**Efekty nadmiaru azotu
w żywieniu roślin ogórka (*Cucumis sativus* L.)
rosnących w warunkach zróżnicowanej wilgotności podłoża**

**EDWARD BOROWSKI¹, ZBYSZEK K. BLAMOWSKI¹,
JANUSZ WIERCIŃSKI²**

¹Katedra Fizjologii Roślin ul. Akademicka 15; ²Centralne Laboratorium Aparaturowe,
Akademia Rolnicza, ul. Akademicka 15, 20-934 Lublin;
e-mail: zkb44fr@agros.ar.lublin.pl

E. Borowski, Z. K. Blamowski, (Department of Plant Physiology), J. Wierciński
(Instruments Central Laboratory), Agricultural University,
20-934 Lublin, ul. Akademicka 15, Poland).

The effect of nitrogen excess in the feeding of cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) growing
in conditions of various medium humidity.

(Otrzymano: 6.02.2003)

Summary

Reaction of 21 days old cucumber plants on high nitrogen supply during the growth in the conditions of 70% and 30% fwc sand humidity was studied in the phytotron. Obtained results showed that nitrogen in concentration 24 mmol·dm⁻³ (9 mmol higher than in Hoagland's medium) increased WSD, g_s, E, P_n, as well as content of some monosaccharides (ribose, glucose, fructose), disaccharides (saccharose, trehalase), proline and trigoneline but fresh mass of plants, leaf area and c_i value in cucumber plants decreased. However the effect of higher N dose on chlorophyll content in leaves and its fluorescence parameters (F_v/F_m , F_v'/F_m' , $\Phi PSII$, Q_p i Q_n) have not been noticed. Moreover, it has been shown that influence of supraoptimal N dose on the value of determined plant physiological activity index was considerably bigger in 30% than 70% sand humidity. The authors suggest that high concentration of nitrogen in medium evokes changes in metabolism of carbohydrates and nitrogen substances which lead to an osmoprotectants increase in plant cells. In this way plants are more resistant to an environmental stress effect.

Key words: *Cucumis sativus* L, N-supply, drought, plant growth, gas exchange, chlorophyll fluorescence, osmoprotectants

WSTĘP

Fizjologiczna reakcja roślin na suszę bądź niedobór azotu jest dobrze udokumentowana w literaturze. Niewiele jest natomiast badań dotyczących reakcji roślin na wysokie nawożenie azotem w warunkach suszy, a ich wyniki są często sprzeczne. Wpływ suszy i azotu na rośliny wynika z wrażliwości szparek liściowych na działanie tych czynników, tempa przebiegu cyklu Calvina i aktywności reakcji fotochemicznych w centrach PSII. Badania dotyczące wpływu azotu i reakcji szparek na stres wodny dostarczają niejednoznacznych danych. Radin i Ackerson (1989) wykazali, że rośliny bawełny rosnące w podłożu o niskiej koncentracji N wykazywały zwiększoną wrażliwość aparatów szparkowych na stres wodny. Odwrotny wpływ zauważył Morgan (1986). Natomiast Green i Mitchell (1992) stwierdzili, że zróżnicowane nawożenie azotem nie powoduje żadnych zmian w reakcji szparek roślin iglastych rosnących w warunkach naturalnych. Wysokie dawki N zwiększają tempo asymilacji CO_2 (Sugiharto i in., 1990, Ranjith i in., 1995), natomiast susza wywiera wpływ przeciwny (Shangguani i in., 2000). Z kolei Grieu i in., (1995) twierdzą, iż deficyt wodny nie ma wpływu na reakcje fotochemiczne w centrach PSII, gdy tymczasem Lu i Zhang (1998) wykazali, że susza zmienia wartości parametrów fluorescencji chlorofilu. Badania, które przeprowadził Cechin (1998) udowodniły, że kompleks PSII wykazuje małą wrażliwość na stres wodny, a także na wysokie nawożenie azotem. Również Evans i Terashima (1987) potwierdzili, że fotosyntetyczny transport elektronów w chloroplastach szpinaku był niezależny od dawki azotu, natomiast innego zdania byli Khams i in. (1990).

Stres suszy a także wysoka koncentracja azotu w podłożu wywołuje w roślinach szereg metabolicznych zmian prowadzących do osmotycznego dostosowania się komórek do obniżonego potencjału wody w podłożu (Garcia i in., 1996, Behm 1997, Sanchez 1998, Jannucci i in., 2002). Zmiany te najczęściej wiążą się ze wzrostem całkowitej koncentracji cukrów i wolnej proliny. Brak jest natomiast danych dotyczących udziału poszczególnych węglowodanów w procesie osmoregulacji komórkowej, zwłaszcza w kontekście współdziałania wysokich dawek azotu i różnej zawartości wody w podłożu.

Rośliny ogórka są mało tolerancyjne na deficyt wodny, a jednocześnie wykazują duże zapotrzebowanie na azot. Dlatego też postanowiono sprawdzić czy zwiększona dawka tego pierwiastka w podłożu może łagodzić negatywny wpływ stresu suszy na rośliny, czy też staje się ona dodatkowym czynnikiem składającym się na efekt multistresu hamującego reakcje fizjologiczno-biochemiczne w komórkach. W tym celu określano wpływ ponadoptymalnego nawożenia azotowego oraz zróżnicowanej wilgotności podłoża na takie procesy fizjologiczne jak wzrost, wymiana gazowa liści oraz fluorescencję chlorofilu. Ponadto określano zmiany uwodnienia tkanek liści, a także gromadzenie niektórych cukrów prostych i dwucukrów oraz wolnej proliny i trygoneliny. Oznaczane węglowodany, podobnie jak prolina odpowiadają bowiem za regulację stosunków osmotycznych w komórkach (Delanuey i Verma, 1993) a trygonelina i prolina także za utrzymywanie stabilności struktury błon cytoplazmatycznych (Tiburcio i in., 1994, Blamowski i in. 2001).

METODYKA

Badania prowadzono na roślinach ogórka (*Cucumis sativus* L.) odmiany 'Polan' F₁. Rośliny rosły po dwie w wazonach o pojemności 1 dm³ w piasku o wilgotności 70% pełnej pojemności wodnej (ppw) do fazy czwartego liścia. Do wszystkich wazonów podano składniki mineralne w 3 dawkach w ilości równoważnej pojedynczej koncentracji pożywki Hoaglanda. Zróżnicowane było tylko zaopatrzenie roślin w azot, które wynosiło 8 mmol-wazon⁻¹ (N-1) lub 24 mmol-wazon⁻¹ (N-3). Doświadczenie prowadzono w fitotronie przy temperaturze powietrza 25/20 °C (dzień/noc), fotoperiodzie 14/10 godzin i gęstości strumienia fotosyntetycznych fotonów (PPFD) na poziomie wierzchołków roślin 210–220 μmol(photon)·m⁻²·s⁻¹. W fazie czwartego liścia u połowy roślin żywionych podstawową (N-1) i wysoką (N-3) dawką azotu przerwano nawadnianie podłoża do czasu uzyskania w wazonach wilgotności piasku wynoszącej 30% ppw. Taki stan utrzymywano przez 10 dni. W ostatnim dniu suszy (21 dzień wegetacji) w czwartym liściu roślin kontrolnych (70% ppw) i poddanych stresowi (30% ppw) określono przewodność szparkową liści (g_s), intensywność transpiracji (E) i fotosyntezy netto (P_n) oraz podszparkowe stężenie CO₂ (c_i). Pomiary prowadzono przy użyciu gazoanalizatora LCA-4 (ADC – Anglia) współpracującego z komorą liściową typu PLC-4. W trakcie pomiarów temperatura liścia wynosiła 25±2 °C a PPFD z lamp fluorescencyjnych typu White była taka sama, jak w czasie wzrostu roślin. Równolegle przy pomocy fluorymetru PAM-2000 (Walz – Niemcy) określono wg procedur podanych w pracy Genty i in., (1989) następujące parametry fluorescencji chlorofilu: maksymalną wydajność kwantową chlorofilu (F_v/F_m'), wydajność wzbudzenia otwartych jednostek PSII (F_v/F_m), aktualną wydajność kwantową (ΦPSII), współczynnik fotochemicznego tłumienia (Q_p) i współczynnik niefotochemicznego tłumienia fluorescencji (Q_n). Następnie w liściach roślin wybranych losowo z 5 wazonów z serii doświadczalnej oznaczono zawartość chlorofilu a+b posługując się metodą Arnona (1949), deficyt wysycenia tkanek wodą (water saturation deficit – WSD) wg metod opisanych w pracy Kościelniaka (1993) oraz zawartość wolnej proliny wg metodyki podanej w pracy Bates i in. (1973). Rośliny w pozostałych 10 wazonach w każdej z 4 serii doświadczalnej posłużyły do oznaczania powierzchni liści, zawartości w nich węglowodanów (prostych i dwucukrów), trygoneliny oraz świeżej masy roślin. Powierzchnię liści oznaczono przy pomocy skanera z oprogramowaniem firmy Witra (Polska). W celu oznaczenia cukrów liście zamrożono w ciekłym azocie i liofilizowano, a badane substancje ekstrahowano i wstępnie oczyszczano wg procedury podanej przez Naidu (1998). Oczyszczone ekstrakty filtrowano przez filtry strzykawkowe 0.2 μm (Prep - Disc, Bio - Rad) i wprowadzano do dozownika chromatografu HPLC (KromaSystem 2000 - Kontron Instrument, Włochy). Rozdział prowadzono z użyciem fazy ruchomej: acetonitryl: woda (80 : 20) o przepływie 1 cm³·min⁻¹.

Wyniki pomiarów wymiany gazowej roślin i fluorescencji chlorofilu są średnimi z 10 oznaczeń wykonanych na 5 roślinach. Analizy zaś zawartości chlorofilu, proliny i WSD oraz pomiary powierzchni liści i świeżej masy roślin wykonano w 5 powtórzeniach. Również z 5 roślin pobrano próbki liści do chromatograficznej analizy zawartości cukrów i trygoneliny. Uzyskane wyniki poddano analizie wariancji i obliczono przedziały ufności Tukey'a wykazując istotność różnic z 5% ryzykiem błędu.

WYNIKI I DISKUSJA

Wyniki zawarte w tabeli 1 wskazują, że zwiększone nawożenie azotem młodych roślin ogórka rosnących w warunkach suszy w istotnym stopniu zwiększyło deficyt wody w liściach. Także i przy właściwym uwilgotnieniu podłoża wystąpił wzrost wartości WSD, ale był on znacznie mniejszy (o 1,29%) i nie istotny statystycznie. To wskazuje, że azot podany w formie NH_4NO_3 wyraźnie obniżył potencjał wody w podłożu i zwiększenie jego koncentracji o 9 mmol (N-3 - 24 mmol N) w stosunku do ilości zawartej w pożywce Hoaglanda (15 mmol N) wywołuje efekt zasolenia u młodych roślin ogórka. Również Sh an g g u a n i in. (2000) stwierdzili, że wysoka dawka N tylko nieznacznie obniżała potencjał wody w liściach pszenicy dobrze zaopatrzonej w wodę, natomiast w warunkach suszy wpływ ten był kilkakrotnie większy. Niewątpliwie zwiększony deficyt wody w komórkach liści ogórka z obiektu N-3 spowodował zahamowanie wzrostu powierzchni liści w stosunku do obiektu N-1. W warunkach wilgotności podłoża wynoszącej 70% ppw powierzchnia liści była mniejsza o 30,3%, a przy wilgotności 30% ppw aż o 50%. Natomiast zmniejszenie plonu świeżej masy całych roślin w warunkach właściwego uwodnienia było wyraźnie mniejsze i wynosiło ok. 13%, zaś w warunkach suszy wynosiło 54,8%. Wyniki te znajdują potwierdzenie w badaniach A s h r a f i in., (2001), którzy także obserwowali niewielki spadek suchej masy pędów prosa przy wysokiej dawce azotu (448 mg $\text{N}\cdot\text{kg}^{-1}$ gleby) i w warunkach pełnej polowej pojemności wodnej a bardzo duży spadek masy przy 30% uwilgotnieniu podłoża.

Żywienie roślin ogórka azotem w ilościach zastosowanych w obiektach N-1 i N-3, niezależnie od zawartości wody w podłożu, nie wywierało istotnego wpływu na koncentrację chlorofilu w liściach (tab. 1). Wyniki te sugerują, że rośliny rosnące w podłożu zawierającym podstawową dawkę azotu (N-1) były dostatecznie zaopatrzone w ten składnik. Fakt ten znajduje również potwierdzenie w piśmiennictwie naukowym. Np. C i o m p i i in. (1996) obserwowali u roślin słonecznika uprawianych w warunkach deficytu azotu w podłożu ponad 50% spadek zawartości chlorofilu w liściach.

Zróżnicowana koncentracja azotu w podłożu w obrębie obu zastosowanych wilgotności wywierała istotny wpływ na wszystkie oznaczone parametry wymiany gazowej liści (tab. 2). Zastosowanie w żywieniu roślin dawki azotu na poziomie N-3 zwiększyło bardzo wyraźnie przewodność szparkową liści (g_s), fotosyntezę netto (P_n) i transpirację (E). Wzrost wartości g_s przy wilgotności 70% ppw wynosił 22,2%, zaś przy wilgotności 30% ppw aż 200%. Intensywność fotosyntezy zwiększała się w tych warunkach odpowiednio o 37,7% i 39,6%, a transpiracji o 5,5% i 47,9%. Uzyskane wyniki potwierdzają więc efekty badań C e c h i n a (1998) przeprowadzonych na sorgo. Także Sh an g g u a n i in. (2000) w badaniach wykonanych na pszenicy ozimej wykazali, że zwiększone nawożenie azotem wpływa na wzrost przewodności szparkowej, fotosyntezy i transpiracji ale tylko w warunkach dobrego uwilgotnienia. Natomiast w warunkach suszy glebowej cytowani autorzy nie stwierdzili wpływu dużych dawek azotu na oznaczane parametry wymiany gazowej liści. Nasze wyniki wykazały, że przewodność szparkowa liści zmniejszała się w podobnym stopniu pod wpływem suszy tak przy dawce N-1 jak i N-3. Zatem są one zgodne zarówno z badaniami M o r g a n a (1986), jak i R a d i n a i A c k e r s o n a (1989). Brak wpływu dawki azotu na wrażliwość szparek w igłach roślin iglastych, o czym donoszą G r e e n i M i t c h e l l, (1992) może wynikać ze znanej, wysokiej odporności tych roślin na suszę.

Tabela 1

Wpływ nadmiaru azotu i zróżnicowanej wilgotności podłoża na świeżą masę [g] roślin ogórka, powierzchnię liści [dm²], deficyt wody w liściach [WSD – %] i zawartość w nich chlorofilu a + b [mg·g⁻¹ św.m.]

Tabela 1

The effect of nitrogen excess in conditions of various medium humidity on the fresh mass [g] of cucumber plants, leaf area [dm²], water saturation deficit [WSD – %] and its chlorophyll a + b [mg·g⁻¹ f.m.] content

Parametr Parameter	70% ppw		30% ppw		Analiza wariancji Analysis of variance		
	N-1	N-3	N-1	N-3	N	Wilgotność Humidity	Interakcja Interaction
Świeża masa Fresh mass	36.1a ^x	31.4a	23.0b	10.4c	++	++	+
Powierz. liści Leaf area	7.85a	5.47b	3.04c	1.52d	++	++	+
WSD WSD	11.18a	12.47a	15.90b	18.00c	++	++	r.n. /n.s./
Chlorofil Chlorophyll	2.37a	2.63a	2.48a	2.34a	r.n. /n.s./	r.n. /n.s./	r.n. /n.s./

x – wartości w wierszach oznaczone jednakowymi literami nie różnią się istotnie przy P = 0.05;

r.n. – różnice nieistotne

x – for each row the values marked with the same letters do not significantly differ at P = 0.05;

n.s. – differences not significant

Tabela 2

Wpływ nadmiaru azotu i zróżnicowanej wilgotności podłoża na przewodność szparkową liści (g_s), intensywność transpiracji (E), fotosyntezy (P_n) i podszparkowe stężenie CO₂ (c_i) w liściach ogórka

Tabela 2

The effect of nitrogen excess in conditions of various medium humidity on the leaf stomatal conductance (g_s), transpiration rate (E), net photosynthesis (P_n) and substomatal CO₂ concentration (c_i) in cucumber leaves

Parametr Parameter	70% ppw		30% ppw		Analiza wariancji Analysis of variance		
	N-1	N-3	N-1	N-3	N	Wilgotność Humidity	Interakcja Interaction
g _s – [mol(H ₂ O)·m ⁻² ·s ⁻¹]	0.09b ^x	0.11a	0.02d	0.04c	++	++	r.n. /n.s./
E – [mmol(H ₂ O)·m ⁻² ·s ⁻¹]	1.83b	1.93a	0.71d	1.05c	++	++	++
P _n – [μmol(CO ₂)·m ⁻² ·s ⁻¹]	7.37b	10.15a	4.69d	6.55c	++	++	++
c _i – [μmol(CO ₂)·mol ⁻¹]	276.3b	242.7c	326.7a	284.2b	++	++	r.n. /n.s./

x – oznaczenia jak w tabeli 1; x – marked as in table 1

Wpływ zastosowanych dawek N i wilgotności podłoża na podszparkowe stężenie CO₂ (C_i) w liściach ogórka był odmienny od wpływu na wartości E, P_n i g_s. Zwiększone nawożenie azotem w istotnym stopniu obniżało koncentrację CO₂ w przestrzeniach międzykomórkowych mezofilu, przy czym spadek ten był większy gdy wilgotność podłoża wynosiła 30% niż 70% ppw. Wyniki te są zgodne z wcześniejszymi uzyskanymi przez Cech i n.a. (1998), natomiast pozostają w sprzeczności z badaniami Sh an g u an i in., (2000). Wg tych autorów bowiem wyższa dawka N przy dobrym uwodnieniu obniża podszparkowe stężenie CO₂ a podwyższa w warunkach suszy.

Nadmiar azotu podany roślinom zarówno w warunkach właściwego uwilgotnienia podłoża, jak i suszy nie wpłynął na wartości oznaczanych parametrów fluorescencji chlorofilu, co także stwierdzali Evans i Terashima (1987) na szpinaku i Cechin (1998) na sorgo. Odmienne wyniki, jakie uzyskali Khamis i in., (1990) mogły wynikać z niedostatecznego zaopatrzenia roślin kukurydzy w ten składnik.

Wartości niektórych wskaźników fluorescencji chlorofilu zmieniały się natomiast pod wpływem suszy (tab. 3). Skutkiem stresu wodnego bowiem było bardzo wyraźne zmniejszenie się aktualnej wydajności kwantowej przepływu elektronów w fotosystemie drugim (Φ PSII), oraz wzrost wartości współczynnika niefotochemicznego tłumienia fluorescencji (Q_n). Nie stwierdzono równocześnie większych zmian w wartościach maksymalnej wydajności kwantowej chlorofilu (F_v/F_m), wydajności wzbudzenia otwartych centrów reakcji PSII (F_v/F_m') i wartości współczynnika fotochemicznego tłumienia fluorescencji (Q_p). Uzyskane wyniki znajdują potwierdzenie w badaniach Cechina (1998), zwłaszcza w odniesieniu do mieszańca sorgo C42 bardziej wrażliwego na suszę niż C51, a także w badaniach Lu i Zhang (1998). Wprawdzie ci ostatni badacze stwierdzili także istotnie negatywny wpływ suszy na wartość F_v/F_m , ale tylko wówczas gdy deficyt wody w roślinach był bardzo głęboki.

Tabela 3

Wpływ nadmiaru azotu i zróżnicowanej wilgotności podłoża na parametry fluorescencji chlorofilu w liściach ogórka

Table 3

The effect of nitrogen excess in conditions of various medium humidity on chlorophyll fluorescence parameters in cucumber leaves

Parametr Parameter	70% ppw		30% ppw		Analiza wariancji Analysis of variance		
	N-1	N-3	N-1	N-3	N	Wilgotność Humidity	Interakcja Interaction
F_v/F_m	0.838a ^x	0.810a	0.826a	0.815a	r.n. /n.s./	r.n. /n.s./	r.n. /n.s./
F_v'/F_m'	0.749a	0.740a	0.724a	0.719a	r.n. /n.s./	r.n. /n.s./	r.n. /n.s./
Φ PSII	0.704a	0.710a	0.612b	0.621b	r.n. /n.s./	++	r.n. /n.s./
Q_p	0.840a	0.826a	0.808a	0.819a	r.n. /n.s./	r.n. /n.s./	r.n. /n.s./
Q_n	0.267b	0.279b	0.312a	0.315a	r.n. /n.s./	++	r.n. /n.s./

x – oznaczenia jak w tabeli 1; x – marked as in table 1

Dane zamieszczone w tabeli 4 wskazują, że trzykrotnie zwiększona dawka azotu (N-3) w stosunku do dawki podstawowej (N-1) w warunkach suszy wpłynęła bardzo wyraźnie na wzrost zawartości cukrów (z wyjątkiem fruktozy), trygoneliny i proliny w liściach ogórków. Zawartość glukozy zwiększyła się o 495.0%, rybozy o 115.2%, trehalozy o 33.8% a sacharozy tylko o 7.0%. W tych warunkach wystąpił także bardzo wysoki wzrost zawartości proliny (o 1243.3%) i niewielki (15.9%) trygoneliny. Również przy właściwym uwilgotnieniu piasku stwierdzono wzrost zawartości omawianych związków. Był on jednak kilkakrotnie mniejszy, a szczególnie

Tabela 4

Wpływ nadmiaru azotu i zróżnicowanej wilgotności podłoża na zawartość węglowodanów i trygoneliny [$\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ s.m.] oraz proliny [$\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ s.m.] w liściach ogórka

Table 4

The effect of nitrogen excess in conditions of various medium humidity on carbohydrates, trigoneline [$\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ d.m.] and proline content [$\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ f.m.] in cucumber leaves

Parametr Parameter	70% ppw		30% ppw		% zmiana wartości w stosunku do N-1 % change in values in relation to N-1	
	N-1	N-3	N-1	N-3	70% ppw	30% ppw
Ryboza (ribose)	6.27	5.47	5.67	12.20	-12.8	115.2
Głukoza (glucose)	5.39	6.55	33.83	201.30	21.5	495.0
Fruktoza (fructose)	7.61	7.83	23.22	14.00	2.9	-39.7
Sacharoza (sacharose)	1.69	2.19	8.36	8.95	29.6	7.0
Trehaloza (trehalose)	12.05	15.44	92.60	123.50	28.1	33.8
Trygonelina (trigoneline)	3.50	3.64	14.35	16.63	4.0	15.9
Prolina (proline)	0.17	0.46	0.30	4.03	170.0	1243.3

mały w przypadku glukozy i proliny gdyż wynosił odpowiednio 21.5% i 170.0%. W większym stopniu natomiast niż w warunkach suszy zwiększała się zawartość sacharozy (o 29.6%) przy równoczesnym nieznacznym spadku zawartości rybozy.

Zaprezentowane wyniki wskazują, że azot pełni istotną rolę w osmotycznym dostosowaniu roślin do wzrostu w warunkach niskiego potencjału wody w podłożu, na co także zwracali uwagę Garcia i in., (1996). W sytuacji nadmiernego zaopatrzenia roślin w azot wzrasta w nich zawartość drobnocząsteczkowych substancji osmotycznie czynnych, które stają się odpowiedzialnymi za proces osmoregulacji komórkowej. W warunkach optymalnej wilgotności podłoża osmoprotektantami wydają się być ryboza, glukoza, trehaloza i prolina. Natomiast w czasie stresu wodnego funkcję regulacyjną mogą spełniać dodatkowo także fruktoza i trygonelina. Spośród wymienionych związków trehaloza a także związki azotowe – prolina i trygonelina odgrywają jeszcze jedną bardzo ważną rolę, wpływając stabilizująco na strukturę błon cytoplazmatycznych (Behm, 1997, Sanchez i in., 1998, Bandurska, 1999, Błomowski i in., 2001).

LITERATURA

- Arnon D. J., 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol. 24: 1-15
- Ashraf M., Shabaz M., Ashraf M. Y., 2001. Influence of nitrogen supply and water stress on growth and nitrogen, phosphorus, potassium and calcium contents in pearl millet. Biol. Plant. 44: 459-462
- Bandurska H., 1999. Rola proliny w reagowaniu roślin na stres deficytu wody w świetle dotychczasowych wyników badań. Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 469: 31-42
- Bates L. S., Waldren R. R., Teare I. D., 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant Soil 39: 205-207

- Behm C. A., 1997. The role of trehalose in the physiology of nematodes. *Int. J. Parasit.* 27: 215–229.
- Blamowski Z. K., Borowski E., Paczos K., 2001. Wpływ egzogennej spermidyny na rośliny ogórka (*Cucumis sativus* L.) rosnące w warunkach stresu suszy. *Acta Agrob.* 54: 5–16.
- Cechin I., 1998. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in two hybrids of sorghum under different nitrogen and water regimes. *Photosynthetica* 35: 233–240.
- Ciampi S., Gentili E., Guidi L., Soldatini G. F., 1996. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in sunflower. *Plant Sci.* 118: 177–184.
- Delauney A. J., Verma D. P. S., 1993. Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *Plant J.* 4: 215–223.
- Evans J. R., Terashima J., 1987. Effects of nitrogen nutrition on electron transport components. *Aust. J. Plant Physiol.* 14: 281–292.
- García A. L., Fuentes V., Gallego J., 1996. Influence of nitrogen supply on osmoregulation in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) plants under moderate water stress. *Plant Sci.* 115: 33–38.
- Genty B., Briantais J. M., Baker N. R., 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Bioch., Biophys. Acta* 99: 87–92.
- Green T. H., Mitchell R. J., 1992. Effects of nitrogen on the response of loblolly pine to water stress. I. Photosynthesis and stomatal conductance. *New Phytol.* 122: 627–633.
- Grieu P., Robin C., Guckert A., 1995. Effect of drought on photosynthesis in *Trifolium repens*: maintenance of photosystem II efficiency and of measured photosynthesis. *Plant Physiol. Biochem.* 33: 19–24.
- Jannucci A., Russo M., Arena L., Di Fonzo N., Martiniello P., 2002. Water deficit effects on osmotic adjustment and solute accumulation in leaves of annual clovers. *Euro. J. Agro.* 16: 111–122.
- Khamis S., Lamaze T., Lemoine Y., Foyer C., 1990. Adaptation of the photosynthetic apparatus in maize leaves as a result of nitrogen limitation. *Plant Physiol.* 94: 1436–1443.
- 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.
- Lu C., Zhang J., 1998. Effects of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition in wheat plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 25: 883–892.
- Morgan J. A., 1986. The effects of N nutrition on the water relations and gas exchange characteristics of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Physiol.* 80: 52–58.
- Naidu B. P., 1998. Separation of sugars, polyols, proline analogues and betaines in stressed plants extracts by high performance liquid chromatography and quantification by ultra violet detection. *Aust. J. Plant Physiol.* 25: 793–800.
- Radin J. W., Ackerson., 1981. Water relations of cotton plants under nitrogen deficiency. III. Stomatal conductance, photosynthesis and abscisic acid accumulation during drought. *Plant Physiol.* 67: 115–119.
- Ranjith S. A., Meinzer F. C., Perry M. H., Thom M., 1995. Partitioning of carboxylase activity in nitrogen-stressed sugarcane and its relationship to bundle sheath leakiness to CO₂, photosynthesis and carbon isotope discrimination. *Aust. J. Plant Physiol.* 22: 903–911.

- Sanchez F. J., Manzanares M., Andres E. F., Tenorio J. L., Ayerbe L., 1998. Turgor maintenance, osmotic adjustment and soluble sugar and proline accumulation in 49 pea cultivars in response to water stress. *Field Crop. Res.* 59: 225–235.
- Shangguan Z. P., Shao M. A., Dyckmans J., 2000. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *Envir. Exp. Bot.* 44: 141–149.
- Sugiharto B., Miyata K., Nakamoto H., Sasakawa H., Sugiyama T., 1990. Regulation of expression of carbon-assimilating enzymes by nitrogen in maize leaf. *Plant Physiol.* 92: 963–969.
- Tiburcio A. F., Besford R. T., Capell T., Borrell A., Testillano P. S., Risueno M. C., 1994. Mechanisms of polyamine action during senescence responses induced by osmotic stress. *J. Exp. Bot.* 45: 1789–1800.

Streszczenie

W doświadczeniu prowadzonym w fitotronie badano reakcję 21 dniowych roślin ogórka na wysokie zaopatrzenie w azot podczas wzrostu w warunkach 70 i 30% ppw piasku. Uzyskane wyniki wykazały, że azot w stężeniu $24 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ (9 mmol większym niż w pożywce Hoaglanda) zwiększał WSD, g_s , E i P_n a także zawartość niektórych cukrów prostych (ryboza, glukoza, fruktoza), dwucukrów (sacharoza, trehaloza), proliny i trygoneliny a zmniejszał świeżą masę roślin, powierzchnię liści i wartość c_i w liściach ogórka. Nie stwierdzono natomiast wpływu podwyższonej dawki N na zawartość chlorofilu w liściach i parametry jego fluorescencji (F_v/F_m , F_v'/F_m' , $\Phi PSII$, Q_p i Q_n). Ponadto wykazano, iż wpływ ponadoptymalnej dawki N na wartości oznaczanych wskaźników aktywności fizjologicznej roślin był znacznie większy przy 30% niż 70% uwodnieniu piasku.

Autorzy sugerują, że wysoka koncentracja azotu w podłożu wywołuje zmiany w metabolizmie węglowodanów i związków azotowych, które prowadzą do wzrostu zawartości osmoprotektantów w komórkach. W ten sposób rośliny stają się odporniejsze na działanie stresów środowiskowych.