

## HOMEOSTAZA ŻYWIENIOWA A ODPORNOŚĆ ROŚLIN UPRAWNYCH NA STRESY BIOTYCZNE

WITOLD GRZEBISZ, PRZEMYSŁAW BARŁÓG, MACIEJ WASZAK, REMIGIUSZ ŁUKOWIAK

*Katedra Chemii Rolnej, Akademia Rolnicza w Poznaniu*

**Synopsis.** Rośliny uprawne, przez cały okres wegetacji są narażone na atak patogenów i szkodników. Wrażliwość na atak wynika nie tylko z cech genetycznych rośliny i jej naturalnych wrogów, lecz także z warunków w środowisku wzrostu obu grup organizmów. Wirulencja patogena w dużym stopniu zależy od stanu odżywienia atakowanej rośliny. W okresie wegetacji, roślina buduje wiele strategii obronnych, z których 3 przedstawiono w niniejszym artykule. Pierwsza strategia polega na uzyskaniu przez roślinę w stresie stanu homeostazy azotowej. Podstawą tej strategii jest efektywna kontrola stanu odżywienia rośliny azotem, który definiuje warunki ataku pasożytów. Efektywną kontrolę metabolizmu azotowego zapewnia potas, którego działanie polega na przekształcaniu niskocząsteczkowych metabolitów azotowych w białka. Tym samym pierwiastek ten stwarza korzystne warunki do wzrostu i plonowania rośliny uprawnej, lecz jednocześnie niekorzystne dla wirulencji patogena. Druga grupa mechanizmów obronnych rośliny opiera się na budowie barier mechanicznych dla pasożytów. W tym systemie główną rolę odgrywają siarka, miedź, żelazo i potas. Pierwiastki te są odpowiedzialne za syntezę ligniny. Trzecia grupa strategii obronnej rośliny jest związana z wapniem, który bierze udział w przekazywaniu sygnału hormonalnego do komórek receptorów, celem syntezy metabolitów wtórnych ograniczających syntezę enzymów pektynolitycznych przez kielkujące spory grzybów.

**Słowa kluczowe** – *key words*: patogeny – *pathogens*, strategie obronne – *defence strategies*, składniki pokarmowe – *nutrients*, azot – *nitrogen*, potas – *potassium*, wapń – *calcium*

### WSTĘP

Graham i Webb [1991] zdefiniowali odporność rośliny jako „zdolność do ograniczenia penetracji komórki, wzrostu i reprodukcji patogena”. Reakcja rośliny na atak pasożyta jest efektem działania trzech współdziałających ze sobą grup czynników zwanych „trójką chorobowym”: a) podatność rośliny żywicielskiej, b) wirulencja patogena, c) środowisko wzrostu obu organizmów. Pierwsze dwa czynniki są jednoznacznie zdefiniowane genetycznie. Środowisko modyfikuje stopień presji stresu biotycznego, której miarą jest szybkość przełamania odporności rośliny [Poschenrieder i in. 2006]. Cecha ta, zwana wirulencją patogena, obejmuje skalę porażenia rośliny, którą trzeba rozpatrywać jako funkcję czynników:

- a) abiotycznych środowiska – temperatura, wilgotność łąnu, nasłonecznienie itp.;
- b) biotycznych, rozważanych w aspekcie ogólnego stanu odżywienia, struktury i budowy tkanek okrywowych, a także biosyntezy metabolitów wtórnych przez roślinę żywicielską.

Rośliny wytworzyły w okresie swej ewolucji szereg mechanizmów zwiększających tolerancję na stresy biotyczne, jak i ograniczających infekcję oraz stopień porażenia. Reakcja obronna rośliny zainfekowanej przez patogena zachodzi w zmiennym przedziale czasu, licznym w godzinach, czy też dniach. Mechanizm obronny zaatakowanej rośliny polega na odcięciu jej zdrowych

tkanek od dopływu substancji toksycznych wydzielanych przez mikroorganizm patogenny. W ostateczności roślina eliminuje zaatakowane komórki. Rośliny wytworzyły dwie strategie kontroli miejsca infekcji:

- a) lokalną – kontrola procesów metabolicznych zachodzących w strefie infekcji, odniesioną do produkcji:
  - kwasu benzoesowego i salicylowego;
  - flawonoidów, saponin, tanin, terpenów;
  - lignin, związków niezbędnych do fortyfikacji ścian komórkowych;
  - białek antystresowych;
- b) systemiczną.

Reakcja systemiczna rośliny polega na przesyłaniu we floemie sygnału hormonalnego (kwas salicylowy, kwas jasmonowy) z miejsca infekcji do ściśle zdefiniowanych komórek organizmu, które wywołują aktywację genów odpowiedzialnych za syntezę związków toksycznych dla pasożyta, między innymi fitoaleksyn, glikozydów cyjanogennych, glikozynolanów. Od początków rolnictwa, wymienione powyżej mechanizmy obronne rośliny są wzmacniane drogą selekcji i hodowli odmian odpornych na działanie danego patogena [Marschner 1986, Poschenrieder i in. 2006].

Stopień presji pasożyta na roślinę żywicielską w znacznym stopniu zależy od zewnętrznej i wewnętrznej podatności atakowanego organizmu, która z kolei jest pochodną stanu odżywienia i warunków reprodukcji [Krauss 2001, Marschner 1986]. Rośliny w okresie swej wegetacji uruchamiają wiele mechanizmów obronnych, z których trzy zostaną omówione w niniejszym artykule, a mianowicie:

- a) regulacja metabolizmu azotowego,
- b) budowa barier mechanicznych,
- c) powstrzymywanie infekcji.

Celem niniejszego opracowania jest wskazanie, na przykładzie kilku składników mineralnych, roli homeostazy żywieniowej w budowie systemu odporności roślin uprawnych na stropy abiotyczne wywołane przez patogeny.

## KONTROWERSYJNOŚĆ AZOTU

Azot jest podstawowym czynnikiem wzrostu roślin, a więc decyduje o plonie. Kontrowersyjność azotu w tworzeniu systemu odporności rośliny polega na tym, że niedobór tego właśnie składnika ogranicza szybkość wzrostu rośliny, redukując jednocześnie jej potencjał plonowania, a więc nie może zostać wyeliminowany z procesu produkcji. Jednocześnie, co nie zawsze trafnie rozpoznają rolnicy, składnik ten przy nieodpowiedniej kontroli żywieniowej, tworzy optymalne warunki do wzrostu presji pasożyta. Warunki te są pochodną dwóch charakterystyk rośliny, a mianowicie struktury związków organicznych komórki oraz budowy anatomicznej (tab. 1). Pierwsza grupa cech obejmuje nie tylko zawartość niskocząsteczkowych związków azotu i cukrów, lecz także mniejszą zawartość węglowodanów strukturalnych – ligniny. Związki azotu, takie jak aminokwasy i amidy są bowiem bezpośrednio włączane przez pasożyty obligatoryjne w struktury metaboliczne, co tym samym zwiększa tempo ich rozmnażania. Związki strukturalne, zwiększając grubość tkanek okrywowych, kształtują stopień infekcji w kierunku odwrotnym. Nedorozwój tkanki mechanicznej, w luksusowo odżywionych azotem roślinach wynika nie tylko z szybkiego wzrostu, lecz także z niedostatecznego odżywienia pierwiastkami, które są niezbędne w syntezie ligniny, a więc siarką, miedzią i potasem. Konsekwencją zmian struktury morfologicznej i anatomicznej rośliny jest zmiana architektury ładu (plantacji), która istotnie

Tabela 1. Reakcja morfologiczna i anatomiczna roślin uprawnych na stan odżywienia azotem  
 Table 1. Morphological and anatomical response of crop plants to nitrogen nutritional status

Organy i tkanki rośliny <i>Plant organs and tissues</i>	Status azotowy rośliny <i>Nitrogenous status of plant</i>	
	niedobór <i>deficit</i>	nadmiar luksusowy <i>luxury surplus</i>
Zawartość niskocząsteczkowych związków azotu <i>Content of low molecular N compounds</i>	mała <i>low</i>	duża <i>high</i>
Synteza metabolitów wtórnych <i>Secondary metabolism</i>	duża <i>high</i>	mała <i>low</i>
Liście <i>Leaves</i>	mała <i>low</i>	duża <i>high</i>
Miaższość liścia <i>Leaf thickness</i>	duża – liście grube <i>high – thick leaves</i>	mała – liście cienkie <i>low – thin leaves</i>
Tkanki mechaniczne <i>Mechanical tissues</i>	dobrze wykształcone <i>fully-developed</i>	słabo wykształcone <i>weak-developed</i>
Szybkość wzrostu rośliny, pokrój <i>Rate of plant growth, morphological shape</i>	mała, karłowatość <i>low, dwarfism</i>	duża, wybujalność <i>high, excessively growth</i>

kształtuje środowisko abiotyczne wzrostu patogena. Rośliny szybko rosnące, zwiększając gęstość łanu (plantacji), tym samym zmieniają środowisko fizyczne wzrostu (światło, temperatura), a jednocześnie tworzą dogodne warunki do reprodukcji pasożytów. Z drugiej strony, biorąc pod uwagę skutki niedoboru azotu, ujawniające się najczęściej w zaawansowanych fazach rozwoju rośliny uprawnej, tworzą się warunki do infekcji roślin przez patogeny fakultatywne (*Alternaria*, *Fusarium*, *Cercospora beticola*). W tym przypadku dobre odżywienie azotem ogranicza wzrost patogena [Bergmann 1992, Marschner 1986].

## POTAS – KONTROLER METABOLIZMU AZOTOWEGO

Potas odgrywa bardzo istotną rolę w budowie systemu odporności roślin uprawnych na atak chorób i szkodników. Zwiększoną podatność roślin notuje się w układzie, w którym jednocześnie występuje nadmiar azotu w połączeniu z niedoborem potasu. Z tej też przyczyny można przyjąć hipotezę, że odporność roślin uprawnych na atak pasożyta wynika nie tylko z samej zawartości obu składników, lecz z ich wzajemnej relacji (tab. 2). Rola potasu w budowie systemu odporności rośliny uprawnej przejawia się dwojaki sposób, poprzez regulację:

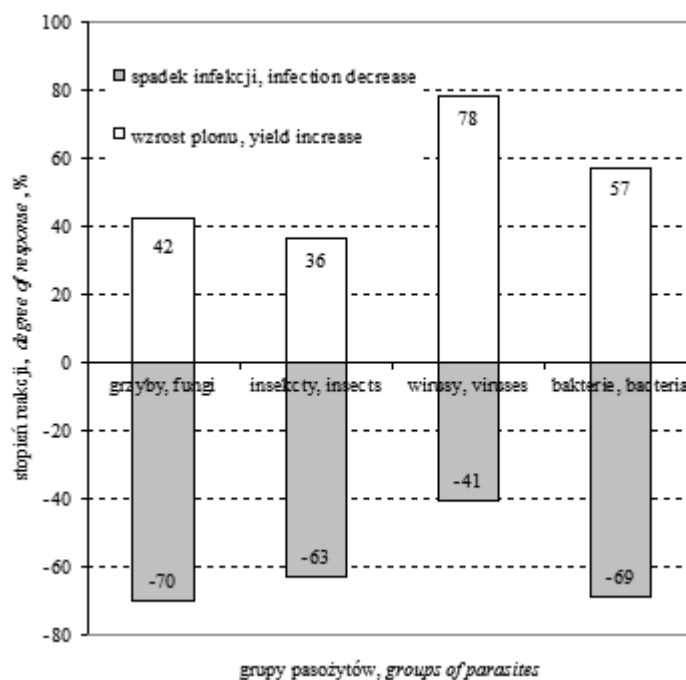
- a) składu metabolitów komórki
  - niskocząsteczkowe związki azotu;
  - cukry niskocząsteczkowe;
- b) udziału tkanki mechanicznej.

Pierwsze dwa czynniki metaboliczne kontrolują odżywczą wartość soku rośliny żywiciela. Generalnie, im więcej związków niskocząsteczkowych, tym lepsze warunki dla wzrostu patogena. Teza ta dotyczy tylko grzybów obligatoryjnych, a więc zależnych od żywej tkanki rośliny żywicielskiej. Poprawa stanu odżywienia rośliny potasem, ściślej zbilansowanie azotu potasem, prowadzi do zmniejszenia presji tej grupy patogenów. Istota działania potasu jest pośrednia i polega

Tabela 2. Odporność roślin na choroby - wpływ poziomu odżywienia azotem i potasem (Marschner 1986)  
 Table 2. Plant resistance to diseases – effect of nitrogen and potassium nutritional status (Marschner 1986)

Typ patogena i choroba <i>Pathogen type and disease</i>	Poziom azotu w roślinie <i>Plant nitrogen level</i>		Poziom potasu w roślinie <i>Plant potassium level</i>	
	mały <i>low</i>	duży <i>high</i>	mały <i>low</i>	duży <i>high</i>
patogeny obligatoryjne – <i>obligate parasites</i>				
<i>Puccinia spp.</i>	+ <sup>1</sup>	++	+++	+
<i>Erysiphe graminis</i>	+	++	+++	+
patogeny fakultatywne – <i>facultative parasites</i>				
<i>Alternaria spp.</i>	++	+	+++	+
<i>Fusarium oxysporum</i>	++	+	+++	+
<i>Xanthomonas spp.</i>	++	+	+++	+

<sup>1</sup> +, ++, +++ – infekcja niska, średnia i duża; *low, medium and high infection*



Rys. 1. Wpływ dobrego odżywienia roślin uprawnych potasem na odporność na pasożyty i wzrost plonu (Perrenoud 1990)

Fig. 1. Effect of crop plants potassium nutritional status on resistance to parasites and yield increase (Perrenoud 1990)

na zmniejszeniu ilości substratu pokarmowego dla grzybów, czyli zawartości niskocząsteczkowych związków azotu i cukrów. Związki te, w warunkach dobrego odżywienia rośliny potasem, są efektywnie włączane w związki strukturalne, białka i węglowodany [Marschner 1986]. Ponadto, niedobór potasu zmniejsza szybkość wzrostu komórek merystematycznych rośliny, a także grubość ścian komórkowych. W rezultacie pogarsza się struktura fizyczna tkanek roślinnych, tworząc tym samym warunki do inwazji grzybów. Można więc twierdzić, że im lepsze odżywienie roślin potasem w stosunku do azotu, tym większa ich odporność na atak patogenów. Liczne badania prowadzone nad rolą potasu w budowie systemu odporności roślin uprawnych na stropy biotyczne, wykazały że rośliny dobrze odżywione potasem są w stanie zmniejszyć presję pasożyta, co ma jednocześnie istotny, dodatni skutek plonotwórczy (rys. 1) [Armstrong 1998, Krauss 2001].

W odniesieniu do patogenów fakultatywnych, potas także zmniejsza ich presję. W tym jednak przypadku trzeba przyjąć hipotezę, że potas zwiększając pobieranie azotanów z gleby, opóźnia dojrzewanie rośliny, a tym samym atak pasożytów. W przypadku *Cercospora beticola* analogiczną rolę pełni nie tylko potas, lecz głównie magnez [Bergmann 1992].

### BUDOWA BARIER MECHANICZNYCH – SYNTEZA LIGNINY

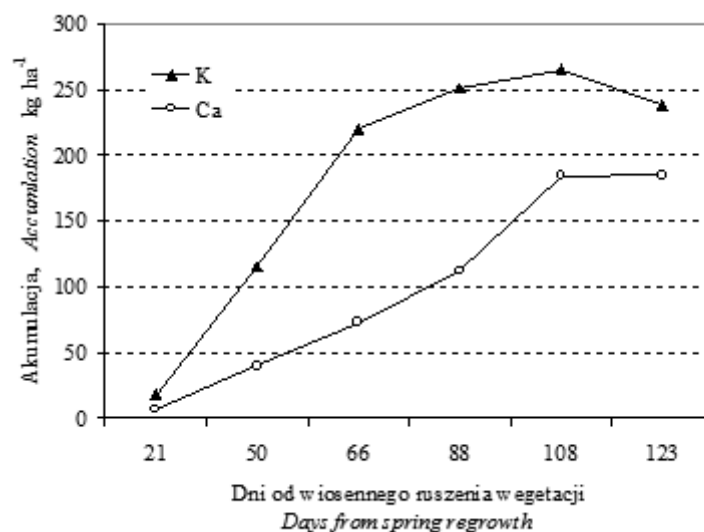
Naturalnymi barierami rośliny w kontakcie ze środowiskiem zewnętrznym, są kutikula, komórki epidermy i ściany komórkowe. Zmiany anatomiczne wywołane stanem odżywienia roślin dotyczą grubości kutikuli, jak również komórek epidermy, pędu lub źdźbła. Skutki te wynikają z syntezy ligniny oraz akumulacji krzemionki. Wzrost zawartości tkanki mechanicznej (celuloza, hemicelulozy, ligniny) w tkankach i organach rośliny, głównie ligniny, zmniejsza prawdopodobieństwo mechanicznej infekcji szkodnika. Rola kilku pierwiastków jest w tym aspekcie dobrze rozpoznana. Efektywna kontrola żywieniowa podatności roślin uprawnych na atak pasożyta polega nie tylko na kontroli jego wzrostu i reprodukcji, lecz winna także obejmować dostatecznie dużą syntezę związków wzmacniających tkanki ochronne. Generalnie rośliny dobrze odżywione tylko azotem zmniejszają udział tych tkanek (tab. 1). W konsekwencji zmian anatomicznych, tkanki pędów roślin wzmacniają lub osłabiają grubość, a tym samym modyfikują ochronną rolę barier fizycznych organizmu w budowie systemu odporności na atak pasożytów.

Największą rolę w produkcji tkanek w budowie tkanek mechanicznych, głównie ligniny i hemicelulozy, odgrywa miedź, która warunkuje aktywność enzymów odpowiedzialnych za syntezę tego związku organicznego (lakaza). Niedobór tego pierwiastka prawie 2-krotnie zmniejsza ilość ligniny w młodych liściach (tab. 3) [Marschner 1986]. W syntezie ligniny biorą także udział inne pierwiastki, jak żelazo (peroksydaza) oraz siarka (aminokwas metionina). Jony  $K^+$  zwiększają aktywność -glukozydazy, enzymu odpowiedzialnego za produkcję związków fenolowych w roślinie, które są także prekursorami lignin [Perrenoud 1990].

Tabela 3. Odżywienie młodych liści pszenicy miedzią a synteza węglowodanów strukturalnych (Marschner 1986)

Table 3. Copper nutritional status of young wheat leaves and structural carbohydrates synthesis (Marschner 1986)

Wariant <i>Treatment</i>	Zawartość Cu <i>Cu content</i> mg · kg <sup>-1</sup> s.m. mg · kg <sup>-1</sup> DM	Ściana komórkowa <i>Cell wall</i> % s.m., % of DM	Procentowy udział w ścianie komórkowej <i>Percentage share in cell wall</i>		
			α-celuloza <i>α-cellulose</i>	hemiceluloza <i>hemiellulose</i>	lignina <i>lignin</i>
+ Cu	7,1	46,2	46,8	46,7	6,5
- Cu	1,0	42,9	55,3	41,4	3,3



Rys. 2. Akumulacja potasu i wapnia przez rzepak ozimy w sezonie wegetacyjnym (Barlóg i Grzebisz 2004)

Fig. 2. Accumulation of potassium and calcium by oilseed rape over the growing season (Barlóg i Grzebisz 2004)

## POWSTRZYMYWANIE INFEKCJI

Związki odżywcze, azot i cukry, stanowią substrat żywieniowy dla pasożyta, który wpięrow musi się pojawić, a więc wykiełkować i zbudować grzybnię. Te dwa ostatnie procesy w dużym stopniu zależą od odżywienia rośliny wapniem i borem. Oba te pierwiastki są integralnymi składnikami blaszki środkowej. Spośród kationów, obok wapnia, również potas odgrywa znaczącą rolę w kształtowaniu systemu odporności rośliny. Jak specyficzne mogą być relacje między oboma pierwiastkami przedstawiono na rysunku 2. Akumulacja potasu i wapnia przez rzepak ozimy przebiega w okresie wegetacji w odwrotnych kierunkach. W pierwszym okresie dominuje akumulacja potasu, lecz od fazy kwitnienia, gdy roślina tworzy łuszczyny, gwałtownie wręcz narasta akumulacja wapnia. W tej fazie rozwoju łuszczyny rzepaku są narażone na atak pasożytów fakultatywnych (*Alternaria* spp. oraz *Botrytis cinerea*). Wzrost zawartości wapnia w tkankach roślin ogranicza aktywność enzymów pektynolitycznych wydzielanych przez patogenne grzyby i bakterie do komórki rośliny żywiciela (tab. 4) [Easterwood 2002, Marschner 1986]. Dane doświadczalne zebrane dla *Fusarium oxysporum*, grzyba który wywołuje fuzaryjne więdnienie pomidorów, wykazały ograniczenie tego procesu po wykonaniu oprysku dolistnego rośliny, roztworami chlorku wapnia lub azotanu wapnia. Podobnie dobre efekty uzyskano w redukcji aktywności grzybów z rodzaju *Erwinia* w fasoli, drogą zwiększenia zawartości wapnia, który silnie ograniczył porażenie już przy zawartości pierwiastka na poziomie 2% s.m. [Easterwood 2002]. Ważną rolę odgrywa jednak zachowanie odpowiedniego stosunku między kationami, gdyż nadmierne odżywienie potasem wywołuje antagonizm względem wapnia, co w konsekwencji prowadzi do silnego wzrostu porażenia, przykładowo fasoli przez *Botrytis* (tab. 5).

Tabela 4. Wpływ zawartości wapnia w tkankach fasoli na infekcję bakteryjną (Easterwood 2002)  
 Table 4. Effect of calcium content in bean tissue on pathogen infection (Easterwood 2002)

Zawartość Ca Ca content % s.m. % DM	Względna aktywność enzymów Relative activity of enzymes		Stopień porażenia przez <i>Erwinia</i> <sup>1</sup> Degree of <i>Erwinia</i> severity <sup>1</sup>
	poligalakuronaza polygalacturonase	transeliminaza pektynianowa pectate transeliminase	
0,68	62	7,2	4
1,60	48	4,5	4
3,40	21	0	0

<sup>1</sup> 0 – brak symptomów, *no symptoms*; 4 – rośliny obumarły w krótkim czasie, *complete decay of plants in short time*

Tabela 5. Antagonizm kationowy tkanek fasoli a stopień porażenie przez patogena (Easterwood 2002)  
 Table 5. Cations antagonism in bean tissue and pathogen infection degree (Easterwood 2002)

Kationy, % s.m Cations, % of DM			Stopień porażenia przez <i>Botrytis</i> <sup>1</sup> Degree of <i>Botrytis</i> infection <sup>1</sup>
K	Ca	Mg	
1,44	1,06	0,32	4
2,38	0,54	0,41	7
3,42	0,22	0,47	13
4,89	0,18	0,42	15

<sup>1</sup> małe, *low*: 0-5; umiarkowane, *medium*: 6-10; duże, *high*: 11-15

## PODSUMOWANIE

Wezwania przed jakimi stoi rolnictwo XXI wieku są rozliczne, obejmując tak podstawowe, lecz jednocześnie sprzeczne cele, jak wzrost produkcji żywności i ochrona środowiska. Cele te są możliwe do realizacji, lecz pod warunkiem zwiększenia efektywności stosowanego azotu. Produkcja nawozów azotowych pochłania około 2% globalnej produkcji energii, a wykorzystanie składnika z nawozów waha się w zakresie 30-50%. Działania na rzecz zwiększenia produktywności azotu wymagają zbilansowania tego pierwiastka innymi składnikami pokarmowymi, celem uzyskania homeostazy żywieniowej. Jednym z efektów zakładanej homeostazy jest wzrost odporności uprawianych roślin na pasożyty roślinne. Ten obszar nauki wymaga intensywnych badań zarówno podstawowych, prowadzonych przez fitopatologów, genetyków, a w szczególności fizjologów mineralnego żywienia roślin uprawnych, jak i aplikacyjnych prowadzonych przez agrotechników. W najbliższej przyszłości trzeba bowiem opracować nowe standardy odżywienia roślin uprawnych, które pozwolą zdefiniować wrażliwość rośliny na atak pasożytów.

## PIŚMIENNICTWO

1. Armstrong, D.L. 1998. Potassium for agriculture. *Better Crops* 3: 40 ss.
2. Barłóg, P., Grzebisz, W. 2002. The influence of the kind of N fertilizer and the method of division of nitrogen on the content and dynamics of macronutrient uptake by winter oilseed rape. W: *Chemical products in agriculture and environment* (red. Górecki, H., Dobrzański, Z.). 3: 195–198.

3. Bergmann, W. 1992. Nutritional disorders of plants. G. Fisher V., Jena: 741 ss.
4. Easterwood, G. W. 2002: Calcium's role in plant nutrition. Fluid Journal: 3 ss.
5. Graham, R.D., Webb, M.J. 1991.: Micronutrients and disease resistance and tolerance in plants. W: Micronutrients in Agriculture 2<sup>nd</sup> ed., SSSA Book Ser. 4: 329–370.
6. Krauss, A. 2001. Potassium and biotic stress. Proc. Fauba-Fertilizer-IPI workshop on potassium in Argentina's agricultural systems. Buenos Aires, Argentyna: 11 ss.
7. Marschner, H. 1986. Mineral nutrition in higher plants. Part 11. Relationship between mineral nutrition and plant diseases and pests. Academic Press, London: 369–390.
8. Perrenoud, S. 1990. Potassium and plant health. IPI-Research Topics No. 3, 2<sup>nd</sup> rev. Edition. IPI, Bazylea, Szwajcaria: 365 ss.
9. Poschenrieder, Ch., Tolra, R., Barcelo, J. 2006. Can metals defened plants against biotic stress. Trends in Plant Science 11 (6): 288–295.

W. GRZEBISZ, P. BARLÓG, M. WASZAK, R. ŁUKOWIAK

#### NUTRITIONAL HOMEOSTASIS AND PLANT CROPS RESISTANCE TO BIOTIC STRESSES

##### Summary

Plant crops, over the growing season, are under threat of pathogens and herbivores attack. Resistance to attack results not only from genetic characteristics of plant and its natural enemy but also from environmental growth conditions of both organisms. In plant production, the degree of parasites activity (virulence) is affected to some extent by plant nutritional status of attacked organism. Plants are able to build up during vegetation several defense strategies against biotic stresses. Three of them are reported in the presented paper. The first strategy relies on achievement by the stressed plant nitrogenous homeostasis. The base of this strategy is efficient control of nitrogen nutritional status, which defines conditions of the environment for pathogens attack. Potassium is an element, which is able to control nitrogen metabolism very efficiently. The key action of potassium relies on decrease of N - low molecular compounds in plant cell. As a result, there are created favorable conditions both for plant crop growth and yielding but at the same time unfavorable for parasites virulence. The second group of known defense plant strategies relies on mechanical barriers build up by plant against pathogens and herbivores. The main rules are related to elements such as sulphur, copper, iron and potassium, which are responsible for lignin synthesis. The third group of defense strategies is related to calcium, which takes part in hormone signals transduction and as a result in secondary metabolites synthesis limits synthesis of pectynolytic enzymes by germinating spores of parasites.

---

Prof. dr hab. Witold Grzebisz  
Katedra Chemii Rolnej  
Akademia Rolnicza w Poznaniu  
ul. Wojska Polskiego 71f, 60-625 Poznań  
witegr@au.poznan.pl