Wpływ egzogennej spermidyny na rośliny ogórka (*Cucumis sativus* L.) rosnące w warunkach stresu suszy

**ZBYSZEK K. BLAMOWSKI, EDWARD BOROWSKI,
KRYSTYNA PACZOS**

Katedra Fizjologii Roślin, Akademia Rolnicza, ul. Akademicka 15, 20-934 Lublin
Z.K. Blamowski, E. Borowski, K. Paczos (Department of Plant Physiology,
Agricultural University, 20-934 Lublin, ul. Akademicka 15, Poland). The effect of exogenous
spermidine on cucumber plant (*Cucumis sativus* L.) growth in drought stress.

(Otrzymano: 10.01.2001)

Summary

The effect of exogenous spermidine (0; 1 and 2 mmol · dm⁻³) on cucumber plant subjected to seven day drought (30% f.w.c.) were studied. Growth rate of plants, gas exchange, chlorophyll fluorescence, water saturation deficit in tissue (WSD), leakage electrolytes (E_L) as well as the content of free proline were determined. The results showed that drought inhibited growth and gas exchange, decreased the potential efficiency of PSII (F_v/F_m) but increased the value of WSD, E_L and the level of free proline in tissue. The spermidine treatment of plants immediately before drought influenced the decrease concentration of free proline, water deficit and leakage of electrolytes but the increase of stomatal conductance (g_s), intensity of photosynthesis (P_n) and transpiration (E). Greater change on the course of primary photosynthetic reactions in PSII (F_v/F_m , Φ PSII, qP , qN) were not detected. The authors concluded, that in drought conditions exogenous spermidine together with proline induced by stress, contribute to increase of water content in tissue and maintenance of the enzymatic activity of cells as well as they guarantee the integrity of cell membranes. Profitable effect of spermidine on the condition of cucumber in drought period shortened the time necessary for plants to come back to level of control treatment.

Key words: *Cucumis sativus* L., drought, spermidine, proline, plant growth, gas exchange, chlorophyll fluorescence

WSTĘP

Spermidyna, spermina i putrescyna są poliaminami powszechnie występującymi w żywych organizmach i uczestniczącymi w metabolizmie roślin (Aspinall i Paleg, 1981, Evans i Malmberg, 1989, Galston i Sawhney, 1990). Badania przeprowadzone w ostatnich latach, między innymi na roślinach pomidorów (Kubiś i Krzywański, 1991) i ziemniaków (Van Der Mescht i in., 1998) wykazały, że w warunkach suszy glebowej zwiększała się zawartość poliamin w ich tkankach. Ponieważ związki te, jak wynika z badań Tabor i Tabor (1984), zdolne są do łączenia się z ujemnie naładowanymi grupami funkcyjnymi komponentów błon komórkowych i białek enzymatycznych to tym samym utrzymują stabilność cytomembran i aktywność niektórych enzymów (Smith, 1985, Besford i in., 1993, Tiburcio i in., 1994). W niniejszej pracy założono więc, iż zwiększenie zawartości poliamin w tkankach może zwiększyć odporność roślin na deficyt wody w podłożu.

Celem pracy było określenie, jak egzogenna spermidyna, podana roślinom w okresie bezpośrednio poprzedzającym suszę, wpływa na intensywność wybranych procesów fizjologicznych, w czasie trwania stresu suszy i po jego zakończeniu. Mierzono wzrost, wymianę gazową, fluorescencję chlorofilu, zawartość wolnej proliny, uwodnienie tkanek liści i wpływ elektrolitów.

METODYKA

Badania przeprowadzono na siewkach ogórków (*Cucumis sativus* L.) odm. Polan F₁. Rośliny rosły po dwie w wazonach o pojemności 1 dm³, w mieszaninie piasku i substratu torfowego (1:1 v/v) o wilgotności 70% pełnej pojemności wodnej (ppw) do fazy czwartego liścia. Hodowlę prowadzono w kamerze wegetacyjnej, w której temperatura powietrza wynosiła 25/20°C (dzień/noc), fotoperiod 14/10 godzin, a gęstość strumienia fotosyntetycznych fotonów (PPFD) z lamp fluorescencyjnych typu White 190 $\mu\text{mol}(\text{photon}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. W 15, 16 i 17 dniu wegetacji liście opryskano wodnymi roztworami spermidyny o stężeniach 0 / kontrola wodna/, 1 i 2 mmol $\cdot \text{dm}^{-3}$. Dzień przed pierwszym opryskiem przerwano podlewanie roślin w trzech z 6 serii doświadczalnych, z których każda zawierała 8 wazonów. W czasie 4 dni wilgotność podłoża systematycznie obniżała się osiągając zakładany poziom 30% ppw 18 dnia wegetacji i stan ten utrzymywano przez 7 dni. Po ponownym nawodnieniu podłoża do optymalnej wilgotności rośliny rosły przez kolejne 6 dni, po czym eksperyment zakończono. W pozostałych trzech seriach doświadczalnych rośliny rosły przez cały okres trwania badań przy stałej wilgotności podłoża wynoszącej 70% ppw. Na początku i po zakończeniu okresu suszy (17 i 25 dzień wegetacji), a także ostatniego dnia doświadczenia (31 dzień) oznaczano powierzchnię liści przy pomocy skanera z oprogramowaniem firmy Witra/Polska/ i suchą masę organów nadziemnych. Na podstawie tych pomiarów wyliczono wg Kvet i in. (1971) względne tempo wzrostu roślin (relative growth rate – RGR) oraz intensywność asymilacji netto (net assimilation rate - NAR). Ostatniego dnia trwania suszy /25 dzień/ zmierzono deficyt

wysycenia wodą (water saturation deficit – WSD) 3 liścia i wypływ elektrolitów (E_L) z tkanek tych samych liści wg metod opisanych w pracy K o ś c i e l n i a k a (1993), a także zawartość wolnej proliny wg B a t e s i in. (1973). Deficyt wodny wyliczono na podstawie zawartości wody w tkance wysyczonej wodą (W_s) oraz aktualnej zawartości wody (W_{akt}) stosując wzór $WSD = 100(W_s - W_{akt})/W_s$. Pomiar E_L wykonano mikrokomputerowym konduktometrem CC-317 firmy Elmetron/Polska/. Równolegle przy pomocy fluorymetru PAM-2000 /Walz, Niemcy/ mierzono parametry fluorescencji chlorofilu. Sposoby ich obliczania podano w pracy B o r o w s k i e g o i in. (2000). W 25 dniu, a także na zakończenie eksperymentu, zmierzono wymianę gazową czwartego liścia analizatorem LCA-4 /Analytical Development Company Ltd, Anglia/ z użyciem asymilacyjnej komory liściowej typu PLC-4. Określano intensywność fotosyntezy netto (P_n) i transpiracji (E), przewodność szparkową (g_s) oraz podszparkowe stężenie CO_2 (c_i). W trakcie pomiarów temperatura liścia wynosiła $25^\circ C$, a PPFD była taka sama, jak w czasie wzrostu roślin. Wyniki będące średnimi z 8 powtórzeń opracowano statystycznie. Wykonano analizę wariancji i obliczono przedziały ufności Tukey'a, wykazując istotność różnic z 5% ryzykiem błędu.

WYNIKI

Siedmiodniowy okres suszy zahamował wzrost powierzchni asymilacyjnej liści oraz tempo gromadzenia suchej masy przez rośliny ogórków. Wszystkie wskaźniki analizy wzrostu (tab. 1) miały zdecydowanie niższe wartości w przypadku roślin poddanych działaniu suszy. Natomiast tkanki ich charakteryzowały się ponad trzykrotnie większą zawartością wolnej proliny, wyraźnie większym deficytem wysycenia wodą /WSD/, a także wyższą wartością E_L świadczącą o zwiększonej przepuszczalności błon cytoplazmatycznych (tab. 2). Obniżona do 30% ppw zawartość wody w podłożu wpłynęła również na wymianę gazową roślin. Ponad dwukrotnie zmniejszyła się przewodność szparkowa (g_s) i intensywność fotosyntezy (P_n) oraz ponad czterokrotnie obniżyła intensywność transpiracji (E) (tab. 3). Zmniejszonej intensywności P_n , jak również spadkowi tempa asymilacji netto (NAR) (tab. 1) towarzyszyły zaburzenia w przebiegu pierwotnych reakcji fotochemicznych w PSII. Świadczą o tym, aczkolwiek nie wykazane statystycznie, wyraźnie niższe wartości stosunku fluorescencji zmiennej do maksymalnej (F_v/F_m) i współczynnika fotochemicznego tłumienia fluorescencji (qP) oraz znacznie większe wartości współczynnika niefotochemicznego tłumienia fluorescencji (qN) w liściach roślin stresowanych w porównaniu do roślin dobrze zaopatrzonych w wodę (tab. 4). Wartości dwóch pozostałych wskaźników czyli wydajności wzbudzenia jednostek PSII (F_v/F_m) oraz efektywnej wydajności kwantowej (FPSII) praktycznie nie różniły się u porównywanych roślin.

Opryskiwanie roślin roztworami spermidyny spowodowało zmiany w przebiegu tylko niektórych badanych procesów fizjologicznych. Tylko w roślinach rosnących w warunkach suszy pod wpływem tej aminy zmniejszała się wartość WSD oraz obniżała bardzo wyraźnie koncentracja wolnej proliny. Natomiast wyciek elektrolitów (E_L) z tkanek (tab. 2) zmniejszał się zarówno z liści roślin stresowanych,

jak i rosnących stale w podłożu o wilgotności 70% ppw. Także zwiększoną przewodność szparkową (g_s) i transpirację (E) oraz wzrost intensywności fotosyntezy netto (P_n) (tab. 3) obserwowano u roślin rosnących w podłożach o dwóch różnych wilgotnościach. Nie stwierdzono natomiast wpływu spermidyny na wartości wskaźników analizy wzrostu, jak i na fluorescencję chlorofilu (tab. 1, 4). Należy jednak zaznaczyć, iż widoczna jest (tab. 4), wywołana spermidyną, tendencja wzrostu wartości takich parametrów fluorescencji chlorofilu, jak F_v/F_m , F_v/F_m , $\Phi PSII$ i qP oraz zmniejszanie się wartości qN . Zmiany te za wyjątkiem wartości stosunku fluorescencji zmiennej do maksymalnej (F_v/F_m), które były istotnie zróżnicowane, nie zależały od wilgotności podłoża w jakim rosły rośliny (tab. 4).

Pomiary wykonane 6 dnia od zakończenia suszy, na roślinach które nie były traktowane spermidyną wykazały, że utrzymywały się nadal różnice we wzroście roślin (tab. 1). Wszystkie wskaźniki charakteryzujące ten proces u roślin stresowanych miały niższe wartości niż wskaźniki wyliczone dla roślin nie stresowanych. Należy jednak zauważyć, iż w porównaniu do okresu poprzedzającego rehydratację różnice te znacznie się zmniejszyły. Równocześnie nawodnienie podłoża do 70% ppw sprawiło, że u roślin poddanych wcześniej działaniu suszy wyraźnie zwiększył się stopień otwarcia aparatów szparkowych (tab. 3). Ponad dwukrotny wzrost przewodności szparkowej dla pary wodnej (g_s) spowodował, iż w podobnym stopniu wzrosła także intensywność transpiracji (E). Natomiast intensywność fotosyntezy netto (P_n) zwiększyła się tylko o ok. 10%. Dla porównania należy dodać, iż w roślinach rosnących przez cały okres trwania doświadczenia w podłożu o wilgotności 70% ppw nie było różnic w intensywności transpiracji i fotosyntezy mierzonej 25 i 31 dnia, podobnie jak nie było różnic w wartościach podszparkowego stężenia CO_2 (c_i) (tab. 3). Omawiane procesy przebiegały w okresie rehydratacji znacznie sprawniej w roślinach traktowanych spermidyną. Stwierdzenie to dotyczy zmian względnego tempa wzrostu, asymilacji netto (tab. 1), a także przewodności szparkowej, intensywności transpiracji i fotosyntezy (tab. 3). Szczególnie korzystnie na wiązanie CO_2 wpływała spermidyna w stężeniu $2 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$. Intensywność P_n , przy zbliżonych wartościach c_i , była u tych roślin ponad dwa razy większa niż w liściach roślin opryskiwanych wodą i o około 40% większa niż zmierzona 25 dnia doświadczenia (tab. 3). Równocześnie była w swojej wartości bardzo zbliżona do intensywności fotosyntezy roślin wcześniej nie poddanych suszy.

DYSKUSJA

Niedobór wody w tkankach, wywołany suszą glebową, powoduje zamykanie aparatów szparkowych, zmianę właściwości błon komórkowych, a także naruszenie równowagi enzymatycznej i hormonalnej (Hanson i Hiltz, 1982, Starck, 1998). W efekcie tych zmian dochodzi do zwalniania wzrostu oraz zahamowania wymiany gazowej. Oba te zjawiska obserwowano w przedstawianej pracy (tab. 1, 3). Niewielka przewodność szparkowa (g_s), będąca efektem wzrostu deficytu wody w komórkach (tab. 2), była główną przyczyną obniżonej intensywności transpiracji.

Natomiast spadek intensywności fotosyntezy mógł być spowodowany także zmniejszoną aktywnością enzymów cyklu Calvina, zwłaszcza karboksylazy RuBP, lub też rosnącym oporem mezofilu wobec CO₂ dyfundującego do chloroplastów (O'Toole i in., 1976, Majumdar i in., 1991). W przestworach międzykomórkowych, jak wynika z oznaczonych wartości c_p , gromadziły się bowiem zwiększone ilości tego gazu (tab. 3). Można również sądzić, iż przyczyną obniżonej szybkości fotosyntezy była mniejsza sprawność fotochemiczna PSII. Malejące wartości potencjalnej wydajności kwantowej PSII (F_v/F_m) (tab. 4), a także dane literaturowe (Cechin, 1998, Starck, 1998) dają podstawy do takiego wnioskowania.

Bardzo wysoka zawartość wolnej proliny w roślinach poddanych działaniu suszy (tab. 2) to stosunkowo często stwierdzana reakcja związana z mechanizmami obronnymi uruchamianymi w czasie trwania stresu (Flores i Galston, 1984). Abiotyczne czynniki stresowe, w tym i niedobór wody w podłożu, przyczyniają się do wytworzenia w komórkach tlenu rodnikowego lub innych wolnych rodników. Powodują one między innymi peroksydację lipidów membran, zmiany ich "płynności" oraz przepuszczalności. Ponieważ prolina ma zdolność do likwidacji lub hamowania wytwarzania wolnych rodników, tym samym zapobiega uszkodzeniom cytomembran komórkowych (Alia i wsp., 1997, Starck, 1998). Należy zatem sądzić, że ta właściwość proliny, w połączeniu z jej prawdopodobną funkcją osmoregulacyjną (Nuccio i in., 1999), sprzyjała pobieraniu i utrzymywaniu wody w komórkach. Tym samym przyczyniała się do złagodzenia szkodliwych skutków odwodnienia organizmu, co z kolei zapobiegło znacznieszym zmianom wartości mierzonych procesów fizjologicznych.

Spermidyna dostarczona roślinom przed wystąpieniem stresu spowodowała, iż okres ten przetrwały one w lepszej kondycji niż kontrolne, czyli te które opryskiwane były wodą destylowaną. Przede wszystkim zmniejszył się deficyt wody w komórkach oraz zmniejszyła się przepuszczalność cytomembran, ale równocześnie rośliny syntetyzowały i akumulowały mniej proliny (tab. 2). Można zatem przypuszczać, że egzogenna spermidyna przejęła rolę ochronną, jaką zazwyczaj pełni prolina wytwarzana w dużych ilościach podczas stresu. Zwiększona zawartość spermidyny przyczyniła się zatem do wzrostu odporności roślin na oddziaływanie stresu, bez konieczności wydatkowania ze strony organizmu energii niezbędnej do syntezy proliny. Mniejszy stopień uszkodzenia błon komórkowych w obecności podwyższonej zawartości poliamin (między innymi spermidyny i sperminy) stwierdzano także w tkankach innych gatunków roślin (Floryszak-Wieczorek i in., 1992, Besford i in. 1993). Poliaminy, podobnie jak prolina, także mają zdolności "zmiatania" aktywnych form tlenu (Sinska, 1997), a więc zwiększanie się ich zawartości wzmacnia zdolności obronne organizmu. Ten wzrost odporności na stres odbywać się może również na drodze przyłączania cząstek spermidyny do błon cytoplazmatycznych, co doprowadza do zmian aktywności enzymów w nich zlokalizowanych (Sinska, 1997, Bandurska, 1999).

Dodatnim wpływem poliamin na strukturę i aktywność enzymów wyjaśnić również można zaobserwowaną w okresie suszy, większą wymianę gazową roślin opryskiwanych roztworami spermidyny, niż opryskiwanych wodą /tab. 3/.

Intensywniejsza wymiana gazowa, w tym wyraźny wzrost wartości P_n , mogły być, jak stwierdziliśmy to wcześniej (B o r o w s k i i B l a m o w s k i, 1997), następstwem zmniejszonego deficytu wody w komórkach i mniejszej destrukcji cytomembran (tab. 2). Prawdopodobnym jednak także jest zahamowanie przez spermidynę spadku aktywności enzymatycznej komórek wywołanego stresem (M a j u m d a r i n., 1991). Dzięki temu zjawisku sprawność usuwania destrukcyjnych wolnych rodników przez takie enzymy, jak ponadflenkowa dysmutaza, katalaza i peroksydaza mogła być duża, a tym samym uszkodzenia tylakoidów chloroplastów znacznie mniejsze, niż w obiektach kontrolnych.

Wpływ spermidyny na rośliny ujawnił się również w okresie po stresowym. Działała ona bowiem pobudzająco na względne tempo wzrostu i wymianę gazową liści, w tym przede wszystkim na intensywność fotosyntezy (tab. 1, 3). Dzięki tej bioaminie oba procesy przebiegały z większą szybkością, niż w roślinach opryskiwanych wodą. W tych ostatnich, tylko bardzo niewielki wzrost intensywności P_n , po 6 dniach od zakończenia suszy, wskazuje na duże uszkodzenia aparatu fotosyntetycznego liści wywołane stresem. Ponieważ w tym okresie szparki były już w znacznym stopniu otwarte (tab. 3) to hamowanie fotosyntezy spowodowane było czynnikami nie związanymi z dyfuzją CO_2 . Należy więc przyjąć, że zmiany w aktywności enzymów fazy ciemnej fotosyntezy oraz uszkodzenia złożonych kompleksów zlokalizowanych w tylakoidach (S t a r c k, 1998) i samych membran były tak duże, iż 6 dniowy okres po ustąpieniu suszy był zbyt krótki dla ich reperacji.

Zastosowanie spermidyny w okresie poprzedzającym suszę sprawiło zatem, iż poprzez jej korzystny wpływ na kondycję roślin podczas trwania stresu przyspieszona była faza powrotu roślin do normalnego stanu.

LITERATURA

- A s p i n a l l D., P a l e g L.G., 1981. Proline accumulation: physiological aspects. [W:] L.G. P a l e g, D. A s p i n a l l (eds), The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Academic Press, Sydney, New York, pp. 205 – 241.
- B a n d u r s k a H., 1999. Rola proliny w reagowaniu roślin na stres deficytu wody w świetle dotychczasowych wyników badań. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol., 469: 31-42.
- B a t e s L.S., W a l d r e n R.R., T e a r e I.D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant Soil 39: 205-207.
- B e s f o r d R.T., R i c h a r d s o n C.M., C a m p o s J.L., T i b u r c i o A.F., 1993. Effect of polyamines on stabilization of molecular complexes in thylakoid membranes of osmotically-stressed oat leaves. Planta, 189: 201-206.
- B o r o w s k i E., B l a m o w s k i Z.K., 1997. Effects of soil drought and polyamines on vegetation of cucumber plants. Proceedings – Posters Int. Hort. Sc. Conf. Biological and Technical Development in Horticulture, Lednice na Morave, s. 319.
- B o r o w s k i E., B l a m o w s k i Z.K., M i c h a ł e k W., 2000. Effects of Tomatex (Triacontanol) on chlorophyll fluorescence and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) yields. Acta Physiol. Plant. 22: 271-274.
- C e c h i n I., 1998. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in two hybrids of sorghum under different nitrogen and water regimes. Photosynthetica 35: 233-240.

- Evans P.T., Malmberg R.L., 1989. Do polyamines have roles in plant development ? *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 235-269.
- Flores H.E., Galston A.W., 1984. Osmotic stress-induced polyamine accumulation in cereal leaves. I. Physiological parameters on the response. *Plant Physiol.* 75: 102-109.
- Floryszak-Wieczorek J., Grabikowski E., Kubis J., Krzywański Z., 1992. The effect of spermidine on lipid peroxidation in wheat leaves during water stress. *Acta Physiol. Plant.* 1: 3 - 10.
- Galston A.W., Sawhney R.K., 1990. Polyamines in plant physiology. *Plant Physiol.* 94: 406-410.
- Hanson A.D., Hiltz W.D., 1982. Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33: 162-203.
- Kościelniak J., 1993. Wpływ następstwa temperatur chłodowych w termoperiodyzmie dobowym na produktywność fotosyntetyczną kukurydzy (*Zea mays L.*). *Zesz. Nauk. AR Kraków, Rozpr. hab. nr 174.*
- Kubis J., Krzywański Z., 1991. Dynamika zmian zawartości poliamin w liściach pomidora podczas narastającego deficytu wody w glebie i po jego usunięciu. *Rocz. AR Poznań, Ogrod.* 19: 43-50.
- Kvet J., Ondok J.P., Nečas J., Jarvis P.G., 1971. Methods of growth analysis. [In:] *Plant photosynthetic production. Manual of methods.* (eds) Šesták Z., Čatský J. and Jarvis P.G., Dr W. Junk N.V. Publishers. The Hague, 343-391.
- Majumdar S., Gosh S., Glisk B.R., Dumborff E.B., 1991. Activities of chlorophyllase, phosphoenolpyruvate carboxylase in primary leaves of soybean during senescence and drought. *Physiol. Plant.* 81: 473-480.
- Nuccio M.L., Rhodes D., McNeil S.D., Hanson A.D., 1999. Metabolic engineering of plants for osmotic stress resistance. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2: 128 - 134.
- O'Toole J.C., Crookson R.K., Treharne K.J., Ozbun J.L., 1976. Mesophyll resistance and carboxylase activity. A comparison under water stress conditions. *Plant Physiol.* 57: 465-468.
- Smith T.A., 1985. Polyamines. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36: 117-143.
- Starck A., 1998. Reakcja roślin na multistresowe warunki środowiska w aspekcie produkcji i dystrybucji masy. [W:] *Ekofizjologiczne aspekty reakcji roślin na działanie abiotycznych czynników stresowych.* (eds) S. Grzesiak, A. Skoczowski, Z. Miszański. Kraków, ss. 21-31.
- Sińska I., 1997. Poliaminy i aminy aromatyczne. [W:] *Jankiewicz L.S., (red.) Regulatory wzrostu i rozwoju roślin. Właściwości i działanie.* PWN W-wa, ss. 150-168.
- Tabor C.W., Tabor H., 1984. Polyamines. *Annu. Rev. Biochem.* 53: 749-790.
- Tiburcio A.F., Campos J.L., Figueras X., Besford R.T., 1993. Recent advances in the understanding of polyamine functions during plant development. *Plant Growth Regul.* 12: 331-340.
- Tiburcio A.F., Besford R.T., Capell T., Borrell A., Testillano P.S., Risueño M.C., 1994. Mechanisms of polyamine action during senescence responses induced by osmotic stress. *J. Exp. Bot.* 45: 1789-1800.
- Van Der Mescht A., De Ronde J.A., Van Der Merwe T., Rossouw F.T., 1998. Changes in free proline concentrations and polyamine levels in potato leaves during drought stress. *South Afr. J. of Sci.* 94: 347-354.

Wpływ egzogennej spermidyny na rośliny ogórka (*Cucumis sativus* L.) rosnące w warunkach stresu suszy

Streszczenie

Badano wpływ egzogennej spermidyny ($0, 1$ i $2 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$) na rośliny ogórka poddane działaniu siedmiodniowej suszy. Wykonano pomiary parametrów wzrostu, wymiany gazowej, fluorescencji chlorofilu, deficytu wysycenia wodą tkanek (WSD), wypływu elektrolitów (E_L) oraz zawartości wolnej proliny.

Susza hamowała wzrost i wymianę gazową, obniżała potencjalną wydajność kwantową PSII (F_v/F_m), zwiększała natomiast wartości WSD i E_L oraz zawartość wolnej proliny. Traktowanie roślin spermidyną bezpośrednio przed suszą wpłynęło na zmniejszenie koncentracji proliny, deficytu wody w tkankach i wypływu elektrolitów a zwiększenie przewodności szparkowej (g_s), intensywności fotosyntezy (P_n) i transpiracji (E). Nie stwierdzono natomiast większych zmian w przebiegu pierwotnych reakcji fotochemicznych w PSII (F_v/F_m , Φ PSII, qP i qN). W okresie po ustąpieniu stresu utrzymywał się korzystny wpływ spermidyny na względne tempo wzrost $/RGR/$ i intensywność wymiany gazowej. Uzyskane w pracy wyniki wskazują, że egzogenna spermidyna wraz z indukowaną stresem proliną przyczyniają się w warunkach suszy do zwiększonego uwodnienia tkanek, utrzymania aktywności enzymatycznej komórek oraz zachowania integralności błon komórkowych. Korzystny wpływ spermidyny na kondycję ogórków w okresie suszy skraca także czas niezbędny do powrotu roślin do stanu roślin kontrolnych.

Tabela 1. Wpływ egzogennej spermidyny oraz zróżnicowanej wilgotności podłoża na wybrane wskaźniki analizy wzrostu roślin ogórka.

Table 1. The effect of exogenous spermidine and various medium humidity on chosen parameters of growth analysis of cucumber plants.

A. Stężenie spermidyny A. Concentration of spermidine [μmol·dm ³]	Przyrost powierzchni liści Increment of leaf area [dm ² ·d ⁻¹]			Przyrost suchej masy rośliny Increment of plant d.m. [g·d ⁻¹]			Powierzchnia liści Leaf area [dm ²]			Sucha masa rośliny Plant d.m. [g]			RGR [mg·g ⁻¹ ·d ⁻¹]			NAR [mg·dm ⁻² ·d ⁻¹]		
	B. Wilgotność podłoża [% ppw] - B. Medium humidity [% f.w.c.]																	
	70	30	$\overline{X}_A$	70	30	$\overline{X}_A$	70	30	$\overline{X}_A$	70	30	$\overline{X}_A$	70	30	$\overline{X}_A$	70	30	$\overline{X}_A$
25 dzień wegetacji /koniec okresu suszy/ - 25 days of vegetation /end of stress period/																		
0	0.34b	0.15a	0.25a	0.11b	0.05a	0.08a	3.84b	1.89a	2.87a	1.25b	0.70a	0.98a	205b	147a	176a	72b	56a	64a
1	0.34b	0.15a	0.25a	0.10b	0.06a	0.08a	3.75b	1.92a	2.84a	1.20b	0.71a	0.96a	201b	149a	175a	69b	56a	63a
2	0.34b	0.16a	0.25a	0.10b	0.06a	0.08a	3.77b	2.00a	2.89a	1.17b	0.74a	0.96a	199b	153a	176a	67b	58a	63a
$\overline{X}_B$	0.34b	0.15a	-	0.10b	0.06a	-	3.79b	1.94a	-	1.21b	0.72a	-	202b	150a	-	69b	57a	-
31 dzień wegetacji /6 dni po nawodnieniu podłoża/ - 31 days of vegetation /6 days after rewatering/																		
0	0.50b	0.35a	0.43a	0.34b	0.18a	0.26a	6.45b	4.01a	5.23a	3.28b	1.80a	2.54a	161bc	120a	141a	66c	53a	60a
1	0.49b	0.36a	0.43a	0.34b	0.17a	0.26a	6.69b	4.10a	5.40a	3.22b	1.70a	2.46a	165bc	145b	155ab	67c	57ab	62a
2	0.47b	0.34a	0.41a	0.38b	0.18a	0.28a	6.29b	4.05a	5.17a	3.47b	1.81a	2.64a	181c	149b	165b	82d	62bc	72b
$\overline{X}_B$	0.49b	0.35a	-	0.35b	0.18a	-	6.48b	4.05a	-	3.32b	1.74a	-	169b	138a	-	72b	57a	-

Wartości dla wpływu czynnika A ($\bar{x}_A$), B ($\bar{x}_B$) oraz interakcji A · B oznaczone tymi samymi literami nie różnią się istotnie przy $\alpha = 0,05$.

The values for influence of factor A ($\bar{x}_A$), B ($\bar{x}_B$) and interaction A · B marked with the same letters do not significantly differ at $\alpha = 0,05$.

Tabela 2. Wpływ egzogennej spermidyny oraz zróżnicowanej wilgotności podłoża na wypływ elektrolitów (E_L) [%], deficyt wysycenia wodą [%] oraz zawartość wolnej proliny [$\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ ś.m.] 1w liściach ogórka w ostatnim dniu suszy /25 dzień wegetacji/.

Table 2. The effect of exogenous spermidine and various medium humidity on efflux of electrolytes (E_L) [%], water saturation deficit (WSD) [%] as well as free proline content [$\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ f.m.] in cucumber plants on last day of drought /25 days of vegetation/.

A. Stężenie spermidyny A. Concentration of spermidine [nmol·dm ⁻³]	E _L			WSD			Prolina - Proline		
	B. Wilgotność podłoża [% ppw] - B. Medium humidity [% f.w.c.]								
	70	30	$\bar{X}_A$	70	30	$\bar{X}_A$	70	30	$\bar{X}_A$
0	11.45b	19.73e	15.59c	8.11a	12.99d	10.55c	24.27a	73.20d	48.74c
1	10.97a	15.51d	13.24b	8.08a	10.28c	9.18b	24.71a	47.70c	36.21b
2	10.89a	15.09c	12.99a	8.05a	10.12b	9.09a	22.85a	42.10b	32.48a
$\bar{X}_B$	11.10a	16.78b	-	8.08a	11.13b	-	23.94a	54.33b	-

* – oznaczenia jak w tab. 1; * – marked as in tab. 1.

Tabela 3. Wpływ egzogennej spermidyny oraz zróżnicowanej wilgotności podłoża na wymianę gazową roślin ogórków.

g_s – przewodność szparkowa [$\text{mol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$]; E – intensywność transpiracji [$\text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$]; c_i – podszparkowe stężenie CO_2 [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{mol}^{-1}$]; P_n – intensywność fotosyntezy netto [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$].

Table 3. The effect of exogenous spermidine and various medium humidity on gas exchange of cucumber plants.

g_s – stomatal conductance [$\text{mol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$]; E – transpiration rate [$\text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$]; c_i – substomatal CO_2 concentration [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{mol}^{-1}$]; P_n – net photosynthesis rate [$\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$].

A. Stężenie spermidyny A. Concentration of spermidine [μmol·dm ⁻³]	g _s		E				c _i			Pn		
	B. Wilgotność podłoża [% ppw] - B. Medium humidity [% f.w.c.]											
	70	30	$\bar{X}_A$	70	30	$\bar{X}_A$	70	30	$\bar{X}_A$	70	30	$\bar{X}_A$
25 dzień wegetacji /koniec okresu suszy/ - 25 days of vegetation /end of stress period/												
0	0.110c	0.040a	0.075a	1.64c	0.39a	1.02a	348.9ab	359.4c	354.2a	11.36d	4.83a	8.10a
1	0.140d	0.050a	0.095b	1.75e	0.44b	1.10b	341.2a	370.6d	355.9a	12.85e	6.88b	9.87b
2	0.150d	0.080b	0.115c	1.69d	0.46b	1.08b	354.6bc	360.6c	357.6a	12.46c	8.05c	10.28c
$\bar{X}_B$	0.133b	0.057a	-	1.69b	0.43a	-	348.2a	363.5b	-	12.22b	6.59a	-
31 dzień wegetacji /6 dni po nawodnieniu podłoża/ - 31 days of vegetation / 6 days after rewatering/												
0	0.130c	0.100a	0.115a	1.61c	0.97a	1.29a	341.0b	334.5b	337.8b	11.77d	5.38a	8.58a
1	0.130c	0.120b	0.125b	1.64c	1.13b	1.39b	338.0b	336.6b	337.3b	12.87e	9.18b	11.03b
2	0.140d	0.120b	0.130c	1.62c	1.16b	1.39b	323.6a	330.6ab	327.1a	12.73c	11.12c	11.93c
$\bar{X}_B$	0.133b	0.113a	-	1.62b	1.09a	-	334.2a	333.9a	-	12.46b	8.56a	-

^{*} – oznaczenia jak w tab. 1; ^{*} – marked as in tab. 1

Tabela 4. Wpływ egzogennej spermidyny oraz zróżnicowanej wilgotności podłoża na wskaźniki fluorescencji chlorofilu w liściach ogórka w ostatnim dniu suszy /25 dzień wegetacji/.

Table 4. The effect of exogenous spermidine and various medium humidity on chlorophyll fluorescence parameters in cucumber plants on last day of drought /25 days of vegetation/.

A. Stężenie spermidyny A. Concentration of spermidine [μmol·dm ⁻³]	F _v /F _m		F _v /F _{m'}				F _{PSII}		Q _p			Q _n			
	B. Wilgotność podłoża [% ppw] - B. Medium humidity [% f.w.c.]														
	70	30	$\bar{X}_A$	70	30	$\bar{X}_A$	70	30	$\bar{X}_A$	70	30	$\bar{X}_A$	70	30	$\bar{X}_A$
0	0,835a	0,764a	0,799a	0,743a	0,744a	0,743a	0,715a	0,710a	0,712a	0,970a	0,952a	0,961a	0,309a	0,402a	0,355a
1	0,830a	0,795a	0,812a	0,756a	0,756a	0,756a	0,732a	0,730a	0,731a	0,999a	0,985a	0,992a	0,204a	0,271a	0,237a
2	0,848a	0,780a	0,814a	0,775a	0,764a	0,769a	0,739a	0,732a	0,735a	0,992a	0,973a	0,982a	0,286a	0,230a	0,258a
$\bar{X}_2$	0,838a	0,780b	-	0,758a	0,755a	-	0,729a	0,724a	-	0,987a	0,970a	-	0,266a	0,301a	-

^{*} – oznaczenia jak w tab. 1; ^{*} – marked as in tab. 1.