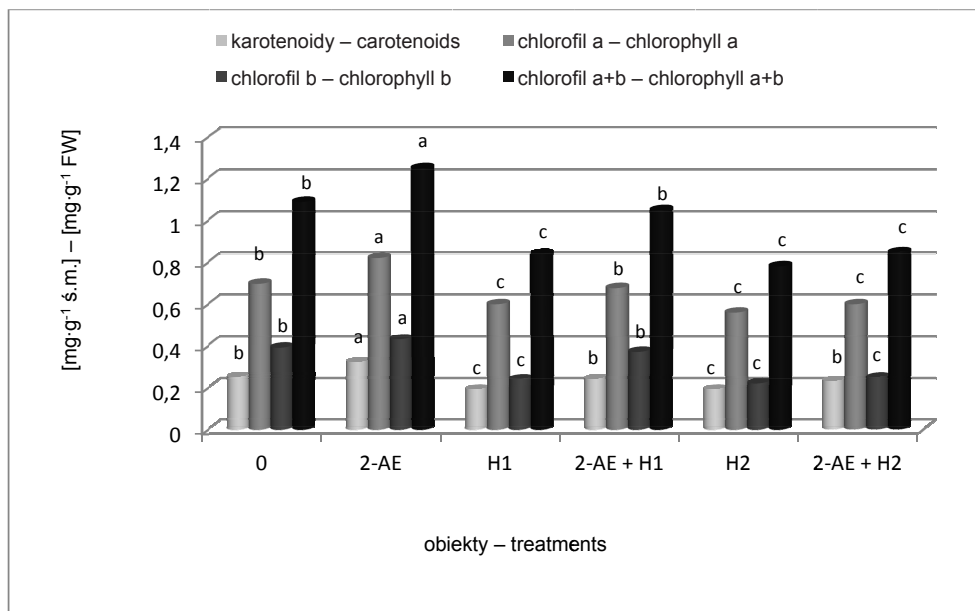
Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Rys. 8. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach siewek kukurydzy w warunkach stosowania dikwatu (H1 – $0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ i H2 – $0,2 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) oraz kwasu 5-aminolewulinowego (ALA – $0,25 \text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)

Fig. 8. Content of photosynthetic pigments in leaves of maize seedlings in conditions of diquat (H1 – $0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ and H2 – $0,2 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) and aminolevulinic acid (ALA – $0,25 \text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)

Stosowanie aminoetanolu (2-AE) również powodowało wzrost zawartości barwników fotosyntetycznych, podobnie jak w przypadku poprzednio omawianych preparatów (rys. 9). Pod jego wpływem stwierdzono istotny wzrost zawartości zarówno karotenoidów, jak i chlorofilu w liściach kukurydzy. Zastosowanie 2-AE przed aplikacją herbicydu ograniczyło jego niekorzystny wpływ na poziom zawartości barwników w liściach przede wszystkim w odniesieniu do herbicydu stosowanego w niższym stężeniu. Sumaryczna zawartość chlorofilu w liściach poddanych aplikacji 2-AE wzrosła o około 25% w porównaniu z roślinami poddanymi wpływowi tylko samego herbicydu.



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)
 Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

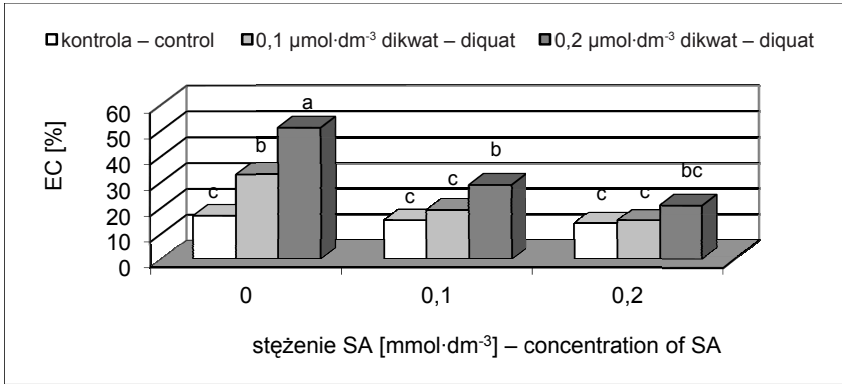
Rys. 9. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach siewek kukurydzy w warunkach stosowania dikwatu (H1– $0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ i H2 – $0,2 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) oraz 2-aminoetanolu (2-A – $10,0 \text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)

Fig. 9. Content of photosynthetic pigments in leaves of maize seedlings in conditions of diquat (H1– $0,1 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ and H2 – $0,2 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$) and 2-aminoethanol (2-AE– $10,0 \text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$)

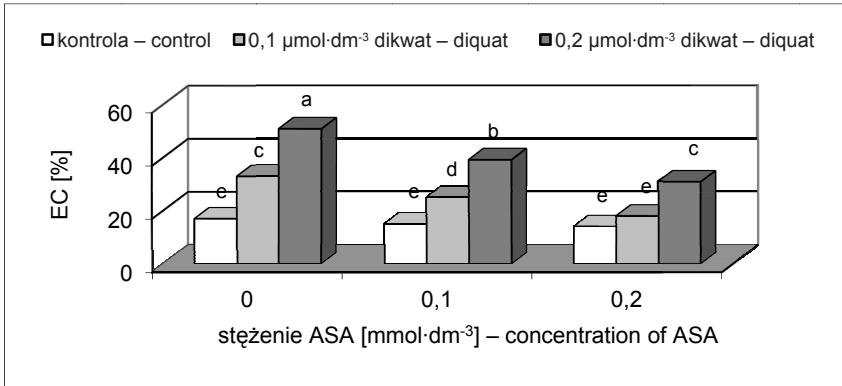
5.1.2.3. Przepuszczalność membran

Poddanie siewek kukurydzy opryskom badanymi preparatami (biostymulator Asahi SL, SA, ASA, ALA, 2-AE) nie wpłynęło na zmiany w wypływie jonów z tkanek liści. Dikwat natomiast, używany zarówno w stężeniu $0,25$, jak i $0,5 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$, w istotny sposób zwiększał wypływ jonów z tkanek liści. Pod wpływem herbicydu stosowanego w niższym stężeniu wypływ jonów był prawie dwukrotnie większy aniżeli z tkanek nie traktowanych herbicydem (rys. 10), natomiast po zastosowaniu herbicydu w większej ilości wypływ jonów był 3-krotnie większy.

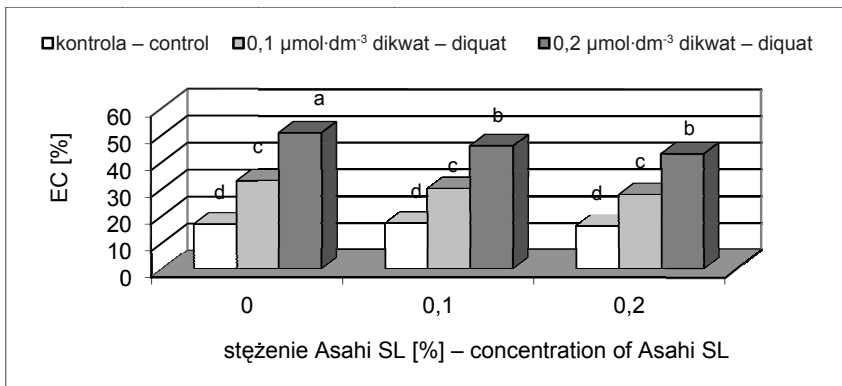
a) SA



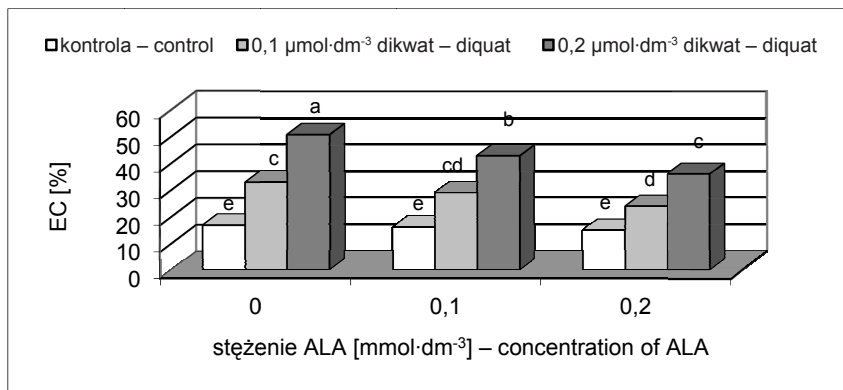
b) ASA



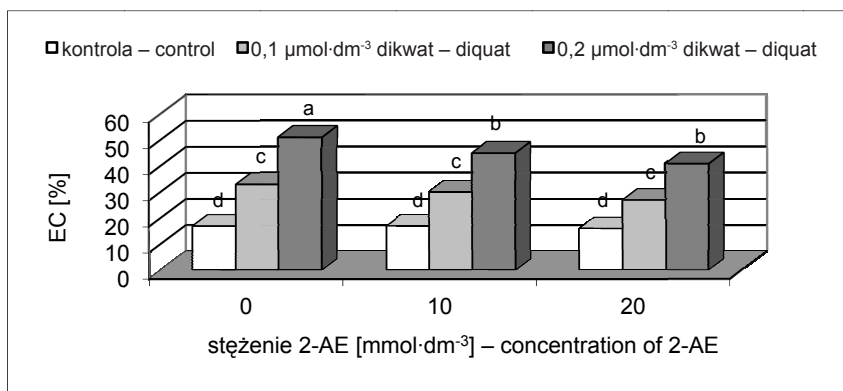
c) Asahi SL



d) ALA



e) 2-AE



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0,05$)

Rys. 10. Elektroprowadność efuzatu z krążków liści siewek kukurydzy w warunkach stosowania dikwatu oraz badanych preparatów: a) SA, b) ASA, c) Asahi SL, d) ALA, e) 2-AE

Fig. 10. Electroconductivity leakage with leaves seedlings of maize in conditions of diquat and preparations tested: a) SA, b) ASA, c) Asahi SL, d) ALA, e) 2-AE

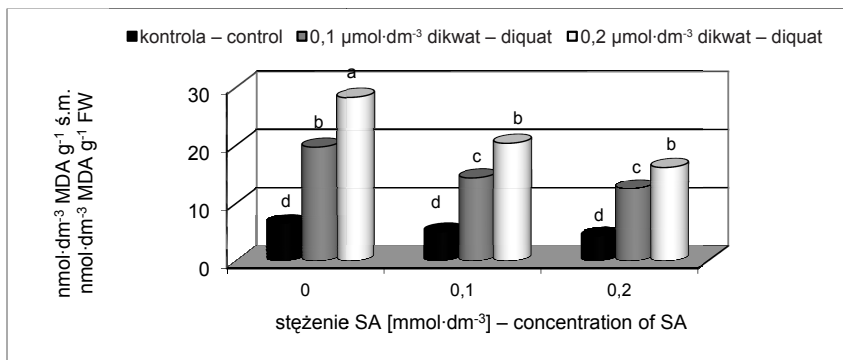
W przypadku liści kukurydzy traktowanych herbicydem, które wcześniej poddano aplikacji testowanymi preparatami, wpływ jonów z krążków liści był z reguły istotnie mniejszy aniżeli pod wpływem działania samego herbicydu. Efekt zmniejszonej toksyczności herbicydu był szczególnie widoczny przy stosowaniu SA i ASA.

Poddanie siewek kukurydzy aplikacji SA ograniczyło wpływ jonów zależnie od dawki herbicydu i stężenia SA od 42 do około 54%. W przypadku ASA redukcja wpływu jonów była nieco mniejsza i mieściła się w granicach od 23 do 44%. Po zastosowaniu pozostałych substancji dosyć znaczną redukcję wpływu jonów z liści kukurydzy obserwowano, dodając ALA (wynosiła ona od 12 do blisko 30%). Najmniejszy stopień redukcji wpływu elektrolitowego uzyskano po zastosowaniu biostymulatora Asahi SL.

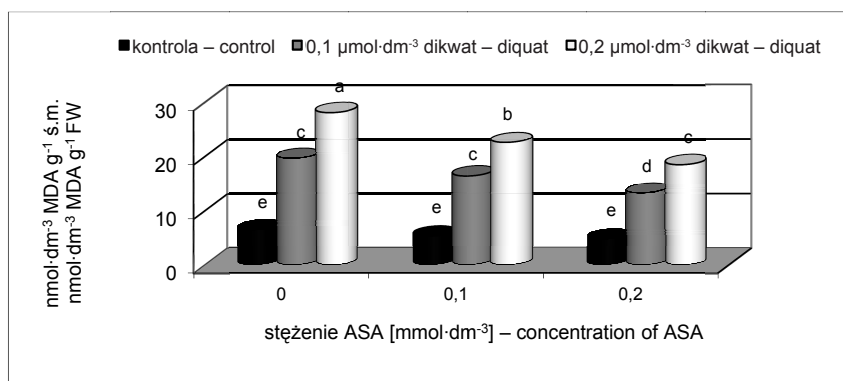
5.1.2.4. Peroksydacja lipidów

Zastosowanie dikwatu spowodowało wzrost ilości dialdehydu malonowego (MDA), który jest produktem peroksydacji lipidów. Wraz ze wzrostem stężenia herbicydu wzrastała ilość wytworzonego MDA (rys. 11).

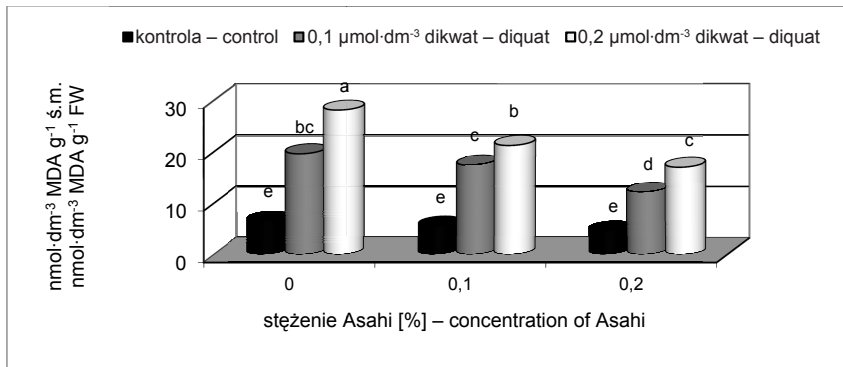
a) SA



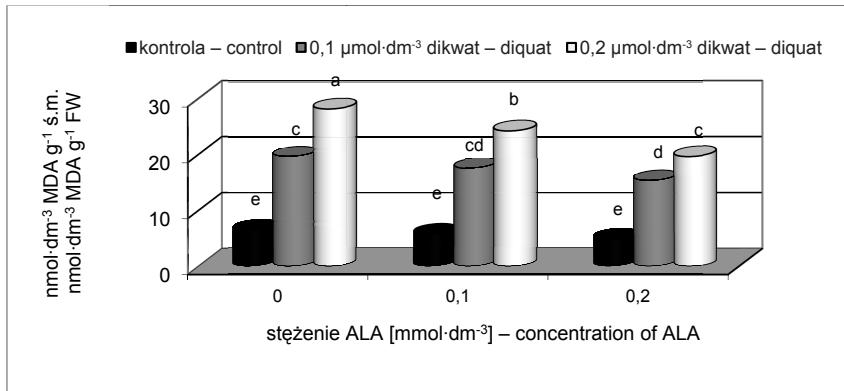
b) ASA



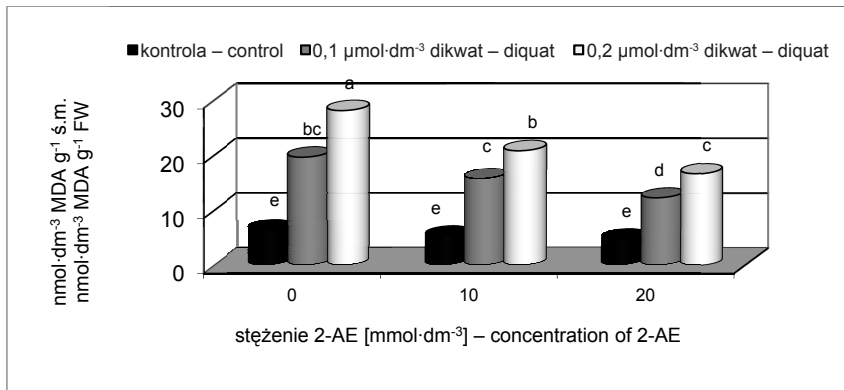
c) Asahi SL



d) ALA



e) 2-AE



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0,05$)

Rys. 11. Zawartość aldehydu maleinowego (MDA) w liściach siewek kukurydzy w warunkach stosowania dikwatu oraz badanych preparatów: a) SA, b) ASA, c) Asahi SL, d) ALA, e) 2-AE,

Fig. 11. Content of MDA in leaves seedlings of maize in conditions of diquat and preparations tested: a) SA, b) ASA, c) Asahi SL, d) ALA, e) 2-AE

Wraz ze wzrostem stężenia herbicydu wzrastała ilość wytworzonego MDA (rys.11). Po zastosowaniu dikwatu w niższej koncentracji ilość MDA wzrosła trzykrotnie, natomiast w wyższej ponad czterokrotnie. W przypadku roślin poddanych aplikacji SA i ASA ilość wytwarzanego MDA w liściach kukurydzy uległa znacznemu obniżeniu (rys. 11). Pod wpływem SA ilość MDA zmniejszyła się z 26 do blisko 43%, zależnie od stosowanych stężeń zarówno herbicydu, jak i SA. Największy efekt w obniżeniu ilości wytwarzanego MDA uzyskano, stosując SA w stężeniu 0,2 mmol·dm⁻³ wobec dikwatu o stężeniu 0,5 μmol·dm⁻³. Podobny efekt w ograniczeniu ilości wytwarzanego MDA pod wpływem herbicydu uzyskano, stosując ASA, jednak stopień ograniczenia jego fitotoksyczności był mniejszy. Ilość

wytwarzanego MDA w tkankach liści zmniejszała się w granicach od 16 do około 34% (rys. 11b). Nie odnotowano istotnych, udowodnionych statystycznie zmian w ilości wytwarzanego MDA w liściach siewek pod wpływem działania herbicydu przy aplikacji pozostałych badanych substancji.

5.2. Doświadczenia wazonowe

5.2.1. Reakcja kukurydzy na badane preparaty w warunkach zróżnicowanego nawożenia azotem

5.2.1.1. Plon suchej masy

Wykazano istotny wpływ nawożenia azotem oraz współdziałania preparatów z nawożeniem tego składnika na plonowanie kukurydzy (tab. 7). Średnio w doświadczeniu na obiektach nawożonych 0,5 g N·wazon⁻¹ uzyskano plon kukurydzy niższy o ponad 15% w stosunku do plonu zebranego z obiektów nawożonych dawką trzykrotnie wyższą. Spośród testowanych preparatów jedynie 2-AE wywołał istotny wzrost plonu o 6,3 g·wazon⁻¹ (14,2%). Po oprysku roślin tym preparatem w warunkach niskiej zawartości azotu w glebie plon kukurydzy wzrósł o 6,3 g (około 14%). W przypadku pozostałych badanych preparatów nie uzyskano udowodnionego statystycznie wzrostu plonu.

Tabela 7
Table 7

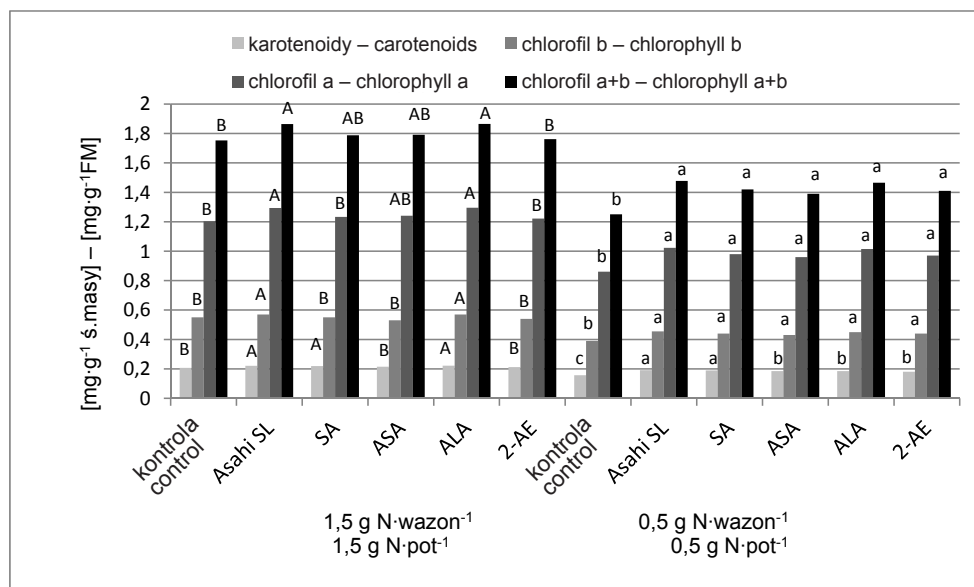
Plon suchej masy części nadziemnych kukurydzy
Yield dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Nawożenie azotem [g·wazon ⁻¹] – Nitrogen fertilization [g·pot ⁻¹]		
	1,5	0,5	Średnio – Mean
	Plon [g·wazon ⁻¹] Yield [g·pot ⁻¹]		
0 – Control	55,2	44,3	49,8
Asahi SL	57,5	48,2	52,9
SA	56,4	47,9	52,2
ASA	56,7	47,7	52,2
ALA	56,9	49,3	53,1
2-AE	57,2	50,6	53,9
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	5,8		r.n.
Średnio – Mean	56,7	48,0	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	3,4		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

5.2.1.2. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach

Poddanie roślin nawożonych azotem w ilości $1,5 \text{ g N} \cdot \text{wazon}^{-1}$ opryskiem testowanymi preparatami wywołało istotny wzrost zawartości chlorofili w liściach kukurydzy jedynie w przypadku biostymulatora Asahi SL oraz ALA. Pod wpływem tych preparatów istotnie zwiększyła się zawartość wszystkich badanych barwników fotosyntetycznych w liściach kukurydzy (rys. 12). W warunkach obniżonego zaopatrzenia roślin w azot zawartość zarówno karotenoidów, jak i chlorofili w liściach kukurydzy zmniejszyła się o około 30% w stosunku do ich zawartości w roślinach zebranych z obiektu kontrolnego. W liściach roślin uprawianych w warunkach nawożenia azotem w ilości $0,5 \text{ g N} \cdot \text{wazon}^{-1}$ po poddaniu ich opryskom wszystkimi badanymi substancjami uzyskano wzrost zawartości barwników.



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0,05$)

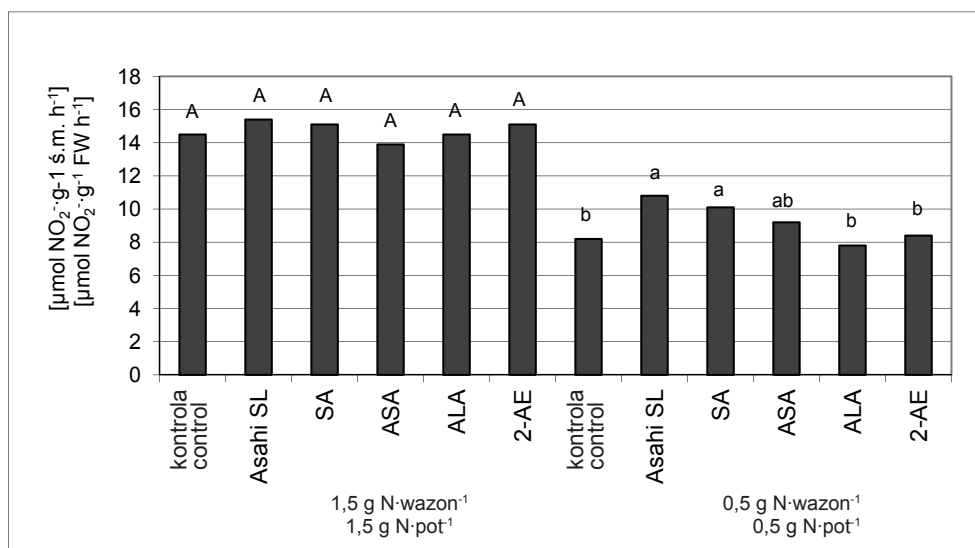
Rys. 12. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach kukurydzy

Fig. 12. Photosynthetic pigments content in leaves of maize

Najwyższą zawartość chlorofili (chl a + chl b) odnotowano po traktowaniu roślin biostymulatorem Asahi SL oraz ALA (była ona wyższa o około 18% w stosunku do jej zawartości w roślinach rosnących w takich samych warunkach, lecz nie traktowanych badanymi preparatami). Zawartość karotenoidów w liściach tych roślin była wyższa w granicach od 15 do 21%.

5.2.1.3. Aktywność reduktazy azotanowej w liściach

Aktywność reduktazy azotanowej(V) w liściach kukurydzy po oprysku badanymi preparatami nie różniła się istotnie. Enzym ten wykazywał znacznie niższą aktywność w roślinach dokarmianych azotem w ilości 0,5 g N-wazon⁻¹. W liściach kukurydzy w warunkach stresu związanego z niedoborem azotu aktywność tego enzymu była wyższa jedynie pod wpływem stosowania biostymulatora Asahi SL oraz SA (rys. 13).



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)
Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0,05$)

Rys. 13. Aktywność reduktazy azotanowej w liściach kukurydzy
Fig. 13. Nitrate reductase activity in leaves of maize

W przypadku oprysku roślin biostymulatorem Asahi SL wystąpił wzrost aktywności tego enzymu o około 30%, natomiast po zastosowaniu SA – o około 20%. Oprysk pozostałymi preparatami nie spowodował istotnie wyższej aktywności tego enzymu.

5.2.1.4. Skład chemiczny części nadziemnych roślin

Zawartość fosforu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy pod wpływem wykorzystanych preparatów nie uległa istotnym zmianom. Przy zastosowaniu nawożenia azotem w ilości 1,5 g N-wazon⁻¹ stwierdzono nieznaczny wzrost zawartości tego składnika pokarmowego, po aplikacji roślin badanymi preparatami (tab. 8).

Nie stwierdzono istotnej różnicy w zawartości potasu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy zarówno w wyniku stosowania preparatów, jak i nawożenia azotem w ilości 0,5 i 1,5 g N-wazon⁻¹ (tab. 9). Średnio w doświadczeniu zawartość tego składnika pokarmowego w masie części nadziemnych kukurydzy wynosiła około 32 g·kg⁻¹.

Tabela 8
Table 8

Zawartość fosforu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Phosphorus content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Nawożenie azotem [g·wazon ⁻¹] – Nitrogen fertilization [g·pot ⁻¹]		
	1,5	0,5	Średnio – Mean
	Zawartość fosforu [g·kg ⁻¹] – Phosphorus concentration		
0 – Control	3,03	2,92	2,98
Asahi SL	3,21	2,81	3,01
SA	3,23	2,73	2,98
ASA	3,11	2,81	2,96
ALA	3,05	2,81	2,93
2-AE	3,01	2,75	2,88
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	2,57	2,34	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,21		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Tabela 9
Table 9

Zawartość potasu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Potassium content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Nawożenie azotem [g·wazon ⁻¹] – Nitrogen fertilization [g·pot ⁻¹]		
	1,5	0,5	Średnio – Mean
	Zawartość potasu [g·kg ⁻¹] – Potassium concentration		
0 – Control	31,4	30,6	31,0
Asahi SL	32,7	31,8	32,3
SA	33,2	32,1	32,7
ASA	30,9	32,8	31,9
ALA	30,8	32,6	31,7
2-AE	30,9	32,1	31,9
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	31,7	32,0	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Istotnie natomiast zmniejszyła się zawartość wapnia w masie części nadziemnych kukurydzy w warunkach stresu spowodowanego niedoborem azotu. Zawartość tego składnika pokarmowego była niższa o około 50% w stosunku do zawartości tego pierwiastka w roślinach nawożonych azotem ilości 1,5 g N·wazon⁻¹. Badane preparaty nie wpływały na zmianę zawartości tego pierwiastka w suchej masie części nadziemnych kukurydzy (tab. 10).

Tabela 10
Table 10

Zawartość wapnia w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Calcium content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Nawożenie azotem [g·wazon ⁻¹] – Nitrogen fertilization [g·pot ⁻¹]		
	1,5	0,5	Średnio – Mean
	Zawartość wapnia [g·kg ⁻¹] – Calcium concentration		
0 – Control	4,42	2,92	3,67
Asahi SL	4,42	2,84	3,63
SA	3,97	2,62	3,30
ASA	4,38	2,84	3,61
ALA	4,18	2,88	3,53
2-AE	4,32	2,65	3,49
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	4,28	2,79	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,58		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Podobnie jak w przypadku wapnia również zawartość magnezu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy była mniejsza w porównaniu z jego zawartością w roślinach zebranych z obiektów nawożonych azotem w mniejszej ilości. Zawartość tego składnika pokarmowego była niższa o około 50% w stosunku do zawartości tego pierwiastka w roślinach nawożonych azotem w ilości 1,5 g·wazon⁻¹. Zastosowanie badanych preparatów nie wpłynęło w istotny sposób na zmianę zawartości tego pierwiastka w suchej masie części nadziemnych kukurydzy (tab. 11).

Tabela 11
Table 11

Zawartość magnezu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Magnesium content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Nawożenie azotem [g·wazon ⁻¹] – Nitrogen fertilization [g·pot ⁻¹]		
	1,5	0,5	Średnio – Mean
	Zawartość magnezu [g·kg ⁻¹] – Magnesium concentration		
0 – Control	3,75	2,38	3,07
Asahi SL	3,78	2,45	3,12
SA	3,58	2,48	3,03
ASA	3,83	2,35	3,09
ALA	3,48	2,22	2,85
2-AE	3,43	2,31	2,87
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	3,64	2,37	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,51		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Nie wykazano istotnej różnicy w zawartości manganu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy w zależności od stopnia odżywienia roślin azotem (tab. 12). Odnotowano natomiast udowodnione statystycznie obniżenie zawartości tego składnika pokarmowego po oprysku roślin ASA oraz ALA. Pod wpływem stosowania obu badanych preparatów stwierdzono obniżenie zawartości tego mikroelementu w nadziemnej części kukurydzy. Pozostałe preparaty nie spowodowały istotnej zmiany w poziomie zawartości tego mikroskładnika.

Tabela 12
Table 12

Zawartość manganu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Manganese content in dry weight of the above-ground parts of maize

Objekt Treatment	Nawożenie azotem [g·wazon ⁻¹] – Nitrogen fertilization [g·pot ⁻¹]		
	1,5	0,5	Średnio – Mean
	Zawartość manganu [mg·kg ⁻¹] – Manganese concentration		
0 – Control	32,0	28,5	30,3
Asahi SL	31,9	28,3	30,1
SA	30,7	31,7	31,2
ASA	27,7	26,7	27,2
ALA	29,2	25,5	27,4
2-AE	29,9	28,6	29,3
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		1,9
Średnio – Mean	30,2	28,2	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Zawartość żelaza w masie części nadziemnych kukurydzy była niższa, gdy nawożono ją azotem w niższej ilości (tab. 13). Średnio było go mniej o około 13%. Po oprysku roślin biostymulatorem Asahi SL oraz ASA, 2-AE i ALA odnotowano spadek zawartości tego pierwiastka w roślinach w stosunku do jego zawartości w roślinach pochodzących z obiektu kontrolnego. Największe obniżenie zawartości tego składnika w części nadziemnych roślin wystąpiło po aplikacji roślin ALA.

Średnia zawartość miedzi w suchej masie części nadziemnych kukurydzy wynosiła około 4,5 mg·kg⁻¹ (tab. 14). Zawartość tego mikroelementu w suchej masie roślin nie zmieniła się pod wpływem stosowania badanych preparatów, z wyjątkiem ALA. Po oprysku kukurydzy tym preparatem odnotowano nieznaczny wzrost zawartości tego składnika. Po nawożeniu azotem kukurydzy w ilości 1,5 g N·wazon⁻¹ stwierdzono wzrost zawartości miedzi o około 25% w suchej masie części nadziemnych roślin.

Tabela 13
Table 13

Zawartość żelaza w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Iron content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Nawożenie azotem [g·wazon ⁻¹] – Nitrogen fertilization [g·pot ⁻¹]		
	1,5	0,5	Średnio – Mean
	Zawartość żelaza [mg·kg ⁻¹] – Iron concentration		
0 – Control	99,4	86,5	93,0
Asahi SL	96,1	77,5	86,8
SA	93,5	88,6	91,1
ASA	87,5	78,9	86,6
ALA	94,2	75,6	84,9
2-AE	90,3	80,3	85,3
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		6,1
Średnio – Mean	93,5	81,2	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	6,9		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Tabela 14
Table 14

Zawartość miedzi w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Copper content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Nawożenie azotem [g·wazon ⁻¹] – Nitrogen fertilization [g·pot ⁻¹]		
	1,5	0,5	Średnio – Mean
	Zawartość miedzi [mg·kg ⁻¹] – Copper concentration		
0 – Control	5,20	3,99	4,60
Asahi SL	5,15	3,71	4,43
SA	4,94	3,74	4,34
ASA	4,85	3,82	4,34
ALA	5,47	4,91	5,19
2-AE	4,61	3,89	4,25
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		0,25
Średnio – Mean	5,04	4,01	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,34		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Nieznaczny spadek zawartości cynku w części nadziemnych roślin stwierdzono pod wpływem ASA, ALA i 2-AE (tab. 15). Przy nawożeniu roślin azotem w ilości trzykrotnie wyższej odnotowano większą zawartość tego mikroelementu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy. Średnio zawartość cynku w roślinach była wyższa o 56%. Największy wzrost zawartości tego pierwiastka w roślinach stwierdzono po zastosowaniu SA i ALA. Oprysk roślin SA, ASA i 2-AE, a szczególnie ALA wpłynął na obniżenie zawartości tego pierwiastka w suchej masie części nadziemnych (tab. 15).

Tabela 15
Table 15

Zawartość cynku w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Zinc content in dry weight of the above-ground parts of maize

Objekt Treatment	Nawożenie azotem [g·wazon ⁻¹] – Nitrogen fertilization [g·pot ⁻¹]		
	1,5	0,5	Średnio Mean
	Zawartość cynku [mg·kg ⁻¹] – Zinc concentration		
0 – Control	54,1	35,6	44,9
Asahi SL	51,9	37,8	44,9
SA	51,9	30,3	41,1
ASA	47,7	31,5	39,6
ALA	46,4	26,6	36,5
2-AE	46,9	29,1	38,0
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		3,9
Średnio – Mean	49,8	31,8	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	4,6		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

5.2.2. Reakcja kukurydzy na badane preparaty w warunkach różnej pojemności wodnej gleby

5.2.2.1. Plon suchej masy

W roślinach na skutek ograniczenia podlewania roślin do poziomu 40% pełnej pojemności wodnej gleby stwierdzono spadek plonu suchej masy części nadziemnej o około 9 g·wazon⁻¹ (tab. 16).

W wyniku zastosowania w uprawie roślin biostymulatora Asahi SL oraz 2-AE stwierdzono przyrost suchej masy części nadziemnych roślin. W warunkach obniżonego zaopatrzenia roślin w wodę ten pozytywny efekt odnotowano również w przypadku stosowania SA. W tych okolicznościach uzyskano wyższy plon w zakresie od 5 do około 6 g·wazon⁻¹ w stosunku do plonu roślin zebranego z obiektu kontrolnego. W przypadku pozostałych preparatów nie stwierdzono udowodnionego statystycznie wzrostu plonu.

Tabela 16
Table 16

Plon suchej masy części nadziemnych kukurydzy
Yield dry weight of the above-ground parts of maize

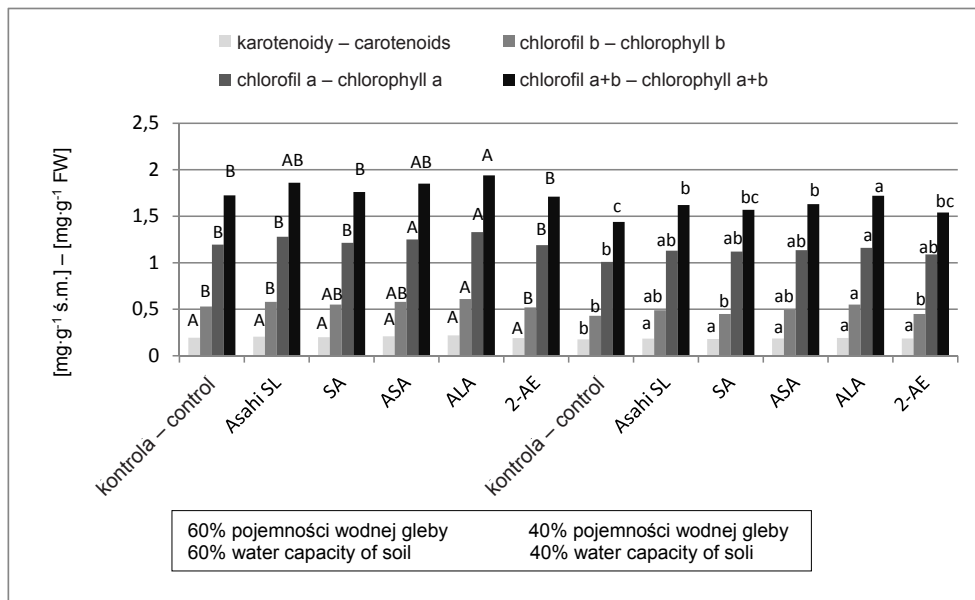
Obiekt Treatment	Pojemność wodna gleby – Water capacity of soil		
	60%	40%	Średnio – Mean
	Plon [g·wazon ⁻¹] – Yield [g·pot ⁻¹]		
0 – Control	58,9	47,9	53,4
Asahi SL	64,6	52,9	58,8
SA	63,1	53,3	58,2
ASA	62,1	50,9	56,6
ALA	63,6	51,7	57,7
2-AE	63,8	53,8	57,3
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	9,8		4,8
Średnio – Mean	62,7	51,8	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	3,4		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

5.2.2.2. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach

Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach kukurydzy w warunkach ograniczonego zaopatrzenia roślin w wodę zmniejszyła się (rys. 14). Zawartość chlorofili (chl a + chl b) w liściach roślin uprawianych w warunkach wilgotności gleby równej 40% pełnej pojemności wodnej obniżyła się o około 12%. Oprysk roślin badanymi preparatami przyczynił się do wzrostu zawartości barwników fotosyntetycznych, a w szczególności chlorofilu a oraz sumarycznej zawartości chlorofili.

Największy wzrost zawartości chlorofili w liściach kukurydzy uzyskano po zastosowaniu ALA i biostymulatora Asahi SL (około 15%). W przypadku pozostałych preparatów ich stosowanie spowodowało wzrost zawartości chlorofili w liściach kukurydzy w granicach 7–9%. Nie wykazano istotnych zmian w zawartości karotenoidów w liściach roślin traktowanych badanymi preparatami uprawianych w korzystniejszych warunkach zaopatrzenia roślin w wodę. Natomiast przy uprawie roślin w warunkach utrzymywania wilgotności gleby na poziomie 40% pełnej pojemności wodnej gleby odnotowano nieznaczny wzrost zawartości karotenoidów w liściach roślin, wówczas gdy poddano je działaniu wszystkimi badanymi preparatami.

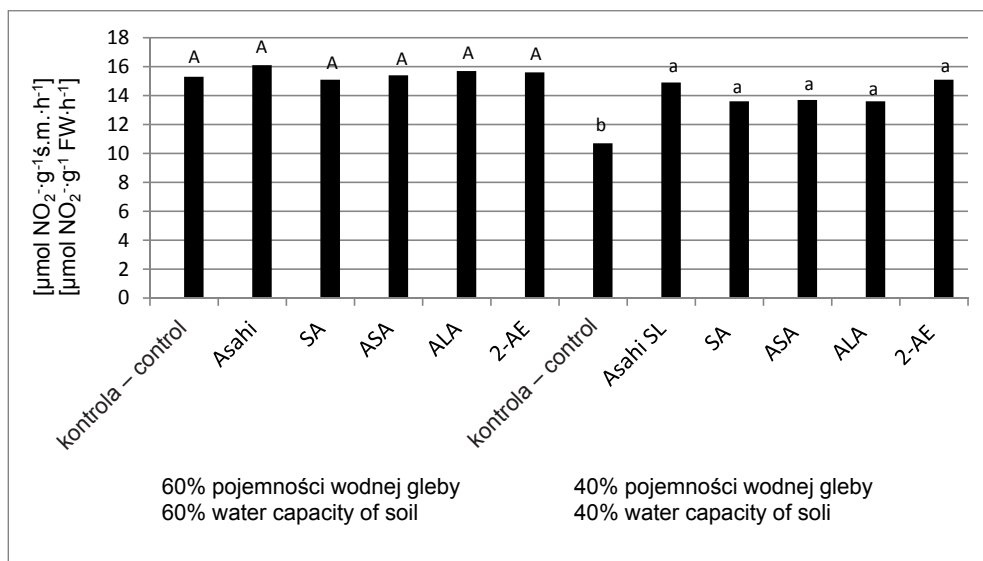


Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)
 Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0,05$)

Rys. 14. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach kukurydzy
 Fig 14. Photosynthetic pigments content in leaves of maize

5.2.2.3. Aktywność reduktazy azotanowej w liściach

Nie odnotowano istotnych zmian w aktywności enzymu reduktazy azotanowej(V) w liściach kukurydzy w warunkach wilgotności gleby na poziomie 60% pełnej pojemności wodnej i opryskanych badanymi preparatami (rys. 15). W liściach w warunkach niedoboru wody spadek aktywności tego enzymu wynosił blisko 30% w stosunku do jego aktywności w roślinach obiektu kontrolnego. Poddanie roślin opryskom badanymi preparatami wywołało wzrost aktywności tego enzymu w ich liściach. Największy wzrost aktywności tego enzymu odnotowano w liściach roślin poddanych działaniu biostymulatorem Asahi SL oraz 2-AE. Jego aktywność w tych warunkach wzrosła o około 25%.



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)

Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0,05$)

Rys. 15. Aktywność reduktazy azotanowej w liściach kukurydzy

Fig. 15. Nitrate reductase activity in leaves of maize

5.2.2.4. Skład chemiczny części nadziemnych roślin

Oprysk testowanymi substancjami nie wywołał istotnych zmian w zawartości fosforu w kukurydzy (tab. 17). Zawartość fosforu w suchej masie części nadziemnych roślin uprawianych w warunkach utrzymywania wilgotności gleby na poziomie 40% pełnej pojemności wodnej gleby zmniejszyła się w stosunku do jego zawartości w roślinach obiektu kontrolnego o około 10%. Poddanie roślin uprawianych w warunkach niedoboru wody testowanymi preparatami nie spowodowało istotnych zmian w zawartości tego składnika.

Nie wykazano istotnych zmian w zawartości potasu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy zarówno w warunkach zróżnicowanego zaopatrzenia roślin w wodę, jak również pod wpływem badanych preparatów oraz bez ich udziału (tab. 18).

Tabela 17
Table 17

Zawartość fosforu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Phosphorus content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Pojemność wodna gleby – Water capacity of soil		
	60%	40%	Średnio – Mean
	Zawartość fosforu [g·kg ⁻¹] – Phosphorus concentration		
0 – Control	2,83	2,53	2,98
Asahi SL	2,90	2,71	3,01
SA	3,10	2,72	2,98
ASA	2,93	2,64	2,96
ALA	2,93	2,55	2,93
2-AE	2,95	2,68	2,88
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,47		r.n.
Średnio – Mean	2,94	2,64	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,21		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Tabela 18
Table 18

Zawartość potasu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Potassium content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Pojemność wodna gleby – Water capacity of soil		
	60%	40%	Średnio – Mean
	Zawartość potasu [g·kg ⁻¹] – Potassium concentration		
0 – Control	28,4	31,1	29,8
Asahi SL	29,6	32,4	31,0
SA	31,6	33,7	32,7
ASA	29,4	31,4	30,4
ALA	29,2	31,5	30,4
2-AE	29,5	31,6	30,6
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	29,6	32,0	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Podobnie jak w przypadku potasu nie wykazano również istotnych zmian w zawartości wapnia i magnezu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy w stosunku do pojemności wodnej gleby oraz badanych preparatów (tab. 19, 20).

Tabela 19

Table 19

Zawartość wapnia w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Calcium content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Pojemność wodna gleby – Water capacity of soil		
	60%	40%	Średnio – Mean
	Zawartość wapnia [g·kg ⁻¹] – Calcium concentration		
0 – Control	4,42	4,31	4,37
Asahi SL	4,61	4,28	4,45
SA	4,25	4,45	4,35
ASA	4,43	4,45	4,44
ALA	4,33	4,35	4,34
2-AE	4,25	4,45	4,35
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	4,38	4,38	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Tabela 20

Table 20

Zawartość magnezu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Magnesium content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Pojemność wodna gleby – Water capacity of soil		
	60%	40%	Średnio – Mean
	Zawartość magnezu [g·kg ⁻¹] – Magnesium concentration		
0 – Control	2,75	2,67	2,71
Asahi SL	2,78	3,02	2,90
SA	2,85	2,98	2,92
ASA	2,86	3,10	2,98
ALA	2,78	2,92	2,85
2-AE	2,83	2,75	2,79
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	2,81	2,91	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Zawartość manganu w częściach nadziemnych kukurydzy zwiększyła się w warunkach obniżonego zaopatrzenia roślin w wodę. Natomiast nie stwierdzono istotnego wpływu badanych preparatów na jego zawartość w roślinach (tab. 21).

Nie odnotowano istotnych zmian w zawartości żelaza w częściach nadziemnych kukurydzy uprawianej w warunkach zróżnicowanego zaopatrzenia w wodę, wykazano natomiast nieznaczne obniżenie jego zawartości pod wpływem stosowanych preparatów (tab. 22). Dotyczyło to w szczególności ASA, ALA i 2-AE oraz biostymulatora Asahi w warunkach obniżonego zaopatrzenia roślin w wodę.

Tabela 21
Table 21

Zawartość manganu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Manganese content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Pojemność wodna gleby – Water capacity of soil		
	60%	40%	Średnio – Mean
	Zawartość manganu [mg·kg ⁻¹] – Manganese concentration		
0 – Control	23,6	28,5	26,1
Asahi SL	23,1	28,8	26,0
SA	25,1	31,7	28,4
ASA	23,4	27,7	25,6
ALA	25,4	26,4	25,9
2-AE	27,9	27,7	27,8
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	24,8	28,5	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	3,3		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Tabela 22
Table 22

Zawartość żelaza w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Iron content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Pojemność wodna gleby – Water capacity of soil		
	60%	40%	Średnio – Mean
	Zawartość żelaza [mg·kg ⁻¹] – Iron concentration		
0 – Control	101,4	96,5	99,0
Asahi SL	98,2	87,5	92,9
SA	93,5	100,6	97,1
ASA	87,5	88,9	88,2
ALA	92,2	85,6	88,9
2-AE	90,5	90,0	90,3
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		7,1
Średnio – Mean	93,9	91,5	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

W przypadku miedzi odnotowano zarówno nieznaczny spadek jej zawartości w roślinach przy obniżonym zaopatrzeniu w wodę, jak i pod wpływem stosowania testowanych preparatów (tab. 23).

Tabela 23

Table 23

Zawartość miedzi w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Copper content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Pojemność wodna gleby – Water capacity of soil		
	60%	40%	Średnio – Mean
	Zawartość miedzi [mg·kg ⁻¹] – Copper concentration		
0 – Control	5,71	5,18	5,45
Asahi SL	5,75	4,59	5,17
SA	5,34	4,62	4,98
ASA	5,32	4,62	4,97
ALA	5,61	4,64	5,13
2-AE	4,97	4,63	4,80
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		0,34
Średnio – Mean ₁	5,45	4,86	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,24		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Nie wykazano istotnych różnic w zawartości cynku w roślinach w zależności od obu badanych czynników (tab. 24).

Tabela 24

Table 24

Zawartość cynku w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Zinc content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Pojemność wodna gleby – Water capacity of soil		
	60%	40%	Średnio – Mean
	Zawartość cynku [mg·kg ⁻¹] – Zinc concentration		
0 – Control	33,1	32,1	32,6
Asahi SL	33,5	30,9	32,2
SA	26,9	33,6	30,3
ASA	27,4	33,5	30,5
ALA	36,9	26,8	31,9
2-AE	30,1	31,5	30,8
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	31,3	31,4	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

5.2.3. Reakcja kukurydzy na badane preparaty w warunkach zasolenia

5.2.3.1. Plon suchej masy

Plon suchej masy części nadziemnych kukurydzy w warunkach zasolenia gleby uległ obniżeniu średnio o 53,7% (tab. 25). Plon kukurydzy w warunkach zasolenia po oprysku roślin testowanymi preparatami wzrósł w granicach 15,2–17,5% w porównaniu z roślinami z obiektu zerowego. Wykazano udowodniony statystycznie wpływ badanych preparatów na plon kukurydzy. Najwyższą zwyżkę plonu suchej masy odnotowano pod wpływem biostymulatora Asahi SL oraz 2-AE. Zastosowanie badanych substancji w formie oprysku na rośliny z obiektów nie poddanych zasoleniu spowodowało istotny wzrost plonu suchej masy części nadziemnej roślin (o około 11%) jedynie w przypadku 2-AE. Wszystkie badane substancje wykazały pozytywny wpływ na produktywność roślin uprawianych w warunkach zwiększonej zawartości soli w podłożu.

Tabela 25
Table 25

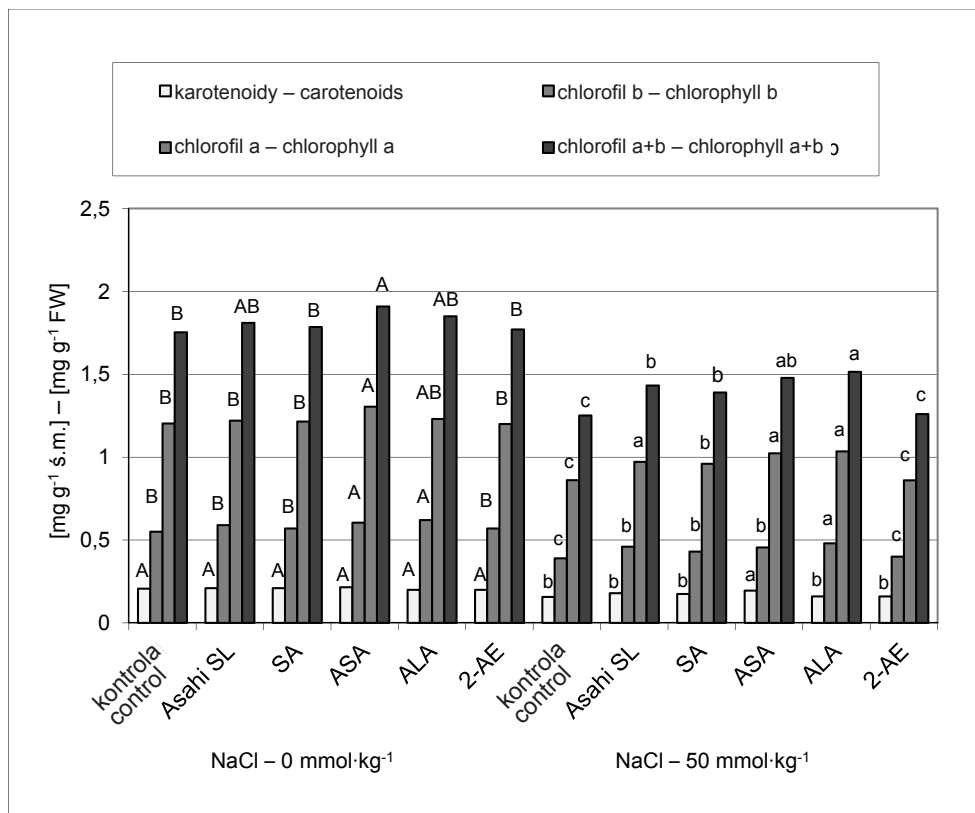
Plon suchej masy części nadziemnych kukurydzy
Yield dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Zasolenie [NaCl mmol·kg ⁻¹] – Salinity		
	0	50	Średnio – Mean
	Plon [g·wazon ⁻¹] – Yield [g·pot ⁻¹]		
0 – Control	59,3	25,6	42,5
Asahi SL	63,5	30,1	46,8
SA	63,1	29,7	46,4
ASA	62,3	29,5	45,9
ALA	62,9	29,8	46,4
2-AE	65,8	29,9	47,9
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	4,8		4,2
Średnio – Mean	62,8	29,1	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	3,9		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

5.2.3.2. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach

Zawartość zarówno chlorofili, jak i karotenoidów w liściach roślin uprawianych w warunkach zasolenia podłoża była niższa o około 20% porównaniu z ich zawartością w roślinach uprawianych w warunkach naturalnych (rys. 16). Zastosowanie badanych substancji zwiększyło ich zawartość, zwłaszcza chlorofili w granicach 14–18%. Najbardziej efekt ten był widoczny po zastosowaniu ALA i biostymulatora Asahi SL, natomiast najmniejszy w przypadku stosowania 2-AE.

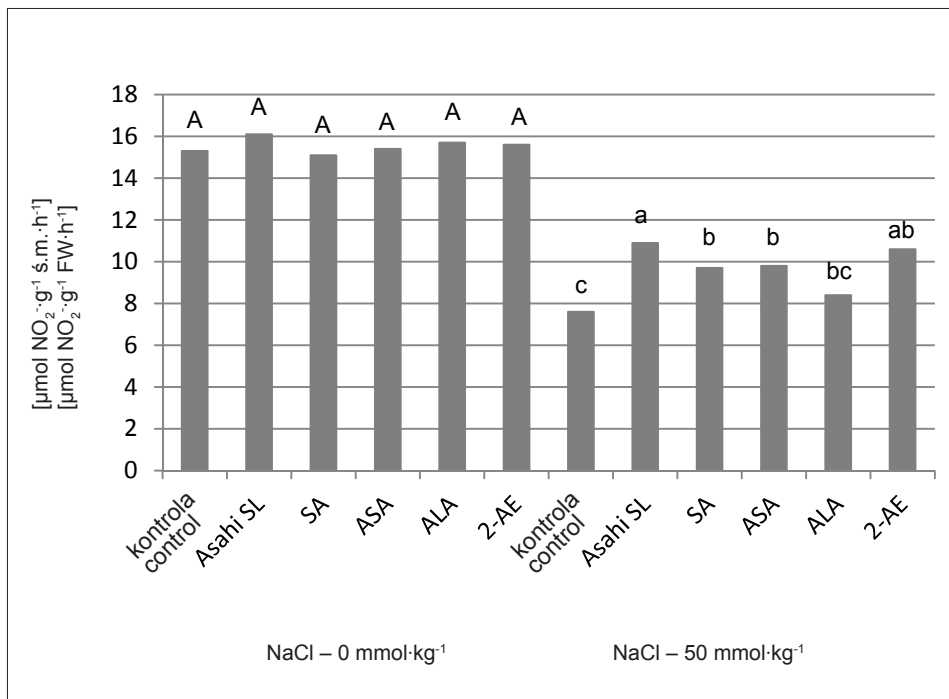


Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)
 Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Rys. 16. Zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach kukurydzy
 Fig. 16. Photosynthetic pigments content in leaves of mize

5.2.3.3. Aktywność reduktazy azotanowej w liściach

Nie odnotowano istotnych zmian w aktywności enzymu reduktazy azotanowej (V) w liściach kukurydzy w warunkach naturalnych i opryskanych badanymi preparatami (rys. 17). W liściach roślin w warunkach zasolenia spadek aktywności tego enzymu wynosił blisko 50% w stosunku do jego aktywności w roślinach obiektu kontrolnego. Poddanie roślin uprawianych w warunkach zasolenia opryskom badanymi preparatami wywołało wzrost aktywności tego enzymu w ich liściach. Największy wzrost aktywności tego enzymu odnotowano w liściach roślin poddanych działaniu biostymulatorem Asahi SL oraz 2-AE. Jego aktywność w tych warunkach wzrosła o około 25%. Jedynie w przypadku ALA nie stwierdzono istotnego wzrostu aktywności tego enzymu w liściach roślin uprawianych w warunkach zasolenia.



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)
 Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Rys. 17. Aktywność reduktazy azotanowej w liściach kukurydzy
 Fig. 17. Nitrate reductase activity in leaves of maize

5.2.3.4. Skład chemiczny części nadziemnych roślin

Przy uprawie kukurydzy w warunkach zasolenia stwierdzono wzrost zawartości fosforu w suchej masie części nadziemnych roślin średnio o 0,67 g·kg⁻¹ (tab. 26). Nie wykazano istotnego zróżnicowania w zawartości tego pierwiastka w suchej masie tej rośliny w zależności od stosowanych preparatów i ich współdziałania z warunkami uprawy.

Zawartość potasu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy w warunkach zasolenia uległa obniżeniu średnio o 6,5 g·kg⁻¹ (18,4%) w stosunku do jego zawartości w roślinach zebranych z obiektów nie poddanych zasoleniu. Analiza statystyczna wyników nie wykazała istotnego zróżnicowania stosowanych preparatów oraz interakcji preparaty x warunki uprawy (tab. 26).

Tabela 26
Table 26

Zawartość fosforu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Phosphorus content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Zasolenie [NaCl mmol·kg ⁻¹] – Salinity		
	0	50	Średnio – Mean
	Zawartość fosforu [g·kg ⁻¹] – Phosphorus content		
0 – Control	3,03	3,65	3,34
Asahi SL	3,08	3,73	3,41
SA	3,04	3,75	3,40
ASA	3,08	3,75	3,42
ALA	3,23	3,73	3,48
2-AE	2,90	3,78	3,34
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	3,06	3,73	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,53		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Tabela 27
Table 27

Zawartość potasu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Potassium content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Zasolenie [NaCl mmol·kg ⁻¹] – Salinity		
	0	50	Średnio – Mean
	Zawartość potasu [g·kg ⁻¹] – Potassium content		
0 – Control	34,3	24,3	29,3
Asahi SL	34,4	28,1	31,3
SA	36,4	29,8	33,1
ASA	34,2	27,2	30,7
ALA	34,4	29,0	31,7
2-AE	31,2	28,7	30,0
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	34,2	27,9	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	6,5		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

W roślinach uprawianych w warunkach zasolenia odnotowano również mniejszą zawartość wapnia średnio o 0,63 g·kg⁻¹ suchej masy. Także w przypadku tego pierwiastka, podobnie jak w przypadku potasu, analiza statystyczna wyników nie uwidoczniła istotnego zróżnicowania preparatów, jak i interakcji preparaty x warunki uprawy w stosunku do zawartości tego składnika pokarmowego w części nadziemnej kukurydzy (tab. 28).

Tabela 28
Table 28

Zawartość wapnia w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Calcium content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Zasolenie [NaCl mmol·kg ⁻¹] – Salinity		
	0	50	Średnio – Mean
	Zawartość wapnia [g·kg ⁻¹] – Calcium content		
0 – Control	4,12	3,04	3,58
Asahi SL	3,83	3,41	3,62
SA	3,83	3,45	3,64
ASA	4,11	3,42	3,77
ALA	4,28	3,92	4,10
2-AE	3,95	3,11	3,53
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	4,02	3,39	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,39		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Tabela 29
Table 29

Zawartość magnezu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Magnesium content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Zasolenie [NaCl mmol·kg ⁻¹] – Salinity		
	0	50	Średnio – Mean
	Zawartość magnezu [g·kg ⁻¹] – Magnesium		
0 – Control	2,90	2,15	2,53
Asahi SL	2,95	2,65	2,80
SA	2,95	2,75	2,85
ASA	2,98	2,65	2,82
ALA	2,93	2,58	2,76
2-AE	2,85	2,25	2,56
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	2,93	2,51	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	0,35		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Zawartość magnezu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy w warunkach zasolenia była niższa średnio o 0,42 g·kg⁻¹ (14,3%). Nie wykazano istotnego zróżnicowania zawartości tego pierwiastka w roślinach w zależności od stosowania badanych preparatów, jak i ich interakcji z warunkami uprawy (tab. 29).

W przypadku zawartości manganu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy istotne zróżnicowanie stwierdzono jedynie dla warunków uprawy. W warunkach zasolenia zawartość tego składnika była wyższa średnio o 4,0 mg·kg⁻¹ (tab. 30).

Zawartość żelaza w części nadziemnych kukurydzy w warunkach zasolenia uległa zmniejszeniu średnio o 14,6 mg·kg⁻¹ (tab. 31). Nie odnotowano natomiast istotnych zmian w zawartości tego mikroelementu w zależności od stosowania badanych preparatów oraz interakcji obu badanych czynników.

Tabela 30

Table 30

Zawartość manganu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Manganese content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Zasolenie [NaCl mmol·kg ⁻¹] – Salinity		
	0	50	Średnio – Mean
	Zawartość manganu [mg·kg ⁻¹] – Manganese content		
0 – Control	26,1	33,1	29,6
Asahi SL	25,8	30,8	28,3
SA	27,9	32,4	30,2
ASA	26,3	30,8	28,6
ALA	26,6	28,1	27,4
2-AE	27,8	29,5	28,7
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	26,8	30,8	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	3,5		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Tabela 31

Table 31

Zawartość żelaza w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Iron content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Zasolenie [NaCl mmol·kg ⁻¹] – Salinity		
	0	50	Średnio – Mean
	Zawartość żelaza [mg·kg ⁻¹] – Iron content		
0 – Control	119,1	107,6	113,4
Asahi SL	103,6	94,2	98,9
SA	104,0	94,7	99,4
ASA	114,1	98,2	106,2
ALA	107,4	99,8	103,6
2-AE	102,0	88,0	95,0
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	111,7	97,1	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	9,8		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

W przypadku miedzi nie wykazano istotnego zróżnicowania zawartości tego mikrośkładnika w suchej masie części nadziemnych kukurydzy dla warunków uprawy, preparatów ani interakcji obu badanych czynników (tab. 32).

Analiza statystyczna zawartości cynku w suchej masie kukurydzy nie wykazała istotności jego zróżnicowania w zależności od obu badanych preparatów i warunków uprawy (tab. 33). W warunkach zasolenia zawartość tego pierwiastka w roślinach zwiększyła się o 4,2 mg·kg⁻¹, co stanowi około 10%.

Tabela 32

Table 32

Zawartość miedzi w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Copper content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Zasolenie [NaCl mmol·kg ⁻¹] – Salinity		
	0	50	Średnio – Mean
	Zawartość miedzi [mg·kg ⁻¹] – Copper content		
0 – Control	5,89	5,28	5,45
Asahi SL	6,15	5,61	5,17
SA	5,75	5,61	4,98
ASA	5,58	5,35	4,97
ALA	5,72	5,38	5,13
2-AE	5,93	5,44	4,80
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		r.n.
Średnio – Mean	5,84	5,45	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Tabela 33

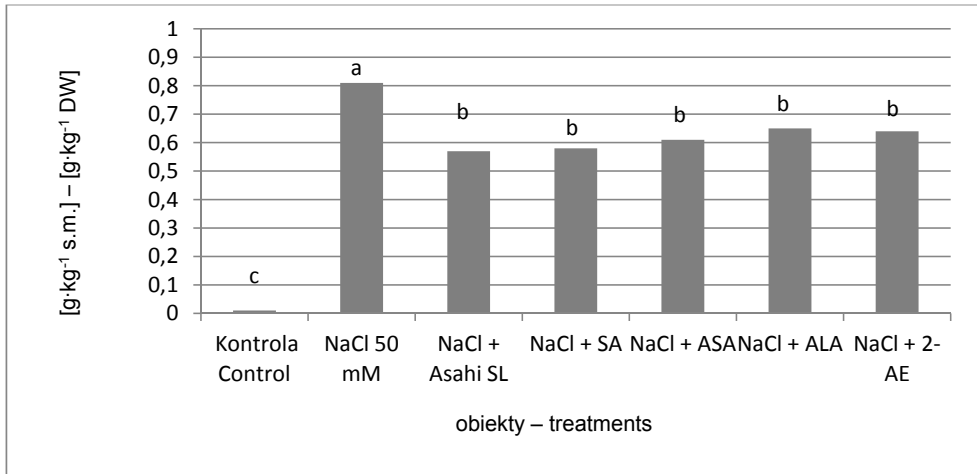
Table 33

Zawartość cynku w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
Zinc content in dry weight of the above-ground parts of maize

Obiekt Treatment	Zasolenie [NaCl mmol·kg ⁻¹] – Salinity		
	0	50	Średnio – Mean
	Zawartość cynku [mg·kg ⁻¹] – Zinc content		
0 – Control	42,2	52,9	47,6
Asahi SL	43,1	45,1	44,1
SA	45,2	44,1	44,7
ASA	42,3	45,4	43,9
ALA	44,2	47,8	46,0
2-AE	39,0	46,3	42,7
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	r.n.		4,3
Średnio – Mean	42,7	46,9	–
NIR _(α=0,05) – LSD _(α=0,05)	3,3		–

r.n. – różnica nieistotna – not significant difference

Zdecydowanie wzrosła zawartość sodu w części nadziemnych kukurydzy w warunkach zasolenia (o około $0,8 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1} \text{ s. m.}$). Wszystkie testowane substancje spowodowały ograniczenie zawartości tego pierwiastka w porównaniu z jego zawartością w roślinach uprawianych w warunkach zasolenia, lecz nie traktowanych preparatami (rys. 18).



Wartości oznaczone tą samą literą nie różnią się istotnie ($\alpha = 0,05$)
 Values followed by the same letter are not significantly different ($\alpha = 0.05$)

Rys. 18. Zawartość sodu w suchej masie części nadziemnych kukurydzy
 Fig. 18. Sodium content in dry weight of the above-ground parts of maize

6. Dyskusja nad wynikami

Oddziaływanie na rośliny niekorzystnych czynników środowiska prowadzi zwykle do zmian w metabolizmie roślin oraz wystąpienia w roślinach określonych reakcji na czynnik stresowy. W definicji stresu stosowanej w biologii roślin za warunki stresowe uważa się taką sytuację, w której ograniczenia zewnętrzne limitują tempo produkcji suchej masy roślin do wartości poniżej ich genetycznego potencjału. Reakcja roślin na stres jest w dużym stopniu uzależniona od naturalnych zdolności danego gatunku do znoszenia tych zagrożeń. Zdolności obronne roślin mogą być wspomagane między innymi przez różne zabiegi agrotechniczne związane ze stosowaniem środków zwiększających odporność roślin na czynniki wpływające niekorzystnie na procesy wzrostu i rozwoju roślin.

Na pierwszym etapie przeprowadzonych badań analizowano aktywność biologiczną substancji. Określano ją na podstawie doświadczeń wegetacyjnych prowadzonych w warunkach laboratoryjnych metodą kultur hydroponicznych. Ocena aktywności biologicznej testowanych preparatów określona na podstawie parametrów wzrostu siewek kukurydzy w warunkach laboratoryjnych wykazała, że wszystkie badane substancje stymulowały ich wzrost w początkowej fazie wegetacji. Efekty pozytywnego wpływu tych preparatów na wzrost siewek kukurydzy w przypadku SA, ASA i ALA dotyczyły głównie stężeń 0,25 i 0,5 mmol·dm⁻³, w przypadku 2-AE znacznie wyższych – w granicach 10,0 mmol·dm⁻³, natomiast w odniesieniu do biostymulatora Asahi SL – stężenia 0,1%. Preparaty zastosowane w wyższych koncentracjach z reguły albo nie wpływały w istotny sposób na wzrost siewek kukurydzy, względnie ograniczały wzrost zarówno korzeni, jak i części nadziemnych roślin w stosunku do ich wzrostu na obiekcie kontrolnym.

Przeprowadzone badania wykazały, że Asahi SL stymulował przyrost świeżej i suchej masy części nadziemnych kukurydzy, ale tylko wtedy, gdy był stosowany w najniższym stężeniu (0,1%). Natomiast w wyższych stężeniach albo nie wpływał dodatnio na wzrost siewek kukurydzy, bądź oddziaływał negatywnie zarówno na wzrost wydłużeniowy pędu, jak i na przyrost masy części nadziemnych roślin.

W doświadczeniach prowadzonych przez innych autorów Asahi SL używany był zwykle w stężeniach 0,1–0,2% i najczęściej stymulował wzrost masy bulw, korzeni, owoców bądź nasion różnych roślin [Zahradniček i wsp. 1998, Černý i wsp. 2002, Czečko i Mikos-Bielak 2004, Kołodziej 2004, Mikos-Bielak 2004, Kositorna 2005, Kozak i Marlarz 2007]. Zwykle najlepsze rezultaty w stymulacji wzrostu badanych roślin uzyskiwano po 2- lub 3-krotnym oprysku roślin tym preparatem. W tych doświadczeniach Asahi SL

stosowano, opryskując rośliny w takich fazach rozwojowych, które w największym stopniu decydują o wielkości plonu. Preparat ten w niektórych badaniach stosowano w stężeniu wyższym niż 0,2%, przy czym z reguły nie uzyskiwano jego pozytywnego oddziaływania na wzrost i procesy fizjologiczno-biochemiczne badanych roślin. Używany był przede wszystkim również, tak jak w badaniach własnych, w postaci oprysku dolistnego. Uzasadnienie stymulującego wpływu tego preparatu na wzrost roślin wiązało się w wielu wypadkach ze zwiększeniem zawartości barwników w liściach roślin. Zdaniem Słowińskiego [2004] oraz Mikos-Bielak [2005] jego pozytywny wpływ na wzrost roślin wynika również ze stymulującego wpływu na działanie jednego z typowych regulatorów wzrostu odpowiedzialnego za wzrost komórek – kwasu indolilo-3-octowego (IAA). Z kolei według Kourpila [1996] preparat ten stymuluje aktywność niektórych enzymów, zwłaszcza reduktazy azotanowej i fosfatazy ksantynowej. Reduktaza azotanowa uczestniczy w redukcji azotanów, a zatem usprawnia metabolizm azotowy, natomiast fosfataza przyspiesza przepływ asymilatów z liści do organów zapasowych. Według Vavriny [1997a,b] Asahi SL zwiększa również odporność roślin na infekcje grzybowe.

Z prac prezentowanych przez wielu autorów dotyczących aktywności biologicznej SA i ASA [Gutierrez-Coronado i wsp. 1998, Kumar i wsp. 2000, Chen i Murata 2002, Tari i wsp. 2002, Shakirova i wsp. 2003; Shim i wsp. 2003, Ananieva i wsp. 2004, Stevens i wsp. 2006, Gunes i wsp. 2007, Hussein i wsp. 2007, Kaydan i wsp. 2007, Eraslan i wsp. 2008] wynika, że ich aktywność biologiczna zależy w dużej mierze od sposobu stosowania. Zwykle aktywność preparatu była wyższa wówczas, gdy dodawano go bezpośrednio do roztworu odżywczego (pożywki) względnie używano do moczenia nasion. W przypadku aplikacji preparatów w postaci oprysku zakres stosowanych stężeń był wyższy.

SA oraz jego pochodna acetylowa (ASA) zwykle przez większość badaczy były wykorzystane w stężeniach od 0,1 do 1,0 mmol·dm⁻³. W doświadczeniach prowadzonych przez Janicką-Rusak i wsp. [2004] na siewkach ogórka wykazano, że SA w stężeniach 0,1 i 1,0 mmol·dm⁻³ stymulował zarówno wzrost korzeni, jak i części nadziemnej roślin. Podobne symptomy stymulacji wzrostu siewek pszenicy, jęczmienia oraz kukurydzy odnotowano w badaniach prowadzonych przez Arfana i wsp. [2007], Bezrukową i wsp. [2001], Bhupindera i Usha [2003]. Nie brakuje również doniesień o negatywnych efektach wynikających ze stosowania SA i ASA na wzrost roślin. W badaniach prowadzonych przez Klocek i Mioduszewską [2001] na ziemniaku analizowano wpływ SA na długość pędów, liczbę liści i korzeni oraz pojawiających się bulw. W większości wypadków działał on jako inhibitor wzrostu wszystkich organów. Tylko w najniższym stężeniu w kilku wypadkach działał stymulująco. Inhibicyjny efekt zależał od stężenia związku, gatunku roślin i odmiany. Basra i wsp. [2007] uważają, że hamowanie wzrostu roślin pod wpływem SA, obserwowane jednak zwykle przy wyższych dawkach tego preparatu, może być wynikiem ograniczenia w pobieraniu składników pokarmowych na skutek zaburzeń w integralności błon. Może ono wynikać również z zaburzeń w podziałach komórkowych i wzroście elongacyjnym komórek oraz ich silnej wakuolizacji. W pracy wykonanej przez Janicką-Rusak i wsp. [2004] stwierdzono, że traktowanie siewek ogórków kwasami fenolowymi powodowało ograniczenie ich wzrostu wydłużeniowego. Autorzy tej pracy sugerują, iż zahamowanie wzrostu siewek ogórków w wyniku traktowania roślin kwasami fenolowymi mogło być między innymi wywołane przez inhibicję funkcjonowania plazmolemowej pompy protonowej.

O ile badań ze stosowaniem SA jest stosunkowo dużo, to niewiele jest prac związanych z użyciem kwasu acetylosalicylowego. W pracach, w których badano aktywność SA i ASA w procesach dotyczących wzrostu roślin, nie odnotowano istotnych różnic w aktywności obu związków [Larque'-Saaverda 1978, Senaratna i wsp. 2000, Korkmaz i wsp. 2007].

W przypadku kwasu ALA jego pozytywny wpływ na wzrost siewek kukurydzy dotyczył również podobnego zakresu stężeń, jak przy stosowaniu SA i ASA ($0,25 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$). W wyższych stężeniach obserwowano zahamowanie wzrostu siewek względem roślin nie traktowanych ALA.

Przejawy fitotoksyczności ALA stosowanego w wyższych koncentracjach mogą wynikać z herbicydowego charakteru tego preparatu. W początkowym okresie badań nad jego aktywnością biologiczną postrzegany był on jako herbicyd [Rebeiz i wsp. 1988]. Był więc proponowany jako bezpieczny substytut dla herbicydów dipirydylowych. Jego pozytywny wpływ na wzrost roślin w początkowym okresie można wiązać z rolą ALA jako substratu wykorzystywanego w biosyntezie chlorofilu. Zdaniem Hotty i wsp. [1997] szczególnie pozytywny efekt po zastosowaniu ALA w uprawie fasoli obserwowano w początkowej fazie rozwojowej roślin. Zdaniem Eckerta i wsp. [1988] w roślinach traktowanych preparatami z grupy aminoalkoholi obserwowano zwiększony transport asymilatów i związków azotowych do korzeni, co m.in. było powodem stymulowania ich wzrostu.

Zakres stężeń 2-AE, przy których obserwowano pozytywny wpływ na wzrost roślin, był podobny do stężeń wywołujących stymulację wzrostu siewek kukurydzy w badaniach własnych [Eckert i wsp. 1988, Bergmann i wsp. 1994, Mascher i wsp. 2002, Suzuki i wsp. 2003].

Doświadczenia nad stresem spowodowanym w wyniku zastosowania dikwatu na rośliny przeprowadzono w warunkach laboratoryjnych metodą kultur hydroponicznych. Badano w nich reakcję siewek kukurydzy na herbicyd po wcześniejszej aplikacji na rośliny badanych preparatów. W badaniach analizowano reakcję roślin na te preparaty i w obecności herbicydu na podstawie parametrów wzrostu roślin oraz zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach, stopnia uszkodzenia błon plazmatycznych i peroksydacji lipidów. W doświadczeniach przeprowadzonych na siewkach kukurydzy wraz ze wzrostem stężenia herbicydu konsekwentnie zwiększała się jego fitotoksyczność. Miarą aktywności herbicydu było ograniczenie wzrostu siewek kukurydzy oraz obserwowany spadek zawartości barwników w liściach roślin. Po zastosowaniu herbicydu odnotowano wzrost zawartości dialdehydu malonowego (MDA) w liściach, w reakcji z kwasem tiobarbiturowym oraz zwiększony wpływ jonów z tkanek liści.

Dikwat należy do herbicydów dipirydylowych, uważanych za inhibitory fotosyntezy, które działają niszcząco na rośliny, wywołując stres oksydacyjny. Mechanizm ich działania polega na tym, że ich cząsteczki „przechwytyują” elektrony wybite z fotosystemu PSI pod wpływem światła i ulegają przez to redukcji do wolnych rodników, które utleniają się następnie tlenem atmosferycznym. Końcowym wynikiem tych przemian są powstające wysoce toksyczne nadtlenki, które powodują między innymi dezorganizację struktur komórkowych, uszkodzenia błon plazmatycznych i degradację chlorofilu [Fuerst i Vaughn 1990, Sau-Man i Ho 1997, Groninger i Bohanek 2000, Ivanov 2000, Stajner i wsp. 2003/2004]. Uzyskane wyniki wskazują, że fitotoksyczność dikwatu jest przede wszystkim spowodowana uszkodzeniem lipidów błon i zaburzeniami w ich przepuszczalności. Zwiększenie stopnia peroksydacji lipidów wskazuje na oksydacyjne uszkodzenia błon wywołane przez ten

herbicyd. Przedstawione wyniki znajdują potwierdzenie w badaniach innych autorów. Ekmecki i Terzioglu [2005] w badaniach z pszenicą odnotowali zarówno wzrost przepuszczalności membran plazmatycznych, jak i ilości wytwarzanego MDA, a ponadto odnotowali spadek poziomu nienasyconych kwasów tłuszczowych w roślinach.

Badając wpływ jonów z liści traktowanych dikwatem w prowadzonych doświadczeniach, stwierdzono pozytywny wpływ egzogenego SA oraz w nieco mniejszym zakresie ASA w zmniejszeniu toksyczności dikwatu. W wielu badaniach, w których analizowano stosowanie egzogenego SA, uzyskiwano pozytywne efekty w ograniczaniu skutków stresu herbicydowego [Ananieva i wsp. 2002, Popova i wsp. 2003, Grzyś i wsp. 2005, Silverman i wsp. 2005a, Żurek i Grzyś 2008]. Popova i wsp. [2003] zaobserwowali, że SA w stężeniu $0,5 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ zwiększał tolerancję siewek jęczmienia na parakwat za sprawą wzrostu aktywności enzymów antyoksydacyjnych. Z badań tych wynika, że stosowanie egzogenego SA zredukowało fitotoksyczność herbicydu zwłaszcza w odniesieniu do ograniczenia stopnia rozkładu chlorofilu, a także wpływu jonów z tkanek liści. Z doświadczeń prowadzonych przez Panchevę i wsp. [1996] na jęczmieniu wynika z kolei, że SA w stężeniu $1,0 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ ograniczał syntezę chlorofilu o około 25%. Być może jednak w przypadku jęczmienia była to zbyt wysoka dawka tego regulatora wzrostu i rozwoju roślin.

W przeprowadzonych badaniach zaobserwowano, że biostymulator Asahi SL może w sposób znaczący ograniczyć negatywne skutki działania herbicydu. Szczególnie jest to widoczne w przypadku zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach roślin. Efektywność stosowania badanych substancji jest jednak uzależniona od wielu czynników. Zaobserwowano, że Asahi SL przy niskim stężeniu dikwatu, co za tym idzie, przy niskim stresie oksydacyjnym nie wpływał na zmiany w fitotoksyczności herbicydu. Gdy jednak rośliny potraktowano herbicydem w większym stężeniu, biostymulator ograniczał negatywne skutki stresu, w efekcie odnotowano wzrost świeżej i suchej masy pędów. Może to być pochodną wpływu Asahi SL na transport związków w komórkach roślin. Po wnikięciu do komórek biostymulator stymuluje przepływ substancji chemicznych, co prowadzi do szybszej reakcji rośliny na czynniki stresowe i uruchomienia mechanizmów obronnych [Guo i Oosterhuis 1995]. Substancje składowe Asahi SL występują naturalnie w roślinach jako składniki enzymatycznych systemów oksydoredukcyjnych [Stutte i Clark 1990]. Związki te zastosowane egzogenicznie w preparacie Asahi SL zwiększają między innymi biosyntezę polifenoli, które odgrywają kluczową rolę w znoszeniu stresu oksydacyjnego, wywołanego przez niekorzystne czynniki [Vavrina 1997a,b]. Polifenole są naturalnymi antyoksydantami, redukują wolne rodniki, niwelując w ten sposób ich własności nowotworcze.

W przeprowadzonym doświadczeniu 2-AE, podobnie jak ALA, nie wykazywał istotnego wpływu na parametry wzrostu siewek kukurydzy rosnących w warunkach stresu herbicydowego. Z badań nad stosowaniem ALA przez innych wynika, że ogranicza on skutki stresu oksydacyjnego wywołanego przez różne czynniki abiotyczne [Kuramochi i wsp. 1997, Nishihara i wsp. 2003, Zhang i wsp. 2006]. Zhang i wsp. [2008] donoszą o możliwości wykorzystania również tej substancji stosowanej egzogenicznie w celu zwiększenia tolerancyjności roślin na herbicydy. Z kolei 2-AE wykazywał ograniczający wpływ na fitotoksyczność parakwatu w badaniach Maschera i wsp. [2005a,b] u jęczmienia, wywołując zmiany w aktywności enzymów antyoksydacyjnych.

Działanie herbicydów uzależnione jest od wielu czynników, między innymi od rodzaju i stężenia substancji aktywnej oraz gatunku i fazy rozwojowej rośliny. Na skuteczność

wpływ mają także warunki glebowe, temperatura, wilgotność powietrza i gleby oraz intensywność światła [Sacała i wsp. 1999]. Na fitotoksyczność herbicydów mogą oddziaływać także składniki mineralne, obecne w roztworze herbicydu, jak też składniki mineralne występujące w roztworze glebowym, przy czym dotyczy to doglebowego stosowania herbicydów. Oprócz czynników wyżej opisanych na działanie herbicydów wpływają środki stosowane w celu poprawy skuteczności zabiegów chemicznych, takie jak adiuwanty. Herbicydy pobrane przez rośliny podlegają w ich komórkach strukturalnym i chemicznym modyfikacjom do form nieszkodliwych lub form mniej fitotoksycznych. Ta metaboliczna transformacja, która prowadzi do rozkładu i detoksykacji, zachodzi zarówno u gatunków tolerancyjnych, jak i wrażliwych na daną substancję aktywną. Jakkolwiek u gatunków tolerancyjnych (odpornych) procesy tych przemian zachodzą bardzo szybko, nie dopuszczając do akumulacji i możliwości ingerowania danego herbicydu w procesy życiowe (metaboliczne) zachodzące w roślinach. U gatunków wrażliwych herbicyd jest transformowany w małej ilości i w dodatku bardzo wolno. Niektóre herbicydy podczas przemian metabolicznych w roślinie mogą zwiększać swoją fitotoksyczność [Kuk i wsp. 2003].

Możliwość zmniejszenia dawek herbicydów, bez ujemnego wpływu na efekty ochrony plantacji przed zachwaszczeniem, jest obecnie przedmiotem badań wielu ośrodków naukowych, zwłaszcza w krajach zachodnioeuropejskich, gdzie w przeliczeniu na ha zużywa się duże ilości środków ochrony roślin. Akumulacja przeciwutleniaczy w tkankach liści roślin jest często wskaźnikiem reakcji obronnych, co z kolei prowadzi do większej tolerancji roślin na stres. Stres oksydacyjny charakterystyczny dla dikwatu [Milivojevic i Nikolic 1998, Groninger i Bohanek 2000] jest stresem, który pojawia się często przy oddziaływaniu na rośliny niemal wszystkich czynników stresowych. Dostatecznie istotnym zagadnieniem z punktu widzenia perspektyw praktycznego zastosowania badanych preparatów jest ich zdolność do ograniczenia skutków stresu oksydacyjnego. Podjęte badania nad możliwością ograniczenia skutków wynikających z zastosowania dikwatu mogą wskazać kierunek dla prac z zakresu inżynierii genetycznej, aby podnieść tolerancyjność roślin uprawnych na niektóre herbicydy, a także niekorzystne czynniki środowiska. Producenci roślin w celu uzyskania wyższych i lepszych plonów coraz częściej „wyręczają” rośliny w syntezie naturalnych substancji czynnych, stosując obok metod agrotechnicznych stymulatory wzrostu i rozwoju [Kołączyńska-Janicka 2004, Kositorna 2005]. Dzięki temu rośliny uprawne stają się bardziej odporne na szkodliwe działanie pewnych środków chemicznych (np. źle lub nieumiejętnie zastosowanych herbicydów).

W doświadczeniach przeprowadzonych w badaniach własnych wykazano, iż wraz ze wzrostem stężenia herbicydu zwiększał się jego niekorzystny wpływ na zawartość barwników fotosyntetycznych w liściach kukurydzy. W badaniach dotyczących ograniczenia fitotoksyczności herbicydu na podstawie zawartości barwników w liściach odnotowano pozytywny wpływ niektórych z analizowanych związków na wzrost ich zawartości. Szczególnie godny podkreślenia jest fakt stymulacji zawartości chlorofili w liściach kukurydzy pod wpływem ALA i biostymulatora Asahi SL. W warunkach silniejszego stresu, wywołanego przez dikwat w wyższym stężeniu, zarówno ALA, jak i 2-AE istotnie zmniejszyły negatywny wpływ herbicydu na siewki kukurydzy i w efekcie ograniczały spadek zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach pod wpływem herbicydu. Oprysk roślin SA i ASA przed użyciem herbicydu również ograniczał skutki jego toksycznego oddziaływania na zawartość barwników w liściach. SA w stężeniu $0,25 \text{ mmol-dm}^{-3}$ stymulował zawartość w liściach

siewek kukurydzy szczególnie chlorofilu a, którego zawartość wzrosła o około 25%, natomiast zawartość sumy chlorofilu o około 17%. Oprysk roślin SA przed zastosowaniem herbicydu spowodował, że herbicyd zarówno w stężeniu niższym, jak i wyższym wykazywał mniejszą toksyczność. Podobne rezultaty otrzymali Mascher i wsp. [2005a] w badaniach prowadzonych nad wpływem 2-AE na rośliny jęczmienia traktowanego parakwatem.

Chlorofile są najpowszechniej występującymi barwnikami w roślinach. Występują w liściach oraz innych eksponowanych na światło zielonych częściach roślin. Według Aarti i wsp. [2006] oraz Moharekar i wsp. [2003] w procesie syntezy chlorofilu zahamowaniu ulegają przede wszystkim chelataza-Mg, chelataza-Fe i oksydaza protoporfirynogenu IX. W liściach zawartość chlorofilu wynosi średnio około 0,25%, natomiast zawartość karotenoidów jest ponad 10-krotnie mniejsza – stanowią około 0,018% [Kozłowski i wsp. 2001]. Chlorofile są uważane za najmniej trwałe barwniki roślinne. W chloroplastach są one powiązane ze specyficznymi białkami, glikolipidami i sulfolipidami oraz innymi składnikami i w tej postaci są stabilne. Do czynników przyspieszających przemiany chlorofilu zalicza się: wysoką temperaturę, kwaśne środowisko, enzymy (chlorofilazę, lipooksygenazę i lipazę) oraz tlen i światło, a także ksenobiotyki [Chun i wsp. 2002]. Chlorofile łatwo ulegają rozpadowi pod wpływem kwasów i zasad. W środowisku kwaśnym dochodzi do wymiany jonu magnezu na dwa jony wodorowe i w efekcie powstaje oliwkowozielona feofityna lub rozpuszczalny w wodzie, dodatkowo pozbawiony fitolu, brunatny feoforbid [Dżugan 2006].

Można przypuszczać, że obserwowane pozytywne efekty stosowania badanych preparatów dotyczące ograniczenia spadku zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach roślin pod wpływem herbicydu mogą być pochodną ograniczenia stresu oksydacyjnego spowodowanego przez ten herbicyd. Takie przypuszczenia można wyciągnąć na podstawie wyników prac innych autorów [Chun i wsp. 2002, Domanskii i wsp. 2003].

W badaniach własnych dotyczących plonu masy części nadziemnych kukurydzy uprawianej w warunkach nawożenia azotem w dawce trzykrotnie niższej w stosunku do roślin obiektu kontrolnego odnotowano znaczny spadek plonu (około 20%). Towarzystwo temu również istotne zahamowanie aktywności enzymu reduktazy azotanowej oraz zawartości chlorofilu w liściach kukurydzy uprawianej w tych warunkach. W roślinach uprawianych w warunkach nawożenia azotem w niższej ilości (0,5 g-wazon⁻¹) zmniejszyła się zawartość wapnia i magnezu oraz manganu, miedzi i cynku. Pozytywny efekt dotyczący istotnego wzrostu plonu kukurydzy uprawianej w tych warunkach wystąpił jedynie po oprysku roślin 2-AE. Aktywność reduktazy azotanowej znacząco wzrosła natomiast pod wpływem traktowania roślin biostimulatorem Asahi SL oraz SA. Wszystkie testowane preparaty spowodowały istotny wzrost zawartości barwników fotosyntetycznych. Nie stwierdzono natomiast szczególnych zmian w zawartości badanych składników pokarmowych w suchej masie części nadziemnych roślin.

Azot uważany jest za najważniejszy plonotwórczy składnik pokarmowy. Wizualnym objawem jego niedoboru u roślin jest jasnozielony kolor liści i łodyg oraz strzelisty pokrój. Obniżenie plonu suchej masy części nadziemnej kukurydzy uprawianej w warunkach nawożenia azotem w niższej ilości jest wynikiem przede wszystkim zaburzeń w przemianach azotowych w roślinach. Obserwowane ograniczenie aktywności enzymu reduktazy azotanowej może wynikać przede wszystkim z braku jonów NO₃⁻. Enzym ten jest uważany za enzym adaptacyjny, a zatem zrozumiała jest jego mniejsza aktywność w sytuacji niedostatku substratu [Campbell 1999]. W przypadku niedostatecznego odżywienia roślin azotem docho-

dzi do zahamowania biosyntezy aminokwasów, białek, w tym białek enzymatycznych oraz kwasów nukleinowych. Ponadto wiadomo, że w tych warunkach może wystąpić również zahamowanie biosyntezy chlorofilu. Niedobór azotu u roślin prowadzi także do zmian w zawartości hormonów, szczególnie cytokinin i kwasu abscysynowego [Starck 2008]. Deficytowy poziom ilości azotanów w soku ksylemu hamuje wzrost liści i obniża przewodność szparkową, a ponadto zwiększa poziom ABA oraz obniża zawartość cytokinin. Konsekwencją wyżej wspomnianych zmian w metabolizmie jest również zahamowanie procesu fotosyntezy – podstawowego procesu zachodzącego u roślin, który decyduje o ich produktywności. Zdaniem Starck [2008] deficyt azotu w podłożu powoduje konieczność uruchomienia sprawnej regulacji intensywności wzrostu. W tych warunkach często dochodzi do ograniczenia intensywności fotosyntezy lub produkcji ATP, co powoduje obniżenie intensywności wzrostu. Pozwala jednak na utrzymanie stabilnego wzrostu w niekorzystnych warunkach środowiska i umożliwia utrzymanie homeostazy całego organizmu. Uzasadnienie pozytywnego wpływu 2-AE na plon suchej masy części nadziemnych roślin jest trudne do wyjaśnienia. Należy podkreślić, że 2-AE pełni funkcję w przekazywaniu sygnałów w komórkach roślinnych w chwili pojawienia się reakcji stresowej, a także uważany jest za związek stabilizujący funkcjonalność błon plazmatycznych [Bergmann i wsp. 1999]. W szeroko zakrojonych badaniach nad rolą 2-AE i choliny w uprawie takich roślin jak jęczmień, pszenica, żyto, ziemniaki Bergmann i wsp. [1999] stwierdzili, że plon roślin wzrósł po zastosowaniu tych substancji od 5 do około 20%. Z kolei obserwowane stymulujące oddziaływanie wszystkich badanych substancji na zawartość barwników fotosyntetycznych jest potwierdzeniem ich pozytywnego wpływu na syntezę barwników, wykazanego przez innych autorów [Khodary 2004, Chen i wsp. 2007, Gunes i wsp. 2007, Hussein i wsp. 2007, Eraslan i wsp. 2008, Przybysz i wsp. 2008, Joubert i Lefranc 2008, Turan i wsp. 2010].

Plon suchej masy części nadziemnych kukurydzy w warunkach zasolenia obniżył się w porównaniu z roślinami z obiektu kontrolnego o około 60%. Towarzystwo temu zdecydowane obniżenie poziomu zawartości barwników fotosyntetycznych w liściach oraz obniżenie akumulacji K, Ca, Mg, Mn i Fe i zdecydowany wzrost zawartości Na. Nadmierne stężenie Na w tkankach roślin wpływa na bilans składników pokarmowych. Wyniki Al-Karaki [1997] wskazują, że zasolenie wpływa na wzrost stężenia P zarówno w pędach, jak i w korzeniach roślin. Zwiększona akumulacja tego składnika pokarmowego może wynikać z efektu synergistycznego z jonami Na^+ [Grattan i Maas 1988]. Spadek zawartości potasu jest najprawdopodobniej spowodowany antagonizmem między jonami Na^+ i K^+ [Karmoker i wsp. 2008].

Wszystkie testowane preparaty pozytywnie wpłynęły na wzrost plonu kukurydzy uprawianej w warunkach zasolenia oraz na wzrost zawartości K, Ca, Mg, Mn i Fe. Ponadto odnotowano również mniejszą akumulację sodu w suchej masie części nadziemnych w roślinach poddanych działaniu testowanymi preparatami.

W roślinach zachodzi szereg zmian, które odbijają się niekorzystnie na procesie wzrostu i rozwoju w warunkach stresu solnego. Negatywne skutki stresu solnego dotyczą przede wszystkim akumulacji oraz toksycznego działania jonów Na^+ i Cl^- , naruszenia równowagi jonowej, dysfunkcji membran plazmatycznych, zmian w metabolizmie, zmian w aktywności enzymów [Ashraf i Harris 2004, Matuszak i wsp. 2007]. Pośrednio również dochodzi do zakłócenia gospodarki wodnej, wędnięcia, zasychania i opadania liści oraz generowania stresu oksydacyjnego [Azevedo Neto i wsp. 2006]. Ponadto zasolenie wpływa na ograniczenie intensywności podstawowych procesów fizjologicznych, jakimi są fotosynteza i oddychanie.

W tych warunkach obniżeniu ulega intensywność asymilacji CO₂ głównie na skutek ubytku barwników fotosyntetycznych, spadku aktywności enzymów, obniżenia transportu floemowego, zahamowania wzrostu akceptorów asymilatów, zmniejszenia uwodnienia komórek oraz spadku turgoru [Blumwald 2000, Zhu 2001, Khodary 2004, El-Tayeb 2005, Parida i Das 2005, Szalai i wsp. 2005, Szepesi i wsp. 2005, Mittler 2006, Gunes i wsp. 2007]. W warunkach zasolenia w roślinach dochodzi do uruchomienia mechanizmów przystosowawczych. W obrębie tych mechanizmów należy wyróżnić unikanie pobierania toksycznych jonów, selektywnego wydzielania przez korzenie, pobierania i magazynowania jonów przez korzenie, co między innymi zmniejsza uszkodzenie części nadziemnych roślin, usuwanie toksycznych jonów poprzez wydzielanie ich i akumulację we włoskach oraz starszych liściach i ich zrzucanie. Istotnym mechanizmem jest także wytwarzanie substancji równoważących toksyczne działanie jonów Na⁺ i Cl⁻, tzw. metabolitów kompatybilnych, do których należy zaliczyć między innymi prolinę, betainę, poliole: pinitol i mannitol i inne. Ważnym mechanizmem jest również aktywna detoksykacja poprzez zmianę ekspresji genów odpowiedzialnych za syntezę białek stresu solnego [Serrano i Rodriguez-Navarro 2001]. Uzyskane wyniki dotyczące pozytywnego wpływu testowanych substancji potwierdzają w dużej części badania przeprowadzone przez innych autorów. Tuna i wsp. [2007] w doświadczeniach wazonowych z kukurydzą obserwowali spadek zawartości barwników w liściach w warunkach stresu solnego. Wzrosła również przepuszczalność membran oraz zawartość jonów Na⁺ i odnotowano spadek zawartości w liściach N, P, K, Ca i Mg, a także Cu, Fe i Zn. Z kolei Turan i wsp. [2010] w doświadczeniach wazonowych z kukurydzą odnotowali wzrost zawartości fosforu, manganu i cynku przy spadku zawartości azotu, potasu, wapnia i żelaza. Natomiast przy aplikacji SA odnotowano wzrost zawartości barwników i aktywności badanych enzymów: dysmutazy ponadtlenkowej (SOD), oksydazy polifenolowej (PPO) i peroksydazy glutationowej (POX). SA oraz ASA są obiektami wielu badań dotyczących różnych stresów, jakim mogą podlegać rośliny, między innymi stresu oksydacyjnego [Agarwal i wsp. 2005a, Ekmekci i Terzioglu, 2005], wodnego [Singh i Usha 2003], solnego [El-Tayeb 2005], ale także wpływu obniżonej temperatury [Horváth i wsp. 2007], nadmiernej zawartości metali ciężkich [Pal i wsp. 2002], wpływu odżywiania mineralnego na rośliny [Gunes i wsp. 2007] oraz wielu innych czynników znacząco wpływających na prawidłowy wzrost i rozwój roślin. SA zwłaszcza w początkowej fazie działania wzmaga aktywność miedziowo-cynkowej dysmutazy nadtlenkowej, a inaktywuje katalazę i peroksydazę askorbinianową. W ten sposób pośredniczy w niekorzystnym dla roślin oksydacyjnym utlenianiu lipidów za pomocą H₂O₂, zwłaszcza nienasyconych kwasów tłuszczowych, części białek, chlorofilu i karotenów, co ujemnie wpływa na niektóre procesy biochemiczne, między innymi na fotosyntezę.

Woda stanowi przeciętnie 75% masy żywej roślin. Do prawidłowego przebiegu procesów wzrostu i rozwoju roślin potrzebny jest stan równowagi pomiędzy oddawaniem wody w procesach wydalania (transpiracja, gutacja) a jej pobieraniem z gleby. Należy podkreślić, że wymagania roślin w zakresie warunków wilgotnościowych zmieniają się w okresie wegetacji. Zwykle największe zapotrzebowanie roślin na wodę przypada na okres intensywnego wzrostu organów wegetatywnych oraz kwitnienia i formowania owoców.

W przeprowadzonych badaniach kukurydza uprawiana w warunkach stresu spowodowanego niedostatecznym zaopatrzeniem roślin w wodę dała istotnie niższy plon suchej masy części nadziemnych o około 15%. Towarzyszyło temu również obniżenie zawartości wszystkich barwników fotosyntetycznych oraz obniżenie aktywności reduktazy azotanowej

w liściach. Najbardziej pozytywny efekt w ograniczeniu skutków tego czynnika stresowego w odniesieniu do efektu końcowego, czyli uzyskanego plonu stwierdzono, oddziałując na rośliny biostymulatorem Asahi SL oraz SA i 2-AE. Najkorzystniej na ograniczenie zawartości barwników w liściach na skutek tego stresu zareagowały rośliny w kontakcie z biostymulatorem Asahi SL oraz ASA i ALA. Wszystkie stosowane preparaty korzystnie wpłynęły na wzrost aktywności reduktazy azotanowej w liściach roślin uprawianych w tych warunkach.

Pod wpływem stresu wodnego dochodzi do wzrostu aktywności enzymów sytemu antyoksydacyjnego (SOD, CAT, POD), zwłaszcza w początkowej fazie rozwojowej roślin [Reddy i wsp. 2004a]. W zależności od nasilenia stresu wzrasta również stopień peroksydacji lipidów [Jiang i Zhang 2002, Bai i wsp. 2006, Wang i wsp. 2008]. Konsekwencją zaburzeń w integralności błon wynikających między innymi ze wzrostu RFT są również zakłócenia w przebiegu podstawowych procesów fizjologicznych. Zaburzenia w gospodarce wodnej ujemnie wpływają na intensywność procesu fotosyntezy. Znajduje to potwierdzenie w badaniach Pszczółkowskiej i wsp. [2003], Wyszyńskiego i wsp. [2002] prowadzonych z różnymi gatunkami roślin. Zawartość barwników fotosyntetycznych, głównie chlorofili, w roślinach uprawianych w warunkach niedoboru wody w glebie zwykle ulega zmniejszeniu [Wang i wsp. 2008]. Niemniej jednak, obserwowano również niekiedy wzrost zawartości chlorofili u roślin uprawianych w takich warunkach [Olszewska 2004]. Schachtman i Goodger [2008] wskazują na zależności pomiędzy sygnalizacyjną funkcją azotanów a zawartością ABA i pH soku w ksylemie. Ich zdaniem zmiany pH w roślinach odgrywają często rolę sygnału stresowego, szczególnie w warunkach suszy.

Uzasadnienie dotyczące korzystnego oddziaływania preparatu Asahi SL na rośliny poddane różnym stresom można znaleźć w pracach innych autorów [Basak i Mikos-Bielak 2003, Harasimowicz-Herman i Borowska 2006, Kozak i wsp. 2006, Maciejewski i wsp. 2007, Przybysz i wsp. 2008]. Potwierdzony zostaje również jego pozytywny wpływ na zawartość barwników oraz aktywność enzymu reduktazy azotanowej w liściach roślin [Przybysz i wsp. 2008, Joubert i Lefranc 2008]. Podobnie przejawy korzystnego oddziaływania ALA na rośliny poddane stresom obserwowano w pracach innych autorów [Tanaka i wsp. 1993, Tanaka i Kuramochi 2001, Wang i wsp. 2003, Yoshida i wsp. 2005, Youssef i Awad 2008]. Z kolei według Bergmanna i wsp. [1999] antystresowy charakter 2-AE ujawnia się przede wszystkim przy silnym stresie. Preparat ten zwiększał aktywność enzymów antyoksydacyjnych: dysmutazy ponadtlenkowej (SOD), peroksydazy guajakalowej (GPOX) i askorbinianowej (APX), reduktazy glutationu (GR) oraz katalazy (CAT). Zmiany w aktywności enzymów antyoksydacyjnych prawdopodobnie decydują w największym stopniu o antystresowym działaniu tej substancji [Suzuki i wsp. 2003].

Również SA i ASA w wielu badaniach korzystnie wpływały nie tylko na aktywność enzymów antyoksydacyjnych, ale także na zawartość barwników fotosyntetycznych oraz na aktywność enzymu reduktazy azotanowej [Janda i wsp. 1999, Khan i in 2003, Khodary 2004, Chen i wsp. 2007, Gunes i wsp. 2007, Hussein i wsp. 2007, Eraslan i wsp. 2008, Umebese i wsp. 2009].

Zmiany klimatu będą wywierać silny wpływ na rolnictwo. Przeważa pogląd, że na skutek zmian klimatycznych wydłuży się okres wegetacyjny, co między innymi zwiększy możliwości uprawy kukurydzy na nasiona w regionach kraju, w których dotychczas było to niemożliwe. Wzrost średniej temperatury oraz zmniejszenie sumy opadów, a w szczególności zmiany ich rozkładu w poszczególnych porach roku wpłyną negatywnie na pro-

duktywność większości roślin i ich plony. Należy podkreślić, że wskutek znacznego postępu w zakresie inżynierii genetycznej już teraz zostały wytworzone genetycznie zmodyfikowane rośliny o zwiększonej tolerancji na niekorzystne czynniki środowiska. Stało się to dzięki modyfikacjom, w wyniku których zwiększono w roślinach zawartość substancji osmotycznie czynnych, naturalnie syntetyzowanych w obronie przed stresami. Zwiększenie syntezy antyoksydantów (np. peroksydaz) może także ograniczyć negatywne działanie różnych czynników stresowych. Podobne efekty można uzyskać przez zwiększenie syntezy białek późnej embriogenezy, szoku termicznego, a także innych związanych z transportem jonów [Sowa i Linkiewicz 2007]. Susza jest głównym czynnikiem spośród stresów abiotycznych, który ogranicza produkcję rolną. Odpowiedzi roślin na stres wodny zależą od stopnia ich rozwoju, jak również nasilenia i czasu trwania narażenia [Reddy i wsp. 2004b]. Na poziomie komórkowym – błony i białka mogą być uszkodzone przez zmniejszenie zawartości wody i zwiększenie ilości RFT [Castrillo i wsp. 2001, Artlip i Wiśniewski 2002, Mohammadkhani i Heidari 2007]. Komórki roślin są chronione przez skomplikowany system, składający się z przeciwutleniaczy nieenzymatycznych, jak również przeciwutleniaczy enzymatycznych, takich jak dysmutaza ponadtlenkowa (SOD), katalaza (CAT), peroksydaza askorbinianowa (APX). Ścisły związek między aktywnością enzymów antyoksydacyjnych i tolerancją roślin na stres stwierdzono w wielu pracach [Perl i wsp. 1993, Zhang i wsp. 2003, Zhang i Ervin 2004, Ge i wsp. 2006, Mohammadkhani i Heidari 2007].

Cechą charakterystyczną substancji wykazujących aktywność biologiczną i odznaczających się perspektywami ich wykorzystania w praktyce w celu zwiększenia tolerancji roślin na niesprzyjające czynniki środowiska jest przed wszystkim zmiana metabolizmu roślin w sposób korzystny z gospodarczego i rolniczego punktu widzenia, lecz bez powtarzalnego efektu. Reakcja roślin na te związki jest bardzo zmienna i uzależniona od wieku, stanu fizjologicznego rośliny, warunków siedliskowych, często również od reakcji synergistycznych bądź antagonistycznych pomiędzy endogennymi fitohormonami [Klasa i wsp. 1997, Czapla i wsp. 2003]. Skuteczność działania regulatorów wzrostu oraz substancji nie uznawanych za typowe regulatory wzrostu, lecz wykazujących działanie biologiczne może być uzależniona od sposobu dostarczania ich roślinie. Mogą one być stosowane dolistnie – przez opryskiwanie lub przez moczenie nasion oraz dogłębowo – przez wprowadzenie do gleby.

W obrębie biostymulatorów najczęściej wykorzystywanych do zwiększenia tolerancji roślin na niekorzystne czynniki występujące w okresie wegetacji roślin dotychczas najczęściej stosowane są preparaty uzyskiwane z glonów morskich. Wyciągi otrzymane z tych roślin zawierają znaczne ilości substancji czynnych, szczególnie auksyn oraz cytokinin [Kauffman i wsp. 2007].

Od wielu lat obserwowane są dążenia zmierzające do podnoszenia plonów roślin oraz poprawy jakości żywności poprzez hodowlę nowych odmian roślin uprawnych. Dotychczasowy mechanizm podnoszenia plonów w dużej mierze się wyczerpał. Nadzieja na odpowiedni do wzrostu populacji wzrost produkcji żywności tkwi we wroście wydajności z jednostki powierzchni. Osiągnięcia w tym zakresie są możliwe dzięki między innymi inżynierii genetycznej [Forsman 2004]. Dlatego hodowcy, obok klasycznych sposobów, dążą do wykorzystywania naukowych osiągnięć inżynierii genetycznej w przyspieszeniu hodowli pożądaných genotypów poprzez przenoszenie genów. Konwencjonalne metody hodowli i inżynieria genetyczna są wzajemnie uzupełniającymi się sposobami uzyskiwania odmian o pożądaných cechach.

7. WNIOSKI

1. Spośród badanych substancji u roślin uprawianych w kulturach hydroponicznych w warunkach stresu herbicydowego najlepsze efekty w ograniczeniu skutków jego fitotoksycznego działania wykazują kwas salicylowy i acetylosalicylowy. Preparaty te zwiększały zawartość chlorofili w liściach siewek kukurydzy oraz ograniczały stopień uszkodzenia błon plazmatycznych i proces peroksydacji lipidów.

2. Niedobór azotu w podłożu, niedostateczne zaopatrzenie roślin w wodę oraz zasolenie ograniczały wzrost roślin, zawartość barwników fotosyntetycznych (w szczególności chlorofili) i aktywność reduktazy azotanowej (NR) w liściach, plon suchej masy części nadziemnych kukurydzy oraz modyfikowały ich skład chemiczny.

3. Największy efekt w ograniczeniu skutków niedoboru azotu u kukurydzy uprawianej w doświadczeniach wazonowych wywołało zastosowanie na rośliny 2-AE. Pod jego wpływem istotnie wzrósł plon suchej masy części nadziemnych roślin, nie wykazano natomiast oddziaływania testowanych preparatów na zmiany w składzie chemicznym.

4. Skutki stresu wywołanego niedoborem wody w glebie w największym stopniu były łagodzone poprzez stosowanie biostymulatora Asahi SL. Wykazano wzrost zawartości barwników fotosyntetycznych i aktywności NR w liściach kukurydzy. Badane preparaty nie wpłynęły na zmianę zawartości składników mineralnych w tej roślinie.

5. Stres spowodowany zasoleniem podłoża w największym stopniu łagodziła aplikacja biostymulatora Asahi SL i 2-AE. Oprócz wzrostu zawartości barwników i aktywności NR zwiększyła się zawartość potasu, wapnia i magnezu w częściach nadziemnych kukurydzy.

6. W warunkach zasolenia podłoża wszystkie badane preparaty ograniczały akumulację sodu w roślinach kukurydzy.

7. W świetle przeprowadzonych badań największe możliwości w ograniczeniu negatywnego wpływu warunków stresowych na rośliny można uzyskać, wykorzystując w ich uprawie biostymulator Asahi SL, zwłaszcza w przypadku stresu wywołanego niedoborem wody oraz zasolenia podłoża. W ograniczeniu skutków stresu oksydacyjnego najlepszy efekt można uzyskać, stosując SA.

8. PIŚMIENNICTWO

- Aarti P.D., Tanaka R., Tanaka A., 2006. Effects of oxidative stress on chlorophyll biosynthesis in cucumber (*Cucumis sativus*) cotyledons. *Physiol. Plant.*, 128(1), 186–197.
- Afzal I., Basra S.M.A., Farooq M., Nawaz A., 2006. Alleviation of salinity stress in spring wheat by hormonal priming with ABA, salicylic acid and ascorbic acid. *Int. J. Agric. Biol.*, 8 (1), 23–28.
- Agarwal S., Sairam R.K., Srivastava G.C., Meena R.C., 2005a. Changes in antioxidant enzymes activity and oxidative stress by abscisic acid and salicylic acid in wheat genotypes. *J. Biol. Plant.*, 49 (4), 541–550.
- Agarwal S., Sairama R.K., Srivastava G.C., Tyagib A., Meena R.C., 2005b. Role of ABA, salicylic acid, calcium and hydrogen peroxide on antioxidant enzymes induction in wheat seedlings. *Plant. Sci.*, 169 (3), 559–570.
- Akande M.O., 2006. Effect of organic root plus (biostimulant) on the growth, nutrient content and yield of amaranthus. *Afric. J. Biotechnol.*, 5, 871–874.
- Al-Karaki G.N., 1997. Barley response to salt stress at varied levels of phosphorus. *J. Plant Nutr.*, 20, 1635–1643.
- Al-Khateeb S.A., 2006. Promotive effect of 5-aminolevulinic acid on growth yield and gas exchange capacity of barley (*Hordeum vulgare* L.) grown under different irrigation regimes. *J. King Saud Univ. Agric. Sci.*, 18 (2), 101–113.
- Ananieva E.A., Alexieva V.S., Popova L.P., 2002. Treatment with salicylic acid decreases the effects of paraquat on photosynthesis. *J. Plant Physiol.*, 159 (7), 685–693.
- Ananieva E.A., Christov K.N., Popova L.P., 2004. Exogenous treatment with salicylic acid leads to increased antioxidant capacity in leaves of barley plants exposed to paraquat. *J. Plant Physiol.*, 161, 319–328.
- Anioł A., Bielecki S., Twardowski T. 2008. Genetycznie zmodyfikowane organizmy – szanse i zagrożenia dla Polski. *Nauka*, 1, 63–84.
- Arfan M., Athar H.R., Asraf M., 2007. Does exogenous application of salicylic acid through the rooting medium modulate growth and photosynthetic capacity in two differently adapted spring wheat cultivars under salt stress? *J. Plant Physiol.*, 164, 685–694.
- Artlip T.S., Wiśniewski M.E., 2002. Induction of proteins in response to biotic and abiotic stresses, [in:] Pessarakli M. (Ed.) *Handbook of plant and crop physiology*. New York: Marcel Dekker, 657–679.
- Ashraf M., Harris P.J.C., 2004. Potential biochemical indicators of salinity tolerance in plants. *Plant Sci.*, 1665, 3–16.

- Azevedo Neto A.D., Prisco J.T., En'eas Filho J., Abreu C.E.B.D., Gomes-Filho E., 2006. Effects of salt stress on antioxidative enzymes and lipid peroxidation in leaves and roots of salt-tolerant and salt-sensitive maize genotypes. *Environ. Exp. Bot.*, 56 (1), 87–94.
- Bai L., Sui F., Ge T., Sun Z., Lu Y., Zhou G., 2006. Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. *Pedosphere*, 16 (3), 326–332.
- Bandurska H., 2001. Does proline accumulated in leaves of water deficit stressed barley plants confine cell membrane injury? I. Free proline accumulation and membrane injury index in drought and osmotically stressed plants. *Acta Physiol. Plant.*, 22 (4), 409–415.
- Basak H., Mikos-Bielak M., 2003. Wpływ preparatu Asahi na owocowanie jabłoni po wystąpieniu wiosennych przymrozków. *Mat. XIII Konferencji KNO – PAN sek. „Mrozoodporność” 14–15 V 2003, Kórnik*, 63–67.
- Basra S.M.A., Farooq M., Rehman H., Saleem B.A., 2007. Improving the germination and early seedling growth in melon (*Cucumis melo* L.) by pre-sowing salicylate treatments. *Int. J. Agri. Biol.*, 9 (4), 550–554.
- Bączek-Kwinta R., Niewiadomska E., Miszański Z., 2005. Physiological role of reactive oxygen species in chill-sensitive plants. *Phyton. Ann. Rei Bot.*, 45, 25–37.
- Bennicelli R.P., 2002. Indukcja systemu obronnego u pszenicy i pszenżyta w warunkach stresu tlenowego. *Acta Agroph.*, 35–75.
- Bergmann H., Machelett B., Leinhos V., 1994. Effect of natural amino alcohols on the yield of essential amino acids and the amino acid pattern in stressed barley. *Amino Acids*, 7, 327–331.
- Bergmann H., Lippmann B., Leinhos V., Tiroke S., Machelett B., 1999. Activation of stress resistance in plants and consequences for product quality. *J. Appl. Bot.*, 73, 153–161.
- Bergmann H., Rost S., Machelett B., 2002. Improvement of drought tolerance and changes of glycine betaine or proline accumulation in *Hordeum vulgare* L. by choline and 2-aminoethanol treatments. *J. Appl. Bot.*, 76, 87–95.
- Bezrukova M.V., Sakhabutdinova R., Fathutdinova R.A., Kyldiarova I., Shakirova F., 2001. The role of hormonal changes in protective action of salicylic acid on growth of wheat seedlings under water deficit. *Agrochimija*, 2, 51–54.
- Bhupinder S., Usha K., 2003. Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regul.*, 39, 137–141.
- Bi Y. M., Kenton P., Mur L., Darby R., Draper J., 1995. Hydrogen peroxide does not function downstream of salicylic acid in the induction of PR protein expression. *Plant J.*, 8, 235–245.
- Blumwald E., 2000. Sodium transport and salt tolerance in plants. *Curr. Opin. Cell Biol.*, 12, 431–434.
- Borsani O., Valpuesta V., Botella M.A., 2001. Evidence for a role of salicylic acid in the oxidative damage generated by NaCl and osmotic stress in *Arabidopsis* seedlings. *Plant Physiol.*, 126, 1024–1030.
- Cameron R.K., 2000. Salicylic acid and its role in plant defense responses: what do we really know? *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 56, 91–93.

- Campbell W.H., 1999. Nitrate reductase structure, function and regulation: bridging the gap between biochemistry and physiology. *Annu Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol.*, 50, 277–303.
- Castrillo M, Fernandez D, Calcagno A M, Trujillo I, Guenni L., 2001. Responses of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, protein content, and stomatal conductance to water deficit in maize, tomato, and bean. *Photosynthetica*, 39, 221–226.
- Chaves M.M., Flexas J., Pinheiro C., 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals Botany*, 103, 551–560.
- Chen T.H., Murata N., 2002. Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 5, 250–257.
- Chen J.C., Zhu L., Li Z., Pan X., 2007. Effects of exogenous salicylic acid on growth and H₂O₂-metabolizing enzymes in rice seedlings under lead stress. *J. Environ Sci.*, 19 (1), 44–4.
- Choudhury S., Panda S. K., 2004. Role of salicylic acid in regulating cadmium induced oxidative stress in *Oryza sativa* L. roots. *Bulg. J. Plant Physiol.*, 30 (3–4), 95–110.
- Chun J.C., Kim J.C., Hwang I.T., Kim S.E., 2002. Acteoside from *Rehmannia glutinosa* nullifies paraquat activity in *Cucumis sativus*. *Pest. Biochem. Physiol.*, 72 (3), 153–159.
- Clark S.F., Guy P.L, Burrit D.J., Jameson P.E., 2002. Changes in the activities of antioxidant enzymes in response to virus infection and hormone treatment. *Physiol. Plant.*, 114, 157–164.
- Czapla J., Nogalska A., Stasiulewicz L., 2003. Działanie syntetycznych auksyn na plonowanie i gospodarkę mineralną soi. *Acta Sci. Pol. Agric.*, 2 (1), 123–131.
- Czeczko R., Mikos-Bielak M., 2004. Efekty stosowania biostymulatora Asahi w uprawie różnych gatunków warzyw. *Annales UMCS, Sec. E.*, 59 (3), 1073–1079.
- Černý I., Pacuta V., Fecková J, Golian J., 2002. Effect of year and Atonik application on the selected sugar beet production and quality parameters. *J. Central Europ. Agric.*, 3 (1), 15–21.
- Dobrzański A., Anyszka Z., Elkner K., 2008. Reakcja marchwi na ekstrakty pochodzenia naturalnego z alg z rodzaju *Sargassum* –Algaminoplant z Leoandrytu – Humiplant. *J. Res. Appl. Agric. Engin.*, 53 (3), 53–58.
- Domanskii V.P., Domanskaya I.N., Fradkin L.I., 2003. The effect of diuron and 5-aminolevulinic acid on the maintenance of stable chlorophyll content in greening barley leaves. *Russ. J. Plant Physiol.*, 50 (5), 612–617.
- Dżugan M., 2006. Czynniki wpływające na stabilność zielonych barwników roślin. *Zesz. Nauk. Polskiego Towarzystwa Gleboznawczego. Oddział w Rzeszowie*, (7), 27–33.
- Eckert H., Reissmann P., Bergmann H., 1988. Metabolism of [14C]-monoethanolamine in *Hordeum vulgare*. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, 183, 15–25.
- Ekmekci Y., Terzioglu S., 2005. Effects of oxidative stress induced by paraquat on wild and cultivated wheats. *Pest. Biochem. Physiol.*, 83 (2–3), 69–81.
- El-Tayeb M. A., 2005. Response of barley grains to the interactive effect of salinity and salicylic acid. *Plant Growth Regul.*, 45, 215–224.
- Eraslan F., Inal A., Pilbeam D.J., Gunes A., 2008. Interactive effects of salicylic acid and silicon on oxidative damage and antioxidant activity in spinach (*Spinacia oleracea* L.cv. Matador) grown under boron toxicity and salinity. *Plant Growth Regul.*, 55, 207–219.

- Farooq M., Basra M.A., Wahid A., Cheema Z.A., Cheema M.A., Khaliq A., 2008. Physiological role of exogenously applied glycinebetaine to improve drought tolerance in fine grain aromatic rice (*Oryza sativa* L.). *J. Agron. Crop Sci.*, 194, 325–333.
- Ferreira M.I., Lourens A.F., 2002. The efficacy of liquid seaweed extract on the yield of canola plants. *S. Afr. J. Plant Soil*, 19 (3), 159–161.
- Flowers T.J., 2004. Improving crop salt tolerance. *J. Exp. Bot.*, 55 (396), 307–319.
- Forsman Z.K., 2004. Community regulation of genetically modified organisms: A difficult relationship between law and science. *Europ. Law J.*, 5, 580–594.
- Foyer C., Lelandais M., Kunert K., 1994. Photooxidative stress in plants. *Physiol Plant.*, 92, 696–717.
- Fowler S., Thomashow M.F., 2002. Arabidopsis transcriptome profiling indicates that multiple regulatory pathways are activated during cold acclimation in addition to the CBF cold response pathway. *Plant Cell*, 14, 1675–1690.
- Frey S., Carver T.L. W., 1998. Induction of systemic resistance in pea powdery mildew by exogenous application of salicylic acid. *J. Phytopathol.*, 146, 239–245.
- Fuerst E.P., Vaughn K.C., 1990. Mechanisms of paraquat resistance. *Weed Technol.*, 4, 77–85.
- Gabryś H., 2002. *Gospodarka azotowa, [w:] Podstawy fizjologii roślin*. Kopcewicz J., Lewak S. (red.). PWN, Warszawa, 206–215.
- Georgieva K., 1999. Some mechanisms of damage and acclimation of the photosynthetic apparatus due to high temperature. *Bulg. J. Plant Physiol.*, 25, 89–99.
- Ge T., Sui F., Bai L., Lu Y., Zhou G., 2006. Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize. *Agric. Sci. China*, 5 (4), 101–105.
- Górski T., Kuś J., 2003. Wpływ zmian klimatu na rolnictwo. Komitet prognoz Polska 2000 Plus. Polski Komitet Międzynarodowego Programu „Zmiany globalne geosfery i biosfery” przy Prezydium PAN, Warszawa, 6–81.
- Grattan S.R., Maas E.V., 1988. Effect of salinity on phosphate accumulation and injury in soybean. II. Role of substrate Cl and Na. *Plant Soil*, 109, 65–71.
- Greenway H., Munns R., 1980. Mechanism of salt tolerance in non-halophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 31, 169–204.
- Groninger J.W., Bohanek J.R., 2000. Effects of Diquat Applied to Exposed Roots of Black Willow. *J. Plant Growth Regul.*, 19 (4), 453–456.
- Grzyś E., Sacala E., Demczuk A., 2005. Effect of salicylic acid on the phytotoxicity of diquat in cucumber seedlings. *Chemistry for Agriculture* (edited by Górecki H., Dobrzański Z., Kafarski P.), 6, 181–186.
- Gunes A., Inal A., Alpaslan M., Cicek N., Eraslan F., Guzelordu T., 2005. Effects of exogenously applied salicylic acid on the induction of multiple stress tolerance and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.) *Archiv. Agron. Soil Sci.*, 51, 687–695.
- Gunes A., Inal A., Alpaslan M., Eraslan F., Bagci E.G., Cicek N., 2007. Salicylic acid induced on some physiological parameters symptomatic for oxidative stress and mineral nutrition in maize (*Zea mays* L.) grown under salinity. *J. Plant Physiol.*, 164, 728–736.
- Guo C., Oosterhuis D.M., 1995. Atonik: a new plant growth regulator to enhance yield in cotton. *Proceedings Beltwide Cotton Conference, San Antonio, TX, USA, January 4–7, Vol. 2*, 1086–1088.

- Gutierrez-Coronado M.A., Trejo-Lopez C., Larque-Saavedra A., 1998. Effects of salicylic acid on the growth of roots and shoots in soybean. *Plant Physiol. Biochem.*, 36 (8), 563–565.
- Harasimowicz-Herman G., Borowska M., 2006. Efekty działania biostymulatora Asahi SL w uprawie rzepaku ozimego w zależności od warunków termicznych. *Rośliny Oleiste*, 1, 95–106.
- Hasegawa P.M., Bressan R.A., Zhu J.K., Bohnert H.J., 2000. Plant cellular and molecular responses to high salinity. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 51, 469–499.
- Hayat S., Ahmad A., 2006. *Salicylic acid – A plant hormone*. Springer -Verlag New York.
- Hoekstra F. A., Golovina E. A., Buitink J., 2001. Mechanism of plant desiccation tolerance. *Trends Plant Sci.*, 9, 431–438.
- Horoszkiewicz-Janka J., Michalski T., 2004. Wpływ biopreparatów Bion 50 WP i Bioalgeen S 90 Plus na zdrowotność i plonowanie jęczmienia jarego uprawianego w siewie czystym i w mieszankach z owsem. *Pam. Puław.*, 231, 347–356.
- Horváth E., Szalai G., Janda T., 2007. Induction of abiotic stress tolerance by salicylic acid signaling. *J. Plant Growth Regul.*, 26, 290–300.
- Hotta Y., Tanaka T., Takaoka H., Takeuchi Y., Konnai M., 1995. Promotive effects of 5-aminolevulinic acid on the yield of several crops. *Plant Growth Regul.*, 22, 109–114.
- Hotta Y., Tanaka T., Takaoka H., Takeuchi Y., Konnai M., 1997. New physiological effects of 5-aminolevulinic acid in plants: The increase of photosynthesis, chlorophyll content and plant growth. *Bioscience, Biotechnol. Biochem.*, 61 (2), 2025–2028.
- Hotta Y., Watanabe K., 1999. Plant growth-regulating activities of 5-aminolevulinic acid. *Syokubutu-no-Kagaku-Tyousei*. *Chemic. Regul. Plants*, 34, 85–96.
- Hu J., Li G., Gao Z., Chen L., Ren H., Jia W., 2005. Regulation of water deficit-induced abscisic acid accumulation by apoplastic ascorbic acid in maize seedlings. *J. Inter. Plant Biol.*, 47 (11), 1335–1344.
- Hussein M.M., Balbaa L.K., Gaballah M.S., 2007. Salicylic acid and salinity effects on growth of maize plants. *Research J. Agric. Biol. Sci.*, 3 (4), 321–328.
- Ivanov B., 2000. The competition between methyl viologen and monodehydroascorbate radical as electron acceptors in spinach thylakoids and intact chloroplasts. *Free Radic. Res.*, 33 (3), 217–227.
- Jaing Q., Zhang J.Y., Guo X., Monteros M.J., Wang Z.Y., 2009. Physiological characterization of transgenic alfalfa (*Medicago sativa*) plants for improved drought tolerance. *Int. J. Plant Sci.*, 170 (8), 969–978.
- Janda T., Horvath E., Szalai G., Paldi E., 2007. Role of salicylic acid in the induction of abiotic stress tolerance, [in:] Hayat S., Ahmad A. *Salicylic Acid: A Plant Hormone* 91–150.
- Janda T., Szalai G., Tari I., Paldi E., 1999. Hydroponic treatment with salicylic acid decrease the effects of chilling injury in maize (*Zea mays L.*) plants. *Planta*, 208, 175–180.
- Janda T., Szalai G., Antunovics Z., Horvath E., Paldi E., 2000. Effect of benzoic acid and aspirin on chilling tolerance and photosynthesis in young maize plants. *Maydica*, 45, 29–33.
- Janicka-Russak M., Kabała K., Pacholicki P., Kłobus G., 2004. Wpływ wybranych kwasów fenolowych na wzrost i aktywność plazmolemowej H⁺ ATPazy w siewkach ogórka. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 496, 325–330.

- Jaworski E.G., 1971. Nitrate reductase assay in intact plant tissues. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 43, 1274–1279.
- Jiang M., Zhang J., 2002. Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves. *J. Exp. Bot.*, 53, 379, 2401–2410.
- Joubert J.M., Lefranc G., 2008. Seaweed phytostimulants in agriculture: recent studies on mode of action two types of products from algae: growth and nutrition stimulants and stimulants of plant defense reactions. Book of abstracts: Biostimulators in modern agriculture. Warsaw, 7–8 February, 16.
- Jung S., Yang K., Lee D.E., Back K., 2004. Expression of *Bradyrhizobium japonicum* 5-aminolevulinic acid synthase induces severe photodynamic damage in transgenic rice. *Plant Sci.*, 167, 789–795.
- Kacperska A., 1998. Reakcja roślin na czynniki stresowe, [w:] *Podstawy fizjologii roślin*. Kopcewicz J., Lewak S. (red.). PWN, Warszawa, 154–170.
- Karmoker J.L., Farhana S., Rashid P., 2008. Effects of salinity on ion accumulation in maize (*Zea mays* L. CV. BARI-7). *Bangladesh J. Bot.*, 37, 203–205.
- Kaydan D., Yagmur M., Okut N., 2007. Effects of salicylic acid on the growth and some physiological characters in salt stressed wheat (*Triticum aestivum* L.). *Tarim Bilimleri Degrisi*, 13 (2), 114–119.
- Kauffman III G.L., Kneivel D.P., Watschke T.L., 2007. Effects of a biostimulant on the heat tolerance associated with photosynthetic capacity, membrane thermostability, and polyphenol production of perennial ryegrass. *Crop Sci.*, 47, 261–267.
- Khan W., Prithviraj B., Smith D.L., 2003. Photosynthetic responses of corn and soybean to foliar application of salicylates. *J. Plant Physiol.*, 160, 485–492.
- Khan W., Rayirath U.P., Subramanian S., Jithesh M.N., Rayorath P., Hodges D. Mark, Critchley A.T., Craigie J.S., Norrie J., Prithviraj B., 2009. Seaweed Extracts as Biostimulants of Plant Growth and Development. *J. Plant Growth Regul.*, 28 (4), 386–399.
- Khan N.A., Sarvajeet S., 2007. *Abiotic Stress and Plant Responses*, New Delhi, India: Narosa Publishing House.
- Khodary S.E.A., 2004. Effect of salicylic acid on growth, photosynthesis and carbohydrate metabolism in salt stressed maize plants. *Int. J. Agric. Biol.*, 6 (1), 5–8.
- Klasa A., Nowak G., Wierzbowska J., Gotkiewicz M., 1997. Badania nad stosowaniem regulatorów wzrostu w uprawie bobiku (*Vicia faba* ssp. Minor Harz). *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 446, 199–205.
- Klocek J., Mioduszevska H., 2001. Wpływ kwasu salicylowego i salicylohydroksamowego na wzrost i rozwój ziemniaka w kulturach *in vitro*. *Biotechnologia*, 2 (53), 148–151.
- Kmieć B., Drynda R., Wołoszyńska M., 2005. Molekularne podstawy odpowiedzi roślin na niską temperaturę. *Biotechnologia*, 3 (70), 184–200.
- Kogan M.J., Kristoff G., Benavides M.P., Tomaro M.L., 2000. Effect of pre-treatment with ethanolamine on the response of *Helianthus annuus* L. to salt stress. *Plant Growth Regul.*, 30, 87–94.
- Kołączyńska-Janicka M., 2004. Biostymulatory w nowoczesnej uprawie roślin. *Wiś Jutra*, 3, 25–26.

- Kołodziej B., 2004. Wpływ Atoniku oraz nawożenia dolistnego na plonowanie i jakość surowca żeń-szenia amerykańskiego (*Panax quinquefolium* L.). *Annales UMCS, Sec. E*, 2004, 59(1), 157–162.
- Korkmaz A., Uzunlu M., Demirkiran A.R., 2007. Treatment with acetyl salicylic acid protects muskmelon seedlings against drought stress. *Acta Physiol. Plant.*, 29, 503–508.
- Kositorna J., 2005. Możliwości stosowania biostymulatora Asahi SL, jako środka do ochrony buraka cukrowego przed stresem herbicydowym. *Poradnik Plantatora Buraka Cukrowego*, 28.
- Koupril S., 1996. Effect of growth regulator Atonik on some apple cultivars – effect on the shoots growth. *Zahradnictwo Hort. Sci.*, 23 (4), 121–127.
- Kozak M., Malarz W., 2007. Dozwolony doping. *Wiadomości Rolnicze*, 1, 29.
- Kozak M., Malarz W., Kotecki A., 2006. Vliv aplikace biostimulátoru Asahi SL na rust a wynos jarní repky v podmínkách Dolního Slezska. *Sborník z konference „Prospějící olejniný”*. 13–14.12.2006.
- Koziara W., Sulewska H., Panasiewicz K., 2006. Efekty stosowania stymulatorów odporności w wybranych roślinach rolniczych. *J. Res. Appl. Agric. Engin.*, 51 (2), 82–87.
- Kozłowski S., Goliński P., Golińska B., 2001. Barwniki chlorofilowe, jako wskaźniki wartości użytkowej gatunków i odmian traw. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 474, 215–223.
- Kuk Y.I., Shin J.S., Chung J.S., Kwon O.D., Kim D.K., Han O., Guh J.O., 2003. Differential tolerances and their mechanism on the response of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaves of varying ages to protoporphyrinogen oxidase-inhibiting herbicides and paraquat. *Kor. J. Weed Sci.*, 23, 100–111.
- Kuk Y.I., Shin J.S., Jung H.I., Guh J.O., Jung S., Burgos N.R., 2006. Mechanism of paraquat tolerance in cucumber leaves of various ages. *Weed Sci.*, 54 (1), 6–15.
- Kumar P., Lakshami N.J., Mani V.P., 2000. Interactive effects of salicylic acid and phytohormones on photosynthesis and grain yield of soybean (*Glycine max* L. Merrill). *Physiol. Mol. Biol. Plants*, 6, 179–186.
- Kupalnik Y., Yalpani N., Raskin I., 1992. Salicylic acid induces cyanide-resistant respiration in tobacco cell-suspension cultures. *Plant Physiol.*, 100, 1921–192.
- Kuramochi H., Watawche K., Tanaka T., Takenchiand Y., Konnami M., 1997. Increasing salt tolerance of cotton by 5-aminolevulinic acid. 31st Meeting of Society for Chemical Regulationm of Plant.
- Larque'-Saaverda A., 1978. The antitranspirant effect of acetyl salicylic acid on *Phaseolus vulgaris* L. *Physiol. Plant*, 43, 126–128.
- Lascano H.R., Melchiorre M.N., Luna C.M., Trippi V.S., 2003. Effect of photooxidative stress induced by paraquat in two wheat cultivars with differential tolerance to water stress. *Plant Sci.*, 164 (5), 841–848.
- Leinhos V., Bergmann H., 1995. Effect of amino alcohol application, rhizobacteria and mycorrhiza inoculation on the growth, the content of protein and phenolics and protein pattern of drought stressed lettuce (*Lactuca sativa* L. „Amerikanischer Brauner”). *J. Appl. Bot.*, 69, 153–156.
- Leslie C.A., Romani R.J., 1988. Inhibition of ethylene biosynthesis by salicylic acid. *Plant Physiol.*, 103, 323–328.

- Li N., Parsons B.L., Liu D., Mattoo A.K., 1992. Accumulation of wound-inducible ACC synthase transcript in tomato fruit is inhibited by salicylic acid and polyamines. *Plant Mol. Biol.*, 18, 477–487.
- Lichtenthaler H.K., 1987. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods enzymol.*, 148, 350–382.
- Luksiene Ž., Danilcenko H., Taraseviciene Ž., Anusevicius Ž., Maroziene A., Nivinskas H., 2007. New approach to the fungal decontamination of wheat used for wheat sprouts: Effects of aminolevulinic acid. *Inter. J. Food Microbiol.*, 116, 153–158.
- Maciejewski T., Szukała J., Jarosz A., 2007. Influence of biostimulator Asahi SL and Atonik on qualitative tuberos of potatoes. *J. Res. Appl. Agric. Engin.*, 52 (3), 109–112.
- Makino A., Osmond B., 1991. Effects of nitrogen nutrition on nitrogen partitioning between chloroplasts and mitochondria in pea and wheat. *Plant Physiol.*, 96, 355–362.
- Martinez V., Creda A., 1989. Nitrate reductase activity in tomato and cucumber leaves as influence by NaCl and source. *J. Plant Nutr.*, 12, 1335–1350.
- Mascher R., Lippmann B., Holzinger S., Bergmann H., 2002. Arsenate toxicity: effects on oxidative stress response molecules and enzymes in red clover plants. *Plant Sci.*, 163, 961–969.
- Mascher R., Fischer S., Scheiding W., Neageo A., Bergmann H., 2005a. Exogenous 2-aminoethanol can diminish paraquat induced oxidative stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Growth Regul.*, 45, 103–112.
- Mascher R., Nagy E., Lippmann B., Hörnlein S., Fischer S., Scheiding W., Neageo A., Bergmann H., 2005b. Improvement of tolerance to paraquat and drought in barley (*Hordeum vulgare* L.) by exogenous 2-aminoethanol: effects on superoxide dismutase activity and chloroplast ultrastructure. *Plant Sci.*, 168, 691–698.
- Matuszak R., Włodarczyk M., Brzóstowicz A., Wybieralski J., 2007. Wpływ NaCl na zawartość makroelementów w liściach i korzeniach pszenicy ozimej odmiany Almari. *Acta Agroph.*, 10 (2), 419–424.
- Matysiak K., 2005. Kelpak – naturalny regulator wzrostu i rozwoju roślin. Wybrane zagadnienia ekologiczne we współczesnym świecie. PIMR Poznań. Monografia, t. 2, 193–202.
- Matysiak K., Adamczewski K., 2009. Regulatory wzrostu i rozwoju roślin – kierunki badań w Polsce i na świecie. *Prog. Plant Protection/Post. Ochr. Roślin*, 49 (4), 1810–1816.
- McKeown A.W., Warland J., McDonald M.R., 2006. Long-term climate and weather patterns in relation to crop yield: a minireview. *Can. J. Bot.*, 84 (7), 1031–1037.
- Mer R.K., Prajith P.K., Pandya D.H., Pandey A., 2000. Effect of salts on germination of seeds and growth of young plants of *Hordeum vulgare*, *Triticum aestivum*, *Cicer arietinum* and *Brassica juncea*. *J. Agron. Crop Sci.*, 185, 209–217.
- Metraux J.P., 2001., Systemic acquired resistance and salicylic acid: current state of knowledge. *Europ. J. Plant Pathol.*, 13–18.
- Metraux J.P., 2002. Recent breakthroughs in the study of salicylic acid biosynthesis. *Trends Plant Sci.*, 7, 332–334.
- Michalski T., 2008. Biostymulatory w nowoczesnej uprawie roślin. Siewca Wielkopolski. Biuletyn Wielkopolskiej Izby Rolniczej.
- Michalski T., Bartos-Spycha M., Maciejewski T., Jarosz A., 2008. Effect of biostimulator Asahi SL on cropping of maize grown for grawsp. *Wsp. Biostimulators in modern agriculture Field crops*. (Ed.) Dąbrowski T. Warszawa, 66–76.

- Mikos-Bielak M., 2004. Bioregulacja plonowania i chemicznej jakości plonu malin jako efekt zastosowania Asahi. *Annales UMCS, Sec. E*, 59(3), 1471–1479.
- Mikos-Bielak M., 2005. Egzogenne regulatory wzrostu w uprawie ziemniaka. *Annales UMCS, Sec. E*, 60, 281–292.
- Milivojevic D.B.; Nikolic B.R., 1998. Effects of diquat on pigment-protein complexes of thylakoid membranes in soybean and maize plants. *Biol. Plant.*, 41, (4), 597–600.
- Mishra A., Choudhuri M. A., 1999. Effect of salicylic acid on heavy metal-induced membrane deterioration mediated by lipoxygenase in rice. *Biol. Plant.*, 42, 409–415.
- Mittler R., 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci.*, 7 (9), 405–410.
- Mittler R., 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends Plant Sci.*, 11 (1), 15–19.
- Mohammadkhani N., Heidari R., 2007. Effects of drought stress on protective enzyme activities and lipid peroxidation in two maize cultivars. *Pak. J. Biol. Sci.*, 10, 3835–3840.
- Mohanty P., Bagawatula V., Prakash J.S.S., 2002. Elevated temperature treatment induced alteration in thylakoid membrane organization and energy distribution between the two photosystems in *Pisum sativum*. *Z. Naturforsch., C. Biosci.*, 57, 836–842.
- Moharekar S.T., Lokhande S.D., Hara T., Tanaka R., Tanaka A., Chavan P.D., 2003. Effect of salicylic acid on chlorophyll and carotenoid contents of wheat and mooring. *Photosynthetica*, 41 (2), 315–317.
- Molina A., Grolach J., Volrath S., Ryals J., 1999. Wheat genes encoding two types of PR-1 proteins are pathogen inducible but do not respond to activators of systemic acquired resistance. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 12, 53–58.
- Mok D.W., Mok M.C., 2001. Cytokinin metabolism and action. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 52, 89–118.
- Munns R., 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell Environ.*, 25, 239–250.
- Müller B., Sheen J., 2007. Advances in cytokinin signaling. *Science*, 318, 68–69.
- Nemeth M., Janda T., Horvath E., Paldi E., Szalai G., 2002. Exogenous salicylic acid increases polyamine content but may decrease drought tolerance in maize. *Plant Sci.*, 162, 569–574.
- Nieróbca A., Kozyra J., Mizak K., 2008. Zmiany warunków termicznych dla uprawy kukurydzy w Polsce, [w:] „Problemy agrotechniki oraz wykorzystania kukurydzy i sorgo” (T. Michalski, red.). Uniwersytet Przyrodniczy, Poznań, 26–30.
- Nilsen E.T., Orcutt D.M., 1996. Abiotic factors. *The physiology of plants under stress*. John Wiley & Sons, New York.
- Nishihara E., Kondo K., Parvez M., Takahashi K., Watanabe K., Tanaka K., 2003. Role of 5-aminolevulinic acid (ALA) on active oxygen-scavenging system in NaCl-treated spinach (*Spinacia oleracea*). *J. Plant Physiol.*, 160 (9), 1085–1091.
- Nowakowska H., 2005. Antagonistyczna działalność grzybów i promieniowców przeciw czynnikom chorobotwórczym obumierania siewek czy rozsady buraka cukrowego. *Plant Breed. Seed Sci.*, 52, 69–78.
- Olecka A., Sadowski M., 2008. Strategia adaptacji rolnictwa do zmian klimatu w świetle dokumentów UE i światowych – w tym IV raportu IOCC. Zmiany klimatu a rolnictwo i obszary wiejskie, FDPA 2008.

- Olszewska M., 2004. Reakcja koniczyny białej uprawianej na dwóch typach gleby na stres wodny. *Acta Sci. Pol., Agricultura*, 3 (2), 203–213.
- Pabis J., 2000. Uzlachetnianie materiału siewnego. *Nasiennictwo*. T. 1. Red. K.W. Duczmal, H. Tucholska. PWRiL, Poznań, 205–275.
- Pal M., Szalai G., Horváth E., Janda T., Páldi E., 2002. Effect of salicylic acid during heavy metal stress. *Acta Biol Szeged*, 46(3–4), 119–120.
- Pancheva T.V., Popova L.P., Uzunova A.N., 1996. Effects of salicylic acid in growth and photosynthesis in barley plants. *J. Plant Physiol.*, 149, 57–63.
- Panda S.K., 2003. Heavy metal phytotoxicity induces oxidative stress in a moss *Taxithelium* sp. *Curr. Sci.*, 84, 631–633.
- Panda S.K., Choudhury S., 2005. Changes in nitrate reductase activity and oxidative stress response in the moss *Polytrichum commune* subjected to chromium, copper and zinc phytotoxicity. *Braz. J. Plant Physiol.*, 17 (2), 191–197.
- Parida A.K., Das A.B., 2005. Salt tolerance and salinity effect on plants: a review. *Ecotox. Environ. Safety*, 60, 324–349.
- Pastori G., Mullineaux P.M., Foyer C.H., 2000. Post-transcriptional regulation prevents accumulation of glutathione reductase protein and activity in the bundle sheath cells of maize. *Plant Physiol.*, 122, 667–676.
- Perl A., Perl-Treves R., Shalgi E., Malkin S., Galun E., 1993. Enhanced oxidative stress defense in transgenic tobacco expressing tomato Cu, Zn superoxide dismutase. *Theoret. Appl. Genet.*, 85, 568–576.
- Piętkiewicz S., Kołpak R., Wiertrzyńska A., Łoboda T., Ostrowska D., 2004. Wpływ mikroorganizmów na wzrost i plonowanie ziemniaków rozmnażanych z minibułw. *Rocz. Glebozn.*, 55 (1), 285–290.
- Piskier T., 2006. Reakcja pszenicy jarej na stosowanie biostymulatorów i absorbentów glebowych. *J. Res. Appl. Agric. Engin.*, 51 (2), 136–139.
- Podlaski S., 2007. Wpływ postępu hodowlanego na produkcję roślinną. *Post. Nauk Rol.*, 1, 3–22.
- Popova L., Ananieva E., Hristova V., Christov K., Georgieva K., Alexieva V., Stoinova Z., 2003. Salicylic acid and methyl jasmonate induced protection on photosynthesis to paraquat oxidative stress. *Bulg. J. Plant Physiol.*, 133–152.
- Przybysz A., Szalacha E., Wrochna M., Małecka-Przybysz M., Gawrońska H., 2008. Wpływ biostymulatora Asahi SL na wybrane procesy fizjologiczne u roślin *Arabidopsis thaliana* (L.) Heinh. Konferencja- Biostymulatory w nowoczesnej uprawie roślin. Warszawa 7–8.02.2008.
- Pszczółkowska A., Olszewski J., Płodzień K., Kulik T., Fordoński G., Żuk-Gołaszewska K., 2003. Effect of the water stress on the productivity of selected genotypes of pea (*Pisum sativum* L.) and yellow lupin (*Lupinus luteus* L.). *Elect. J. Pol. Agric. Univ., Agronomy*, 6 (1). www.ejpau.media.pl/series/volume6/issue1/agronomy/art-02.
- Raskin I., 1992. Role of salicylic acid in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 43, 439–463.
- Rebeiz C., Juvik J., Rebeiz C., 1988. Porphyrin insecticides. I. Concept and phenomenology. *Pest. Biochem. Physiol.*, 30, 11–27.

- Reddy A.R., Chaitanya K.V., Vivekanandan M., 2004a. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J. Plant Physiol.*, 161, 1189–1202.
- Reddy K.R., Koti S., Davidonis G.H., Reddy V.R., 2004b. Interactive effects of carbon dioxide and nitrogen nutrition on cotton growth, development, yield, and fiber quality. *Agron. J.*, 96, 1148–1157.
- Romani R. J., Hess B. M., Leslie C. A., 1989. Salicylic acid inhibition of ethylene production by apple discs and other plant tissue. *J. Plant Growth Regul.*, 8, 63–70.
- Sacała E., Demczuk A., Grzyś E., 1999. Fitotoksyczność herbicydu Roundup w warunkach zasolenia. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 33, 469–473.
- Sacała E., Biegun A., Demczuk A., Grzyś E., 2005. Effect of NaCl and supplemental calcium on growth parameters and nitrate reductase activity in maize. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 74, 119–123.
- Sacała E., Demczuk A., Grzyś E., Sobczak A., 2002. The effects of salt stress on growth and biochemical parameters in two maize varieties. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 2, 101–107.
- Sacała E., Demczuk A., Grzyś E., Spiak Z., 2008. Effects of salt and water stresses on growth, nitrogen and phosphorus metabolism in *Cucumis sativus* L. seedlings. *Acta Soc. Bot. Polon.*, 77, 22–28.
- Sakhabutdinowa A.R., Fatkhutdinova D.R., Bezrukova M.V., Shakirova F.M., 2003. Salicylic acid prevents the damaging action of stress factors on wheat plants. *Bulg. J. Plant Physiol.*, 314–319.
- Samala S., Yan J., Baird V.W., 1998. Changes in polar lipid fatty acid composition during cold acclimation in ‘Midiron’ and ‘U3’ bermudagrass. *Crop Sci.*, 38, 188–195.
- Sasaki K., Marquez F., Nishio N., Nagai S., 1995. Promotive effects of 5-aminolevulinic acid on the growth and photosynthesis of *Spirulina platensis*. *J. Ferment. Bioenerg.*, 79, 453–457.
- Sasaki K., Watanabe T., Tanaka T., Tanaka T., 2002. Biosynthesis biotechnological production and applications of 5-aminolevulinic acid. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 58, 23–29.
- Sattelmacher B., Klotz F., Marschner H., 1990. Influence of nitrogen level on root growth and morphology of two potato varieties differing in nitrogen acquisition. *Plant Soil*, 123 (2), 131–137.
- Sau-Man P.E., Ho J., 1997. Paraquat affects light-induced proton transport through chloroplast membranes in spinach. *Biochem. Physiol.*, 118, 65–69.
- Schachtman D.P., Goodger J.Q.D., 2008. Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends Plant Sci.*, 577, 1360–1385.
- Senaratna T., Touchell D., Bunn E., Dixon K., 2000. Acetyl salicylic acid (Aspirin) and salicylic acid induce multiple stress tolerance in bean and tomato plants. *Plant Growth Regul.*, 30, 157–161.
- Serrano R., Rodriguez-Navarro A., 2001. Ion homeostasis during salt-stress in plants. *Curr. Opi. Cell Biol.*, 13, 399–404.
- Shah K., Kumar R.G., Verma S., Dubey R.S., 2001. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings, *Plant Sci.*, 161, 1135–1144.

- Shakirova F.M., Sakhabutidinova A.R., Bezrukova M.V., Fatkhutidinova R.A., Fatkhutidinova D.R., 2003. Changes in the hormonal status of wheat seedlings induced by salicylic acid and salinity. *Plant Sci.*, 164, 317–322.
- Sherman T.D., Becerril J.M., Matsumoto H., Duke M.V., Jacobs J.M., Jacobs N.J., Duke S.O., 1991. Physiological basis for differential sensitivities of plant species to protoporphyrinogen oxidase-inhibiting herbicides. *Plant Physiol.*, 97, 280–287.
- Shim I.S., Momose Y., Yamamoto A., Kim D.W., Usui K., 2003. Inhibition of catalase activity by oxidative stress and its relationship to salicylic acid accumulation in plants. *Plant Growth Regul.*, 39, 285–292.
- Silverman P., Seskar M., Kanter D., Schweizer P., Metran J.P., Raskin I., 1995. Salicylic acid in rice. Biosynthesis conjugation and possible role. *Plant Physiol.*, 108, 633–639.
- Silverman F.P., Petracek P.D., Fledderman C.M., Ju Z., Heiman D.F., Warrior P., 2005a. Salicylate activity. 1. Protection of plants from paraquat injury. *J. Agric. Food Chem.*, 53 (25), 9764–9768.
- Silverman F.P., Petracek P.D., Heiman D.F., Fledderman C.M., Warrior P., 2005b. Salicylate activity. 3. Structure relationship to systemic acquired resistance. *J. Agric. Food Chem.*, 53 (25), 9775–9780.
- Singh B., Usha K., 2003. Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regul.*, 3, 137–141.
- Słowiński A., 2004. Biostymulatory w nowoczesnej uprawie roślin. *Więś Jutra*, 3 (68).
- Smirnoff N., Wheeler G. L., 2000. Ascorbic acid in plants: biosynthesis and function. *Crit. Rev. Biochem. Mol. Biol.*, 35, 291–314.
- Sowa S., Linkiewicz A., 2007. Rośliny genetycznie zmodyfikowane. Organizmy genetycznie modyfikowane, Poznań.
- Stajner D., Popovic M., Stajner M., 2003/2004. Herbicide induced oxidative stress in lettuce, beans, pea seeds and leaves. *Biol. Plant.*, 47 (4), 575–579.
- Starck Z., Chołuj D., Niemyska B., 1995. Fizjologiczne reakcje roślin na niekorzystne czynniki środowiska. Wyd. SGGW, Warszawa.
- Starck Z., 2008. Stresy wynikające z nieprawidłowego odżywiania roślin azotem. *Post. Nauk Rol.*, 1, 27–42.
- Starck Z., 2010. Wpływ warunków stresowych na koordynację wytwarzania i dystrybucji fotoasymilatów. *Post. Nauk Rol.*, 1, 9–26.
- Stevens J., Senaranta T., Sivasithamparam K., 2006. Salicylic acid induces salinity tolerance in tomato (*Lycopersicon esculentum* cv. Roma): associated changes in gas exchange, water relations and membrane stabilisation. *Plant Growth Regul.*, 49, 1–9.
- Stępniewska-Jarosz S., Pukacka A., Tyrakowska M., 2008. Wpływ wybranych preparatów na wzrost *in vitro* grzyba *Rhizoctonia saolani*. *Progress Plant Protection/Post. Ochr. Roślin*, 48 (3), 1111–1115.
- Stielow G., 2003. Żyzna gleba nie wymaga nawożenia [stosowanie nawozów mikrobiologicznych-EM®]. *J. Res. Appl. Agric. Engin.*, 48 (1), 20–22.
- Stutte C.A., Clark T.H., 1990. Radiolabeled studies of Atonic in cotton HPLC. *Edd. University Arkansas, Department of Agronomy*, 171–174.
- Sulewska H., Kruczek A., 2005. Ocena stymulującego działania preparatu Bio-Algeen S 90 na wybrane gatunki roślin uprawnych. Wybrane zagadnienia ekologiczne we współczesnym świecie. PIMR Poznań. Monografia t. 2, 203–209.

- Suzuki M., Yasumoto E., Baba S., Ashihara H., 2003. Effect of salt stress on the metabolism of ethanolamine and choline in leaves of the betaine-producing mangrove species *Avicennia marina*. *Phytochemistry*, 64, 941–948.
- Szalai G., Paladi E., Janda T., 2005. Effect of salt stress on the endogenous salicylic acid content in maize (*Zea mays* L.) plants. *Acta Biol. Szeged.*, 49(1–2), 47–48.
- Szepesi A., Csiszar J., Bajkan S., Gemes K., Horvath F., Erdei L., Deer A.K., Simon M.L., Tari I., 2005. Role of salicylic acid pre-treatment on the acclimation of tomato plants to salt- and osmotic stress. *Acta Biol. Szeged.*, 49 (1–2), 123–125.
- Szwejkowski Z., Dragońska E., Suchecki S., 2008. Prognoza wpływu spodziewanego globalnego ocieplenia w roku 2050 na plonowanie roślin uprawnych w Polsce północno-zachodniej. *Acta Agroph.*, 12(3), 791–800.
- Tanaka T., Takahashi K., Hotta T., Takeuchi Y., Konnai M., 1992. Promotive effects of 5-aminolevulinic acid on yield of several crops. In: Proceedings of the 19th annual meeting of plant growth regulator Society of America, San Francisco. *Plant Growth Regul. Soc. America*, 237–241.
- Tanaka Y., Tanaka A., Tsuji H., 1993. Effects of 5-aminolevulinic acid on the accumulation of chlorophyll b and apoproteins of light-harvesting chlorophyll-a/b-protein complex of photosystem II. *Plant Cell Physiol.*, 34, 465–472.
- Tanaka T., Kuramochi H., 2001. 5-aminolevulinic acid improves salt tolerance. *Regul. Plant Growth Dev.*, 36, 1901–97.
- Tari I., Csiszar J., Szalai G., Horvath F., Pecsvaradi A., Kiss G., 2002. Acclimation of tomato plants to salinity after a salicylic acid pre-treatment. *Acta Biol Szeged.*, 46, 55–56.
- Tun N.N., Holk A., Scherer G.F.E., 2001. Rapid increase of NO release in plant cell cultures induced by cytokinin. *FEBS Letters*, 509, 174–176.
- Tuna A.L., Kaya C., Dikilitas M., Yokas I., Burun B., Altunlu H., 2007. Comparative effects of various salicylic acid derivatives on key growth parameters and some enzyme activities in salinity stressed maize (*Zea mays* L.) plants. *Pak. J. Bot.*, 39 (3), 787–798.
- Turan M.A., Elkarim A.H.A., Taban N., Taban S., 2010. Effect of salt stress on growth and ion distribution and accumulation in shoot and root of maize plant. *Afr. J. Agric. Res.*, 5 (7), 584–588.
- Turrens J. F., 2003. Mitochondrial formation of reactive oxygen species. *J. Physiol.*, 552 (2), 335–344.
- Umebese C.E., Olatimilehin T.O., Ogunsusi T.A., 2009. Salicylic Acid Protects Nitrate Reductase Activity, Growth and Proline in Amaranth and Tomato Plants during Water Deficit. *Am. J. Agric. Biol. Sci.*, 4 (3), 224–229.
- Vavrina C.S., 1997a. Atonic plant growth stimulator: Effect on tomato under seepage irrigation in SW Florida. *Univ. Florida, Veget. Hortic. SWFREC Station Rep.*, 97 (4), 1–4.
- Vavrina C.S., 1997b. Atonic plant growth stimulator: Effect on cucumber under seepage irrigation in SW Florida. *Univ. Florida, Veget. Hortic. SWFREC Station Rep.*, 97 (5), 1–4.
- Verkleij F.N., 1992. Seaweed extracts in agriculture and horticulture: a review. *Biol. Agric. Hortic.*, 8, 309–324.
- Vouillot M.O., Machet J.M., Meynard J. M., 1996. Influence of the nitrogen level on root growth and morphology of two potato varieties differing in nitrogen acquisition. *Eur. J. Agron.*, 5 (3–4), 227–236.

- Waddington R. J., Moseley R., Embery G., 2000. Reactive oxygen species: a potential role in the pathogenesis of periodontal diseases. *Oral Dis.*, 6, 138–151.
- Wang L.J., Jaing W.B., Liu H., Kang L., Hou X.L., 2005. Promotion by 5-aminolevulinic acid of germination of Pakochi (*Brassica campestris* ssp. *chinesis* var. *communis* Tsen et Lee) seeds under salt stress. *J. Inter. Plant Biol.*, 47, 1084–1091.
- Wang W., Vinocur B., Altman A., 2003. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218, 1–14.
- Wang C., Yang A., Yin H., Zhang J., 2008. Influence of water stress on endogenous hormone contents and cell damage of maize seedlings. *J. Inter. Plant Biol.*, 50 (4), 427–434.
- Watanabe K., Tanaka T., Kuramochi H., Takeuchi Y., 2000. Improving salt tolerance of cotton seedlings with 5-aminolevulinic acid. *Plant Growth Regul.*, 32, 97–101.
- Wilkinson S., Davies W.J., 2002. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant Cell Environ.*, 25, 195–210.
- Woźnica Z., 2008. *Herbologia. Podstawy biologii, ekologii i zwalczania chwastów*. PWRiL, Warszawa.
- Wyszyński Z., Gozdowski D., Łoboda T., Pietkiewicz S., Wołłejko E., 2002. Reakcja jęczmienia jarego browarnego w latach o zróżnicowanych opadach przy różnym nawożeniu azotem. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 481, 349–355.
- Yalpani N., Enyedi A.J., Leon J., Raskin I., 1994. Ultraviolet light and ozone stimulate accumulation of salicylic acid, pathogenesis-related proteins and virus resistance in tobacco. *Planta*, 193, 372–376.
- Yoshida R., Ohta E., Iwai K., Tanaka T., Okada H., 2005. Effects of liquid fertilizer containing 5-aminolevulinic acid on thickening growth in tulip bulbs. *Proceedings-Plant Growth Regulation Society of America-Annual Meeting*, 32, 91–94.
- Youssef T., Awad M.A., 2008. Mechanisms of enhancing photosynthetic gas exchange in date palm seedlings (*Phoenix dactylifera* L.) under salinity stress by a 5-aminolevulinic acid based fertilizer. *J. Plant Growth Regul.*, 27, 1–9.
- Zahradniček J., Pokorna A., Pulkrábek J., Král J., Šanda J., 1998. Vliv foliarní aplikace přípravku Atonik na technologicku jakost a skladovatelnost cukrovky. *LcaR*, 144, (5/6), 147–149.
- Zhang X., Ervin E.H., Schmidt R.E., 2003. Plant growth regulators can enhance the recovery of Kentucky bluegrass sod from heat injury. *Crop Sci.*, 43, 952–956.
- Zhang X., Ervin E.H., 2004. Cytokinin-containing seaweed and humic acid extracts associated with creeping bentgrass leaf cytokinins and drought resistance. *Crop Sci.*, 44, 1737–1745.
- Zhang W.F., Zhang F., Raziuddin R., Gong H.J., Yang Z.M., Ye Q.F., Zhou W.J., 2008. Effects of 5-aminolevulinic acid on oilseed rape seedling growth under herbicide toxicity stress. *J. Plant Growth Regul.*, 27 (2), 159–169.
- Zhang Z.J., Li H.Z., Zhou W.J., Takeuchi Y., Yoneyama K., 2006. Effect of 5-aminolevulinic acid on development and salt tolerance of potato (*Solanum tuberosum* L.) microtubers *in vitro*. *Plant Growth Regul.*, 49, 27–34.
- Zhao D., Reddy K.R., Kakani V.G., Reddy V.R., 2005. Nitrogen deficiency effects on plant growth, leaf photosynthesis and hyperspectral reflectance properties of sorghum. *Eur. J. Agron.*, 22 (4), 391–403.
- Zhu J.K., 2001. Plant salt tolerance. *Trends Plant Sci.*, 6 (2), 66–71.

- Zodape S., 2001. Seaweeds as a biofertilizer. *J. Sci. Ind. Res.*, 60 (537), 8–82.
- Żurbicki Z., 1974. *Metodyka doświadczeń wazonowych*. PWRiL, Warszawa.
- Żurek A., Grzyś E., 2008. Wpływ kwasu salicylowego na wybrane parametry fizjologiczne siewek ogórka traktowanych herbicydem parakwat. *Zesz. Probl. Post. Nauk Rol.*, 524, 455–461.

THE EFFECT OF SOME BIOLOGICALLY ACTIVE SUBSTANCES ON MAIZE GROWN UNDER STRESS CONDITIONS

Summary

The cultivation of plants under the impact of adverse environmental factors, biotic and abiotic (drought, nutritive stress, salinity too, low or too high temperature etc.), results in poor yields. One way to reduce the negative effect of environmental factors on plants is the use of synthetic (exogenous) substances in the cultivation of plants in order to increase their tolerance to those agents.

The aim of this study was to determine the effect of biostimulator Asahi SL, 2-aminoethanol (2-AE) and fatty acids: salicylic (SA), acetylsalicylic (ASA) and 5-aminolevulinic (ALA) on the growth of maize under herbicidal stress (diquat), nutritive stress – caused by a nitrogen deficiency in plants, water deficiency stress in plants and salinity conditions. The reactions of plants to the preparations used were determined in experiments conducted under laboratory conditions (herbicidal stress) using hydroponic cultures and based on pot experiments conducted in a greenhouse.

Among the tested substances in plants grown in hydroponic cultures under herbicidal stress, salicylic acid and acetylsalicylic acid were the most effective in reducing the phytotoxic effect. These preparations increased the chlorophyll content in the leaves of maize seedlings, limited the degree of plasma membrane damage and the lipid process of peroxidation. A deficiency of nitrogen in the soil, a water deficit in plants and salinity decreased plant growth, the chlorophyll content and NR activity in the leaves and the dry matter yield of the aboveground parts of maize. The application of 2-AE had the largest effect on reducing the nitrogen deficiency in maize pot experiments, and the dry weight yield of the aboveground parts of plants significantly increased. The effects of stress caused by water deficiency in plants were mitigated to the greatest extent through the use of biostimulator Asahi SL. In case of salt stress it was accomplished through the use of biostimulator Asahi SL and 2-AE. Maize under limited nitrogen conditions (0.5 g N·pot⁻¹) decreased calcium, magnesium, copper and zinc in the dry weight of the aboveground parts of plants. There was no effect from the tested preparations on the chemical composition of plants and the mineral content in plants. As a result of salt stress, there was a change in the plants in the tested level of macro- and micronutrients. The content of potassium, calcium, magnesium, copper and iron was increased in the dry weight of the aboveground parts of plants. All tested preparations reduced sodium accumulation in the aboveground parts of maize grown under salinity conditions.

Key words: biological activity, bipirydy herbicides, nitrogen deficiency, maize, nitrogen deficiency, drought, salinity

WPŁYW WYBRANYCH SUBSTANCJI BIOLOGICZNIE CZYNNYCH NA KUKURYDZĘ UPRAWIANĄ W WARUNKACH STRESU

Streszczenie

Uprawa roślin w warunkach oddziaływania niekorzystnych czynników środowiska zarówno biotycznych, jak i abiotycznych (stres pokarmowy, susza, zasolenie, niska i zbyt wysoka temperatura itp.) wiąże się często ze znacznym obniżeniem uzyskiwanych plonów. Jednym ze sposobów ograniczenia ujemnego wpływu czynników środowiska na rośliny jest stosowanie syntetycznych (egzogennych) substancji w uprawie roślin w celu zwiększenia ich tolerancji na te czynniki.

Celem pracy było zbadanie wpływu biostymulatora Asahi SL, 2-aminoetanolu (2-AE) oraz kwasów: salicylowego (SA), acetylosalicylowego (ASA) i 5-aminolewulinowego (ALA) na wzrost kukurydzy uprawianej w warunkach stresu herbicydowego (dikwat), stresu pokarmowego – wywołanego niedoborem azotu u roślin, stresu związanego z niedoborem wody u roślin oraz w warunkach zasolenia. Reakcje roślin na stosowane preparaty określano w doświadczeniach prowadzonych w warunkach laboratoryjnych (stres herbicydowy) metodą kultur hydroponicznych oraz opierając się na doświadczeniach wazonowych prowadzonych w hali wegetacyjnej.

Spośród badanych substancji u roślin uprawianych w kulturach hydroponicznych w warunkach stresu herbicydowego najlepsze efekty w ograniczeniu skutków jego fitotoksycznego działania wykazują kwas salicylowy i acetylosalicylowy. Preparaty te zwiększały zawartość chlorofilu w liściach siewek kukurydzy oraz ograniczały stopień uszkodzenia błon plazmatycznych i proces peroksydacji lipidów. Niedobór azotu w podłożu, niedostateczne zaopatrzenie roślin w wodę oraz zasolenie ograniczały wzrost roślin, zawartość chlorofilu i aktywność NR w liściach oraz plon suchej masy części nadziemnych kukurydzy. Największy efekt w ograniczeniu skutków niedoboru azotu u kukurydzy uprawianej w warunkach doświadczeń wazonowych wywołało zastosowanie aplikacji na rośliny 2-AE. Pod jego wpływem istotnie wzrósł plon suchej masy części nadziemnych roślin. Skutki stresu wywołanego niedoborem wody u roślin w największym stopniu były łagodzone poprzez wykorzystanie biostymulatora Asahi SL, natomiast stresu solnego – poprzez stosowanie biostymulatora Asahi SL i 2-AE. Przy uprawie kukurydzy w warunkach ograniczonego nawożenia azotem ($0,5 \text{ g N-wazon}^{-1}$) nastąpiło zmniejszenie zawartości wapnia, magnezu oraz miedzi i cynku w suchej masie części nadziemnych roślin. Nie wykazano wpływu testowanych preparatów na zmiany w składzie chemicznym roślin. W warunkach niedoboru wody u roślin przy utrzymywaniu wilgotności gleby na poziomie 40% maksymalnej pojemności wodnej zmniejszyła się zawartość fosforu i miedzi w suchej masie części nadziemnych roślin. Badane

preparaty nie wykazały wpływu na zmiany w zawartości składników mineralnych w roślinach. Na skutek stresu solnego w roślinach wystąpiły zmiany w poziomie zawartości badanych makro- i mikroelementów. Zmniejszyła się zawartość potasu, wapnia, magnezu, miedzi i żelaza w suchej masie części nadziemnych roślin. Pod wpływem stosowanych preparatów zwiększyła się szczególnie zawartość potasu, wapnia i magnezu. Wszystkie badane preparaty korzystnie wpłynęły na ograniczenie akumulacji sodu w częściach nadziemnych kukurydzy uprawianej w warunkach zasolenia.

Słowa kluczowe: biologiczna aktywność, herbicydy dipirydyłowe, kukurydza, niedobór azotu, susza, zasolenie