



**POLITECHNIKA
BYDGOSKA**
im. Jana i Jędrzeja Śniadeckich

**RADA NAUKOWA DYSCYPLINY
ROLNICTWO I OGRODNICTWO**

ROZPRAWA DOKTORSKA

mgr Anita Krasińska

**WPŁYW ELITYCYTORÓW
(JASMONIANU METYLU I Z-JASMONU)
NA INDUKCJĘ REAKCJI OBRONNEJ KUKURYDZY**

*The effect of methyl
jasmonate and Z-jasmone elicitors
on triggering the defense mechanisms of maize*

DZIEDZINA: nauki rolnicze
DYSCYPLINA: rolnictwo i ogrodnictwo

PROMOTOR

PROF. DR HAB. INŻ. DARIUSZ PIESIK
KATEDRA BIOLOGII I OCHRONY ROŚLIN
WYDZIAŁ ROLNICTWA I BIOTECHNOLOGII
POLITECHNIKA BYDGOSKA IM. J. J. ŚNIADECKICH

**BYDGOSZCZ
2022**

SPIS TREŚCI

1. Wstęp	5
2. Przegląd literatury	7
2.1. Kukurydza w Polsce i na świecie	7
2.2. Uszkodzenia kukurydzy powodowane przez wybrane szkodniki	9
2.2.1. Drutowce	9
2.2.2. Pędraki – larwy chrząszczy	11
2.2.3. Rolnice	12
2.2.4. Leń ogrodowy – <i>Bibio hortulanus</i> L.	13
2.2.5. Śmietka kielkówka – <i>Delia platura</i> Meig.	15
2.2.6. Mszyce – <i>Aphidoide</i>	16
2.2.7. Omacnica prosowianka – <i>Ostrinia nubilalis</i> Hbn.	17
2.2.8. Ploniarka zbożówka – <i>Oscinella frit</i> L.	19
2.2.9. Skrzypionki – <i>Oulema</i> L.	20
2.2.10. Urazek kukurydziany – <i>Glischrochilus quadrisignatus</i> Say	21
2.2.11. Wciornastek zbożowy – <i>Frankiniellaintosa</i>	23
2.2.12. Zmiennik lucernowiec – <i>Lygus rugulipennis</i> Popp.	24
2.2.13. Zachodnia kukurydziana stonka korzeniowa – <i>Diabrotica</i> <i>virgifera virgifera</i> LeConte	25
2.3. Porażenie roślin kukurydzy przez niektóre patogeny grzybowe	26
2.4. Chemiczne środki ochrony roślin – wady i zalety.....	26
2.5. Lotne związki organiczne – LZO	29
2.6. Cis-jasmon i jasmonian metylu	33
2.7. Hipoteza badawcza	35
3. Materiał i metody badań	36
3.1. Materiał roślinny	36
3.2. Aplikacja jasmonianu metylu i Z-jasmonu	38

3.3. Zbieranie LZO	39
3.4. Analiza chromatograficzna LZO	41
3.5. Analiza statystyczna	42
4. Wyniki	44
4.1. Analiza chromatograficzna	44
4.1.1. Wpływ jasmonianu metylu (JM na wydzielanie LZO	45
4.1.2. Wpływ Z-jasmonu (Z-J) na wydzielanie LZO	52
5. Dyskusja	61
6. Wnioski	67
7. Streszczenie	68
8. Summary	70
9. Bibliografia	72
10. Spis fotografii, rycin i tabel	89
10.1. Fotografie	89
10.2. Schematy	90
10.3. Ryciny	90
10.4. Tabele	93
11. Aneks	95

1. Wstęp

Mimo wielu zdobyczy technologicznych i cywilizacyjnych głód jest w dalszym ciągu problemem. Badania pokazują, że 1/4 ludności cierpi z jego powodu, a połowa ludzkości żyje za 2 dolary dziennie. Głód jest powodem wysokiej śmiertelności wśród niemowląt i dzieci oraz skróceniem średniej długości życia. Warto wspomnieć, że każdego roku na naszej wspólnej planecie wszystkie państwa wydają biliony dolarów na zbrojenia.

Kukurydza przywieziona do Europy prawdopodobnie przez Krzysztofa Kolumba była podstawą diety Inków czy Majów już 5 tys. lat p.n.e. Obecnie odmiany kukurydzy można liczyć w setkach w skali całego świata, gdzie wyróżnia się kukurydzę pastewną, spożywczą, białą czy cukrową. Liderami w światowej produkcji są USA (pasmo „Corn Belt”, Nizina Centralna) i Chiny (Mandżuria). W raporcie USDA (z ang. U.S. Department of Agriculture) prognozuje produkcję kukurydzy na świecie (w 2015/16) na poziomie 990 mln ton. Kukurydza jest obok upraw pszenicy i ryżu trzecią z najważniejszych roślin uprawnych w skali całego świata. Biorąc pod uwagę również inne rośliny, gospodarka światowa wytwarza tyle jedzenia, które byłoby wystarczające dla wszystkich mieszkańców Ziemi.

Ochrona przed szkodnikami jest ważnym zabiegiem w uprawie roślin w tym kukurydzy, gdyż średnie straty powodowane przez owady wynoszą około 20-40%. Najbardziej znaną metodą ochrony kukurydzy jest metoda chemiczna. Powszechność wykorzystywania niektórych środków ochrony roślin obok niekwestionowanych korzyści, ma również szereg niekwestionowanych wad. Działanie środków chemicznych nie ogranicza tylko populacji organizmów szkodliwych, ale wpływa także na organizmy pożyteczne, które masowo giną po aplikacji insektycydu, gdyż są mniej odporne niż szkodniki. Preparaty chemiczne nigdy nie eliminują szkodnika całkowicie. W efekcie jakiś procent populacji szkodnika przeżywa oraz nalatują też nowi przedstawiciele tego, jak i innych gatunków nie spotykając na swojej drodze żadnych wrogów naturalnych. Kolejny aspekt to tzw. znoszenie środków ochrony roślin przez wiatr i splukiwanie do zbiorników wodnych. Jednak prawdopodobnie największym problemem jest uodpornienie się szkodników na preparaty chemiczne co jest rezultatem adaptacji organizmów. Zachodzi ono szybciej, gdy nie ma rotacji insektycydów, co w obecnym czasie

w związku ze znaczą redukcją preparatów z listy dopuszczonych do stosowania w krajach Unii Europejskiej jest coraz częściej obserwowane.

Poszukuje się więc nowych, alternatywnych metod walki ze szkodnikami, gdzie jedną z takich metod może być wykorzystanie naturalnego mechanizmu obronnego roślin. Duże nadzieje wiąże się z wykorzystaniem lotnych związków organicznych (LZO), które służą do obrony bezpośredniej polegającej na odstraszeniu agresora lub pośredniej, związanej z przywabianiem wrogów naturalnych. Rośliny wykorzystują sygnały chemiczne również po to, aby hamować rozwój patogenów grzybowych, przywabiać owady zapylające, komunikować się z innymi roślinami tego samego gatunku, ale też pomiędzy innymi gatunkami.

Niektóre syntetyczne komponenty, jak cis-jasmon i jasmonian metylu są ważne z punktu widzenia aktywacji mechanizmów obronnych roślin skierowanych przeciwko roślinożercom. Ich stosowanie na rośliny może powodować większe wydzielanie LZO, a co za tym idzie skuteczniejszą ochronę przed szkodnikami. W ten kontekst doskonale wpisuje się zjawisko „primingu”, który oznacza przygotowanie/gotowość roślin do obrony na zachodzące zmiany w otaczającym środowisku po uprzednim wystawieniu roślin na stres. Rośliny są przygotowywane poprzez „priming” do szybszej i bardziej zdecydowanej reakcji na stres przywołując tzw. „pamięć primingową”.

Celem pracy było określenie wpływu aplikacji syntetycznego cis-jasmonu i jasmonianu metylu na emisję lotnych związków organicznych. Szczegółowe badania obejmowały pojedynczą aplikację tych związków i zbieranie LZO w odstępie czasowym oraz podwójną aplikację tych komponentów (w odstępie czasowym), aby uwidocznić efekt „primingu”.

2. PRZEGLĄD LITERATURY

2.1. KUKURYDZA W POLSCE I NA ŚWIECIE

W ciągu następnych 50 lat produkcja rolnicza musi dostarczyć żywności dla dodatkowych 3,5 mld ludzi. W rezultacie do 2050 roku produkcja kukurydzy, pszenicy i ryżu powinna wzrosnąć o 70% (Cairns i in. 2013). Ponadto obecnie obserwowane zmiany klimatyczne nie pozostaną bez znaczenia dla globalnej działalności rolniczej. Jednak wg analiz matematycznych prowadzonych przez Li i in. (2011) na okres do 2030 to właśnie kukurydza będzie rośliną najlepiej znoszącą nowe warunki klimatyczne.

Gatunek *Zea mays* L. należy do najważniejszych i najbardziej wydajnych roślin uprawnych w świecie (Sekhon i in. 2011, Szmigiel i in. 2012, Zhang i in. 2014) i dzieli się na cztery podgatunki (*huehuetenangensis*, *mays*, *mexicana*, *parviglumis*), gdzie wyróżnić możemy ogromną liczbę odmian uprawnych. Kukurydza zwyczajna jest w naszej strefie geograficznej rośliną bardzo młodą, a ze względu na miejsce pochodzenia uważana może być za egzotyczną (Adamczyk i in. 2010). Trwające tysiące lat zabiegi nad doskonaleniem kukurydzy doprowadziły do jej przystosowania do uprawy najpierw na wyżynach andyjskich, a później w coraz zimniejszych rejonach strefy umiarkowanej, w tym także w Polsce. Kukurydza jest obok upraw pszenicy i ryżu trzecią z najważniejszych roślin uprawnych w skali całego świata, ale dominuje pod względem ilości zbieranego ziarna, co wynika z faktu największego postępu genetycznego, jak i w technologii uprawy. O dużym zainteresowaniu uprawą kukurydzy przesądziły przede wszystkim jej cechy użytkowe, jak możliwość wykorzystania całej biomasy nadziemnej rośliny jako żywności lub surowca przemysłowego (Adamczyk i in. 2010). Jest zasadniczym źródłem kalorii w wielu krajach rozwijających się i największym źródłem paszy, biopaliw i surowców dla wielu gałęzi przemysłu w krajach rozwiniętych (Adarkwah i in. 2012, Suleiman i in. 2015).

Specyficzną cechą, wyróżniającą kukurydzę od innych roślin uprawnych jest dwutorowość tworzenia cukrów w procesie fotosyntezy. Ten typ fotosyntezy jest efektem przystosowania rośliny do klimatu gorącego w warunkach dużego naświetlenia i w temperaturze powyżej 24 °C daje znacznie lepsze efekty niż fotosynteza C3.

Dużą zaletą kukurydzy jest jej mała wrażliwość na stanowisko w zmianowaniu, więc można umieścić ją w każdym płodozmianie, szczególnie w przypadku monokultur zbożowych.

Może być spożytkowana jako roślina spożywcza, na paszę oraz źródło surowców przemysłowych. Jest ona także źródłem doskonałej paszy energetycznej (węglowodanowej), przydatnej dla wszystkich grup zwierząt. Coraz powszechniejsze jest przemysłowe wykorzystanie kukurydzy. Dotyczy ono głównie ziarna, ale również wykorzystywane mogą być rdzenie kolbowe, jak też i całe rośliny (Michalski 2012).

Doświadczenia dowiodły, że kukurydza jest jednym z najlepszych surowców do produkcji biogazu. W świetle zaleceń Unii Europejskiej, nie ulega wątpliwości, że coraz więcej kukurydzy będzie przetwarzane przemysłowo. Przemysł młynarski oraz fermentacyjny już dziś mogą przerabiać 0,5 mln ton ziarna, a w przyszłości mogą zużytkować plony z powierzchni rzędu 500 tys. ha (Michalski 2012).

Według Głównego Urzędu Statystycznego w Polsce w 2014 roku zbiory kukurydzy na ziarno wyniosły ok. 4,5 mln ton (wzrost o 12,7% niż w 2013 r. i o 166,9% więcej niż średnia z 2006-2010). Plony kukurydzy uprawianej na ziarno szacuje się na 6,6 t·ha⁻¹, a powierzchnię uprawy określa się na poziomie 678,3 tys. ha (GUS 2015). Jednak w uprawie kukurydzy w Polsce upatruje się szansę na zwiększenie produktywności przy czym całkowite możliwości jej uprawy w Polsce ocenia się na 2 mln ha (Michalski 2005).

Światowa produkcja kukurydzy w 2015 roku wyniosła ponad 972,6 mln ton, z czego ponad 344,3 mln ton przypada na Stany Zjednoczone Ameryki Północnej, a około 225 mln ton na Chiny, przy powierzchni uprawy dla tych krajów odpowiednio na poziomie ponad 32,6 mln ha i średnim plonie 10,6 t·ha⁻¹ oraz około 37,9 mln ha i średnim plonie 5,9 t·ha⁻¹. Światową powierzchnię uprawy kukurydzy szacuje się na poziomie 177,1 mln ha przy średnim zbiorze 5,5 t·ha⁻¹ (USDA 2015).

Wyższosc mieszańcowych odmian kukurydzy oznacza się przede wszystkim większą zdolnością (o 20–30%) w stosunku do plonów ziarna i plonów suchej masy roślin. Ważną zaletą mieszańców w odróżnieniu od odmian populacyjnych jest mniejsza podatność na choroby fuzaryjne i wyleganie łodygowe (Kaniuczak i Pruszyński 2007). Kukurydza znajduje również zastosowanie do produkcji biogazu ze względu na najwyższą jakość energetyczną, która zależy od sposobu jej uprawy i zastosowanych zabiegów agrotechnicznych. Przydatność kukurydzy do produkcji biogazu czy bioetanolu oraz do bezpośredniego spalania jest warunkowana przez zawartość suchej masy w plonie (Kaszkowiak i Kaszkowiak 2011).

2.2. USZKODZENIA KUKURYDZY POWODOWANE PRZEZ WYBRANE SZKODNIKI

Roślinom kukurydzy w Polsce zagraża ponad 50 szkodników, wśród których dominują przedstawiciele gromady owadów. Pojawiają się również nowe gatunki, jak wieczernica szczawiówka, włócznica białozyłka lub słonecznica orężówka. Za rosnące znaczenie gospodarcze szkodników kukurydzy w dużej mierze odpowiedzialny jest wzrost powierzchni uprawy tej rośliny, który pociągnął za sobą intensyfikację produkcji. Nie bez znaczenia są także problemy z monitorowaniem najważniejszych gatunków i określaniem optymalnego terminu ich zwalczania oraz brak wystarczającej liczby preparatów chemicznych. W efekcie występowania najważniejszych gatunków szkodników średnie straty w plonach kisonki w skali kraju szacowane są na około 10%, natomiast przy produkcji kukurydzy ziarnowej nawet na 15–20% (Bereś i Mrówczyński 2013). Jak donoszą Ojo i Omoloye (2012) straty plonu kukurydzy mogą sięgać 14 – 50% w krajach rozwijających się w porównaniu do 1 - 2% w krajach rozwiniętych.

2.2.1. DRUTOWCE

Rząd: *Coleoptera* - Chrząszcze

Rodzina: *Elateridae*–Sprężykowate



Fot. 1. Larwy drutowców, źródło: Mrówczyński et al. 2013.



Fot. 2. Uszkodzenia korzenia kukurydzy powodowane przez larwy drutowców, źródło: Mrówczyński et al. 2013.

Występuje tutaj wiele gatunków, jak np. osiewnik rolowiec (*Agriotes lineatus* L.), osiewnik ciemny (*A. obscurus* L.) czy osiewnik skwiec (*A. sputator* L.). Chrząszcze o długości ciała od 7 do 15 mm mają wydłużone ciało i małą głowę. Cechą charakterystyczną jest aparat skokowy, który umożliwia owadom podskakiwanie po upadku na grzbiet. Larwy osiągają długość 3 cm i są pokryte grubym pancerzem chitynowym. Zimują osobniki dorosłe, ale też larwy w glebie na głębokości do 50 cm. Rozwój pokolenia trwa od 3 do 5 lat. Wylot dorosłych chrząszczy odbywa się od wiosny do jesieni. Na początku lata samice składają jaja do gleby z których po 5 tygodniach wylęgają się larwy. Odżywiają się w początkowej fazie substancją próchniczą, a później atakują rośliny. Roślinami żywicielskimi są rzepak, zboża, ziemniaki, buraki lub kukurydza (Walczak i in. 2008).

Drutowce żerują na podziemnych częściach roślin niszcząc korzenie co powoduje obumieranie roślin. Największe szkody wyrządzają larwy w 3 i 4 roku, gdy są najbardziej żarłoczne (Walczak i in. 2008).

W celu zapobiegania występowania szkodników zaleca się wielokrotną uprawę mechaniczną, która wpływa ograniczająco na

liczebność drutowców, ponieważ w przesuszonej i spulchnionej glebie giną jaja oraz młodsze larwy. Zabiegi pielęgnacyjne powodują także wydobywanie larw na powierzchnię gleby, gdzie giną one na skutek przesuszenia. Bardzo ważnym czynnikiem zapobiegającym występowaniu szkodnika jest płodozmian (groch, fasola i gorczyca nie są atakowane przez ten gatunek) oraz zaprawianie (Mrówczyński i in. 2009, Walczak i in. 2008).

2.2.2. PĘDRAKI – LARWY CHRZĄSZCZY

Rząd: *Coleoptera* - Chrząszcze

Rodzina: *Scarabaeidae*

Pod rodzina: *Melolonthinae*



Fot. 3. Pędraki w glebie, źródło: Mrówczyński et al. 2014.

Występuje tutaj wiele gatunków, jak np. chrabąszcz majowy (*Melolontha melolontha* L.), chrabąszcz kasztanowiec (*Melolontha hippocastani* Foraz) guniak czerwcyk (*Amphimallon solstitiale* L.). Larwy chrabąszczowatych (pędraki) charakteryzują się podobną budową. Ciało ich jest białe o długości około 5 cm (wyjątek ogrodnica niszczylistka – 2 cm) z wyraźnie zaznaczoną brunatną głową. Osobniki dorosłe opuszczają miejsca zimowania w maju/czerwcu. Po kopulacji składają jaja do gleby z których wylęgają się larwy. Dorosłe następnie giną

(Walczak i in. 2008). Samice chrabąszcza majowego mają 4-letni rozwój pokolenia, gdzie najbardziej szkodliwy jest żer w 2 i 3 roku ich rozwoju. Pędraki są szkodnikami wielożernymi, atakującymi korzenie różnych roślin. Młode rośliny po żerowaniu pędraków żółkną i zasychają. W przypadku masowego pojawu szkodnika na plantacjach widoczne są tzw. „łysiny”, a osobniki dorosłe żerują na liściach drzew i krzewów (Walczak i in. 2008). Główne zabiegi agrotechniczne zapobiegające pojawianiu się pędraków to podorywka, orka oraz spulchnianie gleby, które przyczyniają się do wydobywania pędraków na zewnątrz, gdzie giną w wyniku różnych uszkodzeń mechanicznych. Zaprawianie nasion oraz stosowanie granulatów częściowo niwelują występowanie szkodnika (Walczak i in. 2008).

2.2.3. ROLNICE

Rząd: *Hemiptera* - Pluskwiaki

Rodzina: *Aphididae* – Mszycowate



Fot. 4. Larwa rolnicy, źródło: Mrówczyński et al. 2014.

Najbardziej typowymi przedstawicielami są rolnica zbożówka (*Agrotis segetum* Den. Et Schiff.), rolnica czopówka (*Agrotis exclamationis* L.) czy rolnica gwoździówka (*Agrotis ipsilon* Hufn.).

Motyle mają rozpiętość skrzydeł od 25 do 55 mm. Przednie skrzydła są barwy szarobrunatnej, a tylne białe. Gąsienice o długości 30 – 60 mm są walcowate, brunatne lub oliwkowe z ciemnymi smugami wzdłuż grzbietu. Gąsienice wszystkich stadiów rozwojowych zaniepokojone zwijają się spiralnie. Zimują larwy w glebie na głębokości około 25 cm. Przepoczwarczenie ma miejsce w glebie, a wylot motyli odbywa się w maju i czerwcu. Młode gąsienice żerują w dzień na roślinach, a starsze nocą podgryzając nadziemne części roślin u nasady. Występuje 1 lub 2 pokolenia w roku (Walczak i in. 2008). Stadium szkodliwym są gąsienice. Podgryzane u nasady rośliny przewracają się i zamierają lub też są wciągane przez gąsienice pod ziemię i zjadane (Walczak i in. 2008).

Główne zabiegi agrotechniczne mające na celu zwalczanie rolnic to głęboka orka, izolacja przestrzenna oraz zabiegi chemiczne. Do chemicznego zwalczania rolnic można stosować zabiegi opryskiwania, które przeprowadzamy po zaobserwowaniu pierwszych uszkodzeń (Mrówczyński i in. 2009, Walczak i in. 2008).

2.2.4. LEŃ OGRODOWY – *Bibio hortulanus* L.

Rząd: *Diptera* – Muchówki

Rodzina: *Bibionidae* – Leniowate

Gatunek: *Bibio hortulanus* L.



Fot. 5. Kopulująca para imagines Lenia ogrodowego (*Bibio hortulanus* L.), Źródło: <https://ricosz.flog.pl/wpis/3887771/len-ogrodowy>

Osobniki dorosłe są długości 6-10 mm, mają bezbarwne skrzydła i grube odnóże. Larwy długości około 16 mm, barwy szarobrazowej mają ciemną głowę. Larwy nie mają odnóży, natomiast posiadają kolce pomocne podczas poruszania się. Zimują larwy w glebie na głębokości 5-10 cm. Wiosną następuje przepoczwarczenie. W końcu maja samice składają jaja do gleby. Larwy odżywiają się początkowo materią organiczną, a potem żerują na roślinach (Walczak i in. 2008). Szkodliwe są wyłącznie larwy, ich żer ma miejsce głównie w glebie, gdzie atakują korzenie roślin. Na powierzchni gleby można często zaobserwować małe dziurki, co jest charakterystyczne dla larw leniowatych (Walczak i in. 2008). Głównymi metodami walki z tym szkodnikiem są zabiegi agrotechniczne oraz meliatracyjne, które wpływają ograniczająco na po. Środki chemiczne stosowane w zwalczaniu drutowców i pędraków mogą ograniczyć liczebność również tego szkodnika (Mrówczyński i in. 2009, Walczak i in. 2008).



Fot. 6. Larwa Lenia ogrodowego (*Bibio hortulanus* L.) w środowisku żerowania,
Źródło: <https://zielonyogrodek.pl/pielęgnacja/ochrona-roslin/7389-rozwarz-problem-ze-szkodnikami-glebowymi>

2.2.5. ŚMIETKA KIELKÓWKA – *Delia platura* Meig.

Rząd: *Diptera* – Muchówki

Rodzina: *Anthomyiidae* – Śmietkowate

Gatunek: *Delia platura* Meig. – Śmietka kielkówka



Fot. 7. Larwa Śmietki kielkowaniki (*Delia platura* Meig, Źródło: Mrówczyński et al. 2014).

Owad dorosły osiąga wielkość 4 do 6 mm, ma bezbarwne skrzydła z czarną smugą na grzbietowej stronie odwłoka. Larwa długości od 6 do 8 mm, barwy kremowo-żółtej z dwoma czarnymi hakami gębowymi. Poczwarła brązowa i lśniąca o długości około 5 mm (Fot. 7.). Larwy żerują pod powierzchnią gleby szczególnie w fazie kiełkowania kukurydzy. W ciągu roku mogą wystąpić 3 pokolenia, gdzie larwy drugiego i trzeciego pokolenia nie powodują większych szkód (Walczak i in. 2008). Charakterystyczną cechą żerowania larw jest zamieranie zaatakowanych liści i wierzchołków wzrostu. Uszkodzone nasiona nie kiełkują lub kiełek obumiera. Największe szkody w odniesieniu do kukurydzy wyrządzają larwy pierwszego pokolenia (Walczak i in. 2008). Na liczebność szkodnika ma wpływ prawidłowa agrotechnika (wczesne przygotowanie gleby do siewu, niszczenie chwastów oraz dokładne przyorywanie obornika, który zachęca muchówki do składania jaj) i przedsiewne zaprawianie nasion (Mrówczyński i in. 2009).

2.2.6. MSZYCE – *Aphidoide*

Rząd: *Hemiptera* – Pluskwiaki

Podrząd: *Sternorrhyncha* – Piersiodziobe



Fot. 8. Larwy oraz osobniki dorosłe mszycy czeremchowo-zbożowej (*Rhopalosiphum padi* L.), Źródło: https://www.researchgate.net/figure/Bird-cherry-oat-aphid-Rhopalosiphum-padi-The-species-host-alternates-between-grasses_fig3_339044478

Znaczenie gospodarcze w uprawie kukurydzy mają głównie dwa gatunki mszyc, a więc mszyca czeremchowo-zbożowa (*Rhopalosiphum padi* L.) i mszyca różano-trawowa (*Metopolophium dirhodum* Walk.). Pierwsza z nich jest okrągława, o długości od 1,5 do 2,3 mm koloru oliwkowo-zielonego lub brązowego. Czułki mają długość połowy długości ciała. Mszyca różano-trawowa (od 2 do 3 mm) jest wrzecionowata, jasnozielona z ciemnym pasem pośrodku grzbietu. Czułki długości całego ciała (Fot. 8.). Mszyce pojawiają się na kukurydzy już w maju po wschodach roślin. Pierwszy szczyt występowania ma miejsce na początku lipca, a drugi wzrost liczebności szkodnika w połowie sierpnia (Mrówczyński i in. 2009). Szkodliwe są zarazem owady dorosłe jak

i larwy. Mszyce wysysają soki z tkanek roślinnych. Przy masowym pojawie można zaobserwować tzw. rosę miodową – spadź. Szkodniki atakują najczęściej liście, pochwy liściowe i wiechy. Zaatakowane liście żółkną i zwijają się. Ponadto istotnym aspektem szkodliwości mszyc jest przenoszenie kompleksu wirusów powodujących żółtą karłowatość jęczmienia (BYDV) (Złotkowski 2007). Duże znaczenie dla ochrony roślin ma monitoring lotów mszyc wykonywanych przy pomocy tzw. żółtych naczyń. Plantacje ozimin wysianych we wrześniu należy zapobiegawczo opryskać zaraz po zaobserwowaniu pierwszych mszyc na wschodach. Zabiegi zwalczania należy również wykonywać na wiosnę tj. po stwierdzeniu obecności pierwszych mszyc na wszystkich gatunkach zbóż od fazy strzelania w źdźbło. Bardzo ważne w zwalczaniu mszyc są również owady pożyteczne głównie z rodziny biedronkowatych (Złotkowski 2007).

2.2.7. OMACNICA PROSOWIANKA – *Ostrinia nubilalis* Hbn.

Rząd: *Lepidoptera* – Motyle

Rodzina: *Pyralidae* – omacnicowate

Gatunek: *Ostrinia nubilalis* Hbn. – Omacnica prosowianka



Fot. 9. Samiec Omacnicy prosowianki (*Ostrinia nubilalis* Hbn.), Źródło: <https://i2.wp.com/insektarium.net/wp-content/uploads/2019/02/ost.nubilalis.jpg?ssl=1>

Gatunek ten charakteryzuje dymorfizm płciowy. Długość ciała samicy wynosi 15 mm przy rozpiętości skrzydeł do 30 mm. Skrzydła przednie są jasnobrązowe z ciemnymi brzegami oraz falistymi liniami poprzecznymi, a tylne jasnożółte z charakterystyczną pręgą. Samce natomiast są mniejsze (około 12 mm długości ciała i rozpiętości skrzydeł 25 mm) o skrzydłach przednich koloru brązowego. Gąsienica osiąga długość 30 mm i ma barwę cielistą z ciemnym paskiem na grzbiecie. W ciągu roku rozwija się 1 pokolenie szkodnika. Zimują gąsienice, które w maju przepoczwarczają się. Samice składają jaja na dolnej powierzchni liści w pobliżu nerwu głównego. Gąsienice zaraz po wylęgu wchodzą pomiędzy łodygi a pochwy liściowe lub pomiędzy liście okrywowe kolb. Po 4 tygodniach i osiągnięciu stadium L3 wgryzają się do łodyg. We wrześniu, po osiągnięciu stadium L5, opuszczają dotychczasowe miejsce żerowania i przygotowują się do zimowania (Bereś 2007). Objawem żerowania gąsienic we wnętrzu wiechy jest ich odłamywanie się, natomiast żerowanie w znamionach powoduje nierównomierne zaziarnienie kolb. Żerowanie gąsienic pomiędzy liśćmi okrywowymi kolb powoduje ich bielenie i zasychanie. Z kolei drażnienie kanałów w łodygach prowadzi do zasychania górnych części roślin znajdujących się powyżej uszkodzenia. Ponadto uszkodzone tkanki są porażane przez patogeniczne grzyby, zwłaszcza z rodzaju *Fusarium* (Bereś 2007). W celu zapobiegania występowaniu szkodnika bardzo ważne jest głębokie przyoranie resztek poźniwnych, gdyż w przypadku ich braku duża część szkodników ginie z głodu.

Po stwierdzeniu 15% roślin uszkodzonych w uprawie na ziarno lub 30 - 40% w uprawie na kiszonkę trzeba zaplanować zwalczanie szkodnika w następnym roku. W rejonach corocznego występowania szkodnika zaobserwowanie pierwszego owada dorosłego lub pierwszych złoż jaj jest sygnałem do wykonania zabiegu. W rejonach, gdzie omacnica występuje mniej licznie, zwalczanie należy rozpocząć, gdy przekroczony zostanie próg ekonomicznej szkodliwości (6 – 8 złoż jaj na 100 roślin). W przypadku zabiegów chemicznych stosuje się insektycydy granulowane oraz opryskiwanie roślin (Bereś 2007, Mrówczyński i in. 2009).

2.2.8. PLONIARKA ZBOŻÓWKA – *Oscinella frit* L.

Rząd: *Diptera* – muchówki

Rodzina: *Chloropidae* – niezmiarkowate

Gatunek: *Oscinella frit* L.– Ploniarka zbożowa



Fot. 10. Imagines Ploniarki zbożówki (*Oscinella frit* L.), Źródło:

<https://www.agro.bayer.com.pl/doradztwo/agrofagi/ploniarka-zbozowka>

W Polsce występują 2 gatunki (*Oscinella frit* L. oraz *Oscinella pusilla* Meig), ale znaczenie gospodarcze ma tylko pierwszy gatunek ze względu na większą liczebność. Ciało owadów dorosłych jest koloru czarnego, ale od strony brzusznej żółte, natomiast skrzydła są przezroczyste. Długość ciała waha się w granicach 1,5 – 2,0 mm, przy czym samce są nieco mniejsze. Larwa jest koloru kremowego lub jasnozielonego o długości ciała do 4,5 mm. Szkodnik ma w naszym kraju 3 pokolenia. Zimują larwy, a w kwietniu/maju wylatują dorosłe muchówki. Samice składają jaja na siewki roślin będące w fazie od pierwszego do drugiego liścia. Najwięcej jaj samice składają na zawiązkach łodyg (Bereś 2007). Zaatakowane młode liście są zbite, trudno się rozwierają, blaszki ulegają porozrywaniu. Widoczne są też słabe uszkodzenia liści w postaci przejaśnień biegnących wzdłuż nerwów. Co ciekawe najsilniej jest uszkodzany piąty liść. Uszkodzenie liści jest przyczyną zahamowania wzrostu. Uszkodzenie natomiast stożka wzrostu powoduje karłowacenie pędu głównego (Bereś 2007). Zabiegi ochronne wykonuje się na podstawie monitoringu pojawu owadów na roślinach. Podstawą wykonania zabiegu jest obecność 5 i więcej jaj na 10 testowanych roślinach. W rejonach stałego silnego występowania szkodnika zaleca się zwalczanie szkodnika bez uprzedniej analizy obecności owada na roślinie. Do chemicznych metod zwalczania tego

szkodnika zalicza się: przedsiewne zaprawianie, stosowanie granulatów podczas siewu oraz opryskiwanie roślin w fazie rozwijania trzeciego liścia (Bereś 2007, Mrówczyński i in. 2009).

2.2.9. SKRZYPIONKI – *Oulema* L.

Rząd: *Coleoptera* – chrząszcze

Rodzina: *Chrysomelidae* – stonkoate

Gatunki: *Oulema melanopa* L. - Skrzypionka zbożowa;

Oulema gallaeciana Heyden – Skrzypionka błękitek



Fot. 11. Imagines Skrzypionki zbożowej (*Oulema melanopa* L.) podczas kopulacji

Źródło: <https://www.ior.poznan.pl/607,skrzypionki>

W kraju występują dwa gatunki skrzypionek tj. skrzypionka zbożowa (*Oulema melanopus* L.) i skrzypionka błękitek (*Oulema gallaeciana* Heyden). Osobniki dorosłe skrzypionki zbożowej (4 – 5 mm) są zielonkawe lub niebieskawe, natomiast przedplecze i nogi mają czerwone. Skrzypionka błękitek jest cała koloru niebieskiego z metalicznym połyskiem. Larwy skrzypionki zbożowej mają barwę brudnożółtą, czarną głowę, a ciało jest pokryte lepłą śliską substancją. Larwy drugiego

gatunku są nieco mniejsze. Chrząszcze zimują w ściółce lub między korzeniami. Wiosną po zasiedleniu roślin żywicielskich dorosłe żerują na liściach zbóż. Samice po złożeniu jaj na górnej stronie blaszki liściowej (wzdłuż nerwów pojedynczo lub po kilka) giną. Młode larwy żerują na liściach zbóż. W roku występuje 1 pokolenie w odniesieniu do obydwu gatunków. Zimują osobniki dorosłe w ściółce lub pod korzeniami traw (Walczak 2007). Szkodliwe są zarówno larwy ja i osobniki dorosłe. Chrząszcze wygryzają na liściach, podłużne otwory, rozmieszczone wzdłuż nerwów. Larwy natomiast zeskrobuja górną epidermę liścia, wyjadają tkankę miękiszową, jednak nie uszkodzają dolnej skórki. W późniejszym czasie dolna skórka zasycha (Walczak 2007). Duże nasilenie występowania chrząszczy jest groźne dla młodych roślin. Stwierdzenie około 15 osobników dorosłych na 1 m² daje podstawę do przewidywania większej liczebności larw. Koniecznym jest też wykonanie drugiej lustracji w czasie wylęgu larw. Zabiegi opryskiwania roślin kukurydzy wykonane przeciwko ploniarce zbożowce oraz mszycom ograniczają występowanie larw skrzypionek (BBCH 13-39) (Mrówczyński i in. 2009, Walczak 2007).

2.2.10. URAZEK KUKURYDZIANY – *Glischrochilus quadrisignatus* Say

Rząd: *Coleoptera* – chrząszcze

Rodzina: *Nitidulidae* – łuszczynkowate

Gatunek: *Glischrochilus quadrisignatus* Say – Urazek kukurydziany



Fot. 12. Imagines Urazka kukurydzianego (*Glischrochilus quadrisignatus* Say)

Źródło: <https://www.iop.krakow.pl/gatunkiobce/default0003.html?nazwa=opis&id=57&je=pl>

Owady dorosłe osiągają 8 mm długości. Ich ciało jest podługne. Pokrywy nie przykrywają całego odwłoka. Chrząszcze są czarne, a na każdej pokrywie znajdują się po dwie bladożółte plamy. W roku rozwija się jedno pokolenie szkodnika. Samice składają jaja do gleby. Larwy mogą rozwijać się w gnijącym ziarnie, paszach lub kolbach kukurydzy. Chrząszcze żerują na uszkodzonych owocach, warzywach oraz kukurydzy. Stadium zimującym jest chrząszcz, a miejscem zimowania kora drzew liściastych, żdźbła (Błochowiak 2004, Karnkowski 2001, Mrówczyński i in. 2009). Obecnie gatunek ten jest rozpowszechniony w całej Polsce i w sprzyjających dla niego warunkach rozwojowych może wyrządzać ekonomicznie istotne szkody. Stadium szkodliwym są chrząszcze, które uszkadzają kolby kukurydzy oraz żerują w wierzchołkowej części okrywy liściowej. Ponadto chrząszcze są wektorami patogenów grzybowych z rodzaju *Aspergillus* i *Fusarium* (Błochowiak 2004, Karnkowski 2001, Mrówczyński i in. 2009). Skuteczną metodą ograniczania liczebności owadów są zabiegi agrotechniczne, jak terminowy zbiór kukurydzy i szybkie zaoranie resztek oraz regularne (przeprowadzane w odstępach czasu) usuwanie z okolic upraw uszkodzonych i przejrzałych owoców. Pewną rolę odgrywają także wrogowie naturalni, jak entomopatogeniczne grzyby (*Beauveria bassiana* i *Aspergillus* spp.) oraz pasożytnicze owady (błonkówki - Braconidae i muchówki - Tachinidae) (Błochowiak 2004, Karnkowski 2001, Mrówczyński i in. 2009).

2.2.11. WCIORNASTEK ZBOŻOWY- *Frankiniellaintosa*

Rząd: *Thysanoptera* - wciornastki



Fot. 13. Wciornaste zbożowy (*Frankiniellaintosa*) Źródło: <https://www.agro.bayer.com.pl/doradztwo/agrofagi/wciornastek-zbozowy-kwietniczek>

Najważniejsze gatunki występujące w Polsce to wciornastek kalarepowiec (*Thrips angusticeps* Uz.), wciornastek zbożowy (*Limothrips cerealium* Hal.) i wciornastek zęborigi (*Limothrips denticornis* Hal.). Są to owady długości od 1 do 2 mm, wydłużone o czarno-brązowym ciele oraz wąskich błoniastych skrzydłach z frędzlami. Osobniki dorosłe i larwy, mają kłująco-ssący aparat gębowy. Zimują larwy lub osobniki dorosłe w glebie. Wiosną samice składają jaja na rośliny na których żerują. Młode larwy żerują w miejscu wkłucia. W roku występuje 1 pokolenie (Tratwal i in. 2016). Larwy oraz osobniki dorosłe wysysają soki z liści (ale także wiech) w efekcie czego liście przebarwiają się na żółto, później brązowieją i usychają. Charakterystyczną rzeczą są czarne punktowe plamki od kału na liściach. Szkodniki te przyczyniają się również do nasilenia chorób występujących w kukurydzy (Mrówczyński i in. 2009). Szkodnik występuje zwykle lokalnie, więc tam gdzie pojawia się w większej liczebności będzie konieczna interwencja. Bardzo ważne jest niszczenie resztek poźniwnych. Wykonywanie podorywki oraz orki zimowej, podobnie jak wykaszanie traw i chwastów na nieużytkach ogranicza liczebność tego szkodnika. Zabiegi chemiczne wykonywane przeciwko ploniarce zbożowce i mszycom także wpływają na liczebność wciornastków (Mrówczyński i in. 2009).

2.2.12. ZMIENNIK LUCERNOWIEC – *Lygus rugulipennis* Popp.

Rząd: *Hemiptera* – pluskwiaki

Podrząd: *Heteroptera* – pluskwiaki różnoskrzydłe

Rodzina: *Mirinea* – tasznikowate

Gatunek: *Lygus rugulipennis* Popp. - Zmiennik lucernowiec



Fot. 14. Imagines Zmiennika Lucernowca (*Lygus rugulipennis* Popp.)

Źródło: <https://kolagen.files.wordpress.com/2010/09/p1080423-1dx.jpg>

Owady o barwie ciała od zielonkawo-żółtej do brunatno-czerwonej. Samce są zwykle mniejsze i ciemniejsze. Larwy są podobne do osobników dorosłych, jednak nie posiadają skrzydeł. Jest to typowy polifag, a więc żeruje na wielu roślinach, jak lucerna, fasola, groch, kukurydza, ogórek, ziemniak i wielu innych. Zimują osobniki dorosłe na wieloletnich plantacjach roślin uprawnych. W maju i na początku czerwca samice składają jaja na rośliny uprawne oraz chwasty z których wylęgają się larwy. W roku występują 2 pokolenia, gdzie dojrzałe pluskwiaki 2 pokolenia są ekonomicznie bardziej szkodliwe (Mrówczyński i in. 2009).

2.2.13. ZACHODNIA KUKURYDZIANA STONKA KORZENIOWA– *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte

Rząd: *Coleoptera* - Chrząszcze

Rodzina: *Chrysomelidae* – Stonkowate

Podrodzina: *Galarucinae*

Rodzaj: *Diabrotica*



Fot. 15. Imagines Zachodniej stonki kukurydzianej stonki korzeniowej (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) Źródło: <https://3c1703fe8d.site.internapcdn.net/newman/gfx/news/hires/2017/maizepestexp.jpg>

U osobników dorosłych występuje dymorfizm płciowy. Samice osiągają od 4 do 7 mm, natomiast samce od 4,5 do 6,5 mm długości. Owady o zabarwieniu ciała od barwy jasno-żółtej do jasno-zielonej, gdzie przez pokrywy skrzydeł samic przebiegają ciemne pasy, natomiast u samców zabarwienie pokryw jest czarne. Na uwagę zasługuje fakt, że u obojga płci występują osobniki odbiegające od przedstawionego wzorca kolorystycznego. Larwa wielkości: od 1 mm tuż po wylęgu (L_1) do 20 mm przed przepoczwarceniem (L_3). Ciało wydłużone, barwy białokremowej. W strefie klimatu umiarkowanego stonka kukurydziana rozwija jedno pokolenie w ciągu roku. Młode larwy wylęgające się około połowy maja żerują na drobniejszych korzeniach. Starsze atakują masywniejsze korzenie w pobliżu podstawy łodygi, a na początku sierpnia tworzą komory ziemne, w których ma miejsce przepoczwarczenie. Najwięcej chrząszczy obserwuje się w okresie kwitnienia kukurydzy. Osobniki dorosłe odżywiają się pyłkiem oraz tkanką liści (Mrówczyński i in. 2009). Postępowanie

w przypadku zaobserwowania stonki kukurydzianej na obszarze Polski reguluje „Rozporządzenie Ministra Rolnictwa i Rozwoju Wsi z dnia 18 kwietnia 2007 r. w sprawie szczegółowych sposobów postępowania przy zwalczaniu i zapobieganiu rozprzestrzenianiu się zachodniej kukurydzianej stonki korzeniowej (Dz. U. 74 poz. 490)

2.3. PORAZENIE ROŚLIN KUKURYDZY PRZEZ NIEKTÓRE PATOGENY GRZYBOWE

W odniesieniu do kukurydzy obserwuje się także zagrożenie przez patogeny grzybowe z rodzaju *Phoma*, *Trichoderma*, *Ulocladium*, *Alternaria*, *Epicoccum* (Rataj-Guranowska i Frąckowiak 2006), ale również dużym problemem są patogeny z rodzaju *Fusarium* (Płaskowska 2010), jak *F. culmorum*, *F. avenaceum*, *F. graminearum* i *F. oxysporum*. Na kukurydzy w znacznie większych ilościach występują mikotoksyny nazywane fumonizynami, które mogą prowadzić do zatruc pokarmowych i różnych chorób (rak przełyku i rak wątroby). Moszczyńska i in. (2012) podkreślają, że patogeny grzybowe z rodzaju *Fusarium* mogą także występować w kiszczonkach.

2.4. CHEMICZNE ŚRODKI OCHRONY ROŚLIN – WADY I ZALETY

Jak podaje Malinowska i in. (2015) na świecie roślinom uprawnym zagraża ponad 65 tys. gatunków organizmów szkodliwych (50 tys. patogenów, 9 tys. szkodników), z czego około 5%, to gatunki stanowiące poważne zagrożenie dla roślin. Zatem bez ingerencji środków ochrony roślin nie jest możliwe uzyskanie odpowiedniej ilości płodów rolnych dla wyżywienia ludzi na świecie. Środki te pozwalają na zwiększenie wysokości plonów roślin nawet o 50 - 80%. Skuteczność i dostępność preparatów chemicznych przyniosła olbrzymie korzyści w produkcji roślinnej. Dąży się jednak do tego, aby nowe substancje działały skutecznie i były jak najmniej szkodliwe dla środowiska tj. działały selektywnie (tzn. niszczyły tylko określone gatunki roślin, grzybów lub zwierząt) i szybko po zastosowaniu rozkładały się na nieszkodliwe związki.

Sprzedaż środków ochrony roślin w Polsce w 2000 roku wynosiła 22 tys. ton, a w 2012 roku była prawie 3 - krotnie większa (61,5 tys. ton). W sprzedaży dominowały herbicydy, potem fungicydy oraz insektycydy. Zużycie środków ochrony roślin w 2012 roku wynosiło ponad 2 kg·ha⁻¹,

podczas gdy w 2005 roku zaledwie $1,3 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$. Oszacowano, że brak stosowania chemicznych środków ochrony roślin prowadzi do dużych strat (%): burak cukrowy 1,4 – 100, ziemniaki 30,0 - 83,7 lub pszenica 2,4 - 64,6 (Malinowska i in. 2015).

Pośród, aktualnie dopuszczonych do obrotu i stosowania, środków ochrony roślin najobszerniejszą grupę stanowią: herbicydy – 226, insektycydy – 82, regulatory wzrostu – 42, pozostałe – 65 (Malinowska i in. 2015).

Ochrona przed szkodnikami jest ważnym zabiegiem w uprawie kukurydzy, ponieważ średnie straty powodowane głównie przez owady wynoszą około 20%, a czasami uszkodzenia są na tyle duże, że istnieje konieczność likwidacji plantacji. Ponadto oprócz szkodliwości bezpośredniej, związanej z bezpośrednim żerowaniem na roślinie, wiele owadów wykazuje szkodliwość pośrednią np. ułatwianie infekcji przez patogeny grzybowe (Bereś i Mrówczyński 2013, Mrówczyński i in. 2009). Najbardziej popularną metodą ochrony kukurydzy jest metoda chemiczna. W zwalczaniu mszyc w uprawie kukurydzy wykorzystuje się takie preparaty, jak Arkan 050 CS, Karate Zeon 050 CS, Lambda CE Z 050 CS i Wojownik 050 CS. Podobnie można je użyć do zwalczania omacnicy prosowianki, gdzie dodatkowo dobre efekty dają Karate 2,5 WG, Proteus 110 OD, Steward 30 WG, Sakarb 30 WG i Rumo 30 WG.

W wyniku unijnego przeglądu substancji czynnych i procesu ich reregistracji doszło do znacznego ograniczenia liczby preparatów chemicznych do zwalczania szkodników kukurydzy w wyniku czego utracono możliwość ingerowania w rozwój ploniarki gnijki, śmietki kielkówki czy błyszczki jarzynówki. Natomiast po wycofaniu z użycia imidachloprydu utracono możliwość chemicznego zwalczania szkodników glebowych, jak drutowców czy pędraków.

W 2014 roku wprowadzono realnie w życie metodę integrowanej ochrony roślin (stosowanie ogólnych zasad integrowanej ochrony roślin przez profesjonalnych użytkowników środków ochrony roślin zostało w Polsce uregulowane przepisami ustawy z dnia 8 marca 2013 r. o środkach ochrony roślin (Dz. U. 2013 poz. 455). Należy mieć na uwadze, że użycie preparatów chemicznych przeciwko szkodnikom powinno być poprzedzone dokładnym monitorowaniem ich pojawu.

Ocenia się, że tylko niewielki procent substancji aktywnej środków ochrony roślin używanych w rolnictwie trafia wprost do zwalczanych organizmów, a ponad 90% rozprasza się w ekosystemach. Powszechność wykorzystywania niektórych środków ochrony roślin obok niekwestionowanych korzyści, ma również ujemny wpływ na środowisko. Chemiczne

zwalczanie omacnicy prosowianki oraz chwastów w uprawie kukurydzy jest często związane z koniecznością powtarzania zabiegów chemicznych, co może powodować fitotoksyczne oddziaływanie środków ochrony (np. linuronu) na rośliny kukurydzy (Sowiński i in. 2010). Największym jednak problemem w zwalczaniu szkodników w skali świata jest nabywanie przez owady odporności na środki ochrony roślin, która jest rezultatem adaptacji organizmów do środowiska (Sayyed i in. 2010). Odporność jest rezultatem wzrostu dawek aplikacyjnych i częstotliwości ich stosowania, co wiąże się ze spadkiem ich efektywności w zwalczaniu szkodników (Khan i in. 2013). Pierwszą odporność na chemiczne związki do zwalczania owadów zaobserwowano w połowie lat 40-tych, oczywiście po masowym wprowadzeniu do użycia DDT i preparatów fosforoorganicznych. Od tego czasu odporność coraz to nowych gatunków owadów na coraz to nowe związki syntetyczne jest obserwowana na całym świecie (Sparks i Nauen 2015).

Przykładem może być odporność mączlika szklarniowego (*Trialeurodes vaporariorum* Westwood, *Hemiptera: Aleyrodidae*) na stosunkowo nowe (początek stosowania przypadał na lata 90-te) formułacje chemiczne (neonikotynoidy; imidaklopyryd i tiaklopyryd) w różnych uprawach (Pappas i in. 2013). Co ciekawe odporność u mączlika poinsecjowego (*Bemisia tabaci* Gennadius, *Hemiptera: Aleyrodidae*) pojawiła się już kilka lat po zastosowaniu neonikotynoidów (Basit i in. 2011). Również Mat-suura i Nakamura (2014) zaobserwowali nabycie odporności przez mszycę ogórkową (*Aphis gossypii* Glover, *Hemiptera: Aphididae*) na aplikowane neonikotynoidy. Szczególnie ważnym ekonomicznie szkodnikiem w uprawie ryżu jest *Nilaparvata lugens* Stål (*Homoptera: Delphacidae*). W efekcie intensywnego zwalczania szkodnika, owad wykształcił odporność na wszystkie konwencjonalne grupy insektycydów (Wang i in. 2013, Zhang i in. 2014). Khan i in. (2013) donoszą, że mucha domowa (*Musca domestica* L., *Diptera: Muscidae*) nabyła odporność na wiele różnych insektycydów i obecnie w niektórych rejonach ciężko ją zwalczyć. Saddiq i in. (2014) donoszą, że wełnowce (*Phenacoccus solenopsis* Tinsley, *Homoptera: Pseudococcidae*) także wykształciły odporność w stosunku do większości grup insektycydów. Kolejnym przykładem może być odporność pewnej światłówki (*Spodoptera litura* Fab., *Lepidoptera: Noctuidae*) na aplikowane karbaminiany czy pyretroidy w Chinach (Shad i in. 2012, Tong i in. 2013). Bardzo dużym zagrożeniem w Afryce są owady-wektory przenoszące malarię. Zużycie pyretroidów do zwalczania komarów w ciągu ostatnich lat wzrosło, co przyczyniło się do nabycia przez nie odporności, a co gorsza odporność ta rozszerza się szybko na całą Afrykę (Ranson i in.

2011). Kupfer i Schröder (2015) zauważyli, że obecnie efektywność wszystkich insektycydów w zwalczaniu ślodyszka rzepakowego (*Meligethes aeneus* F., *Coleoptera: Nitidulidae*) może maksymalnie wynosić 80 – 85%. Nie oznacza to, że te insektycydy będą w stanie ograniczyć populację szkodnika tylko, że pewna część szkodników (w tym przypadku 15 – 20%) w ogóle nie zostanie wyeliminowana. Słonecznica orężówka (*Helicoverpa armigera* Hübner, *Lepidoptera: Noctuidae*) jest najważniejszym szkodnikiem upraw bawełny w Hiszpanii wymagającym uwagi ze strony farmerów i częstych zabiegów związanych ze stosowaniem insektycydów. To właśnie te częste zabiegi spowodowały szybkie nabycie odporności przez szkodnika na endosulfan, metomyl, chloropiryfos i lambda-cyhalotrynę. Jednak z drugiej strony w innych regionach Hiszpanii, gdzie uprawia się bawełnę, taka silna odporność nie wystąpiła i obecnie próbuje się odpowiedzieć na pytanie dlaczego mamy do czynienia z różnymi jej wariantami (Avilla i González-Zamora 2010). Odporność na insektycydy jest również odnotowywana u owadów żerujących na produktach przechowywanych. Wolek zbożowy (*Sitophilus granarius* L., *Coleoptera: Curculionidae*) wykształcił odporność na dichlorfos, malation, chlorpyrifos, pirimos metylu, deltametrynę i cypermetrynę (Kljajic i Peric 2006, Derera i in. (2014).

Reasumując, istnieje wiele przykładów negatywnej roli środków ochrony roślin, jak nabywanie odporności przez agrofagi, skażenie środowiska, wpływ na organizmy pożyteczne, zanieczyszczenie wód powierzchniowych i gruntowych. W efekcie negatywne nastawienie społeczeństwa przeciwko masowemu stosowaniu środków ochrony roślin spowodowało rozwój metod alternatywnych. Jednym z priorytetów Unii Europejskiej jest zmniejszenie ilości stosowanych środków ochrony roślin na rzecz metod alternatywnych (Adesemoye i Kloepper 2009, Kumar i in. 2009, Nakayan i in. 2013).

2.5. LOTNE ZWIĄZKI ORGANICZNE - LZO

Zgodnie z definicją zaproponowaną przez Verpoorte'a i Alfermann'a (2000) wtórne metabolity są bioaktywnymi związkami roślinnymi, które są często charakterystyczne dla poszczególnych rodzin świata roślin i nie są niezbędne dla prawidłowego funkcjonowania komórek czy całego organizmu, ale zapewniają przetrwanie w otaczającym środowisku. Bazując na tzw. ścieżkach biosyntezy wtórnych metabolitów są one podzielone na 3 grupy: terpenoidy, alkaloidy i fenylopropanoidy (Croteau

i in. 2000, Loreto i in. 2014). Oprócz tlenu czy pary wodnej rośliny uwalniają terpeny, pochodne kwasów tłuszczowych, benzenoidy, fenylopropanoidy i inne związki. Ich uwalnianie jest często następstwem zadziałania czynników stresowych, zarówno biotycznych jak i abiotycznych (Holopainen i Gershenzon 2010). Lotne związki organiczne (LZO) są uwalniane przez liście, kwiaty i owoce do atmosfery, ale także przez korzenie do gleby (Dudareva i in. 2013, Gfeller i in. 2013, Maffei 2010, Unsicker i in. 2009). Zasadniczą funkcją LZO jest obrona przed roślinożercami (Verheggen i in. 2013) i patogenami (Huang i in. 2012), przywabianie zapylaczy, przywabianie wrogów naturalnych i parazytoidów (Tholl i in. 2006) oraz komunikacja między roślinami ((Beyaert i Hilker 2014, Dudareva i Pichersky 2008). Z chemicznego punktu widzenia LZO należą do różnych grup chemicznych, jak terpenoidy (homo-, mono-, diseskwiterpenoidy), pochodne kwasów tłuszczowych, fenylopropanoidy, komponenty aromatyczne (salicylan metylu, indol) oraz alkany, alkeny, alkohole, estry, aldehydy i ketony (Wu i Baldwin 2009).

Rośliny emitują LZO, które często są wykorzystywane przez roślinożerców do lokalizacji gospodarza (Bruce i Pickett 2011, Mukherjee i in. 2015). Związki te są wszechobecne w roślinach, ale ich ilościowe i jakościowe wydzielanie jest różne dla różnych gatunków roślin (Magalhães i in. 2012). Co więcej specyficzność LZO zależy od gatunku roślinożercy, ale też od siły uszkodzeń (Sarkar i in. 2014). LZO to związki o małej masie cząsteczkowej, małej rozpuszczalności w wodzie, silnie zapachowe, które stosunkowo łatwo odparowują i przechodzą w stan gazowy w temperaturze i ciśnieniu odpowiadającym warunkom panującym na naszym globie (Hung i in. 2015).

LZO wydzielane przez części wegetatywne i generatywne roślin pośredniczą i aktywują wiele procesów zachodzących w środowisku (Dudareva i in. 2013, Girón-Calva i in. 2014, Loreto i Schnitzler 2010). Co ciekawe LZO mogą oddziaływać zarówno bezpośrednio, jak i pośrednio na agresora, poprzez odstraszenie roślinożerców i przywabianie wrogów naturalnych (Kergunteuil i in. 2015, Klemola i in. 2012). Ponadto związki te są odpowiedzialne za przesyłanie sygnałów informacyjnych wewnątrz rośliny, jak i pomiędzy roślinami. W efekcie sąsiednie rośliny nieporażone lub nieatakowane przez szkodniki także wydzielają LZO (Heil i Adame-Álvarez 2010, Babikova i in. 2013, Heil i Karban 2010). Wydzielane przez rośliny mogą odgrywać zasadniczą rolę w komunikacji z otaczającym światem począwszy od przywabiania zapylaczy, a kończąc na odstraszeniu roślinożerców czy ograniczaniu rozwoju patogenów grzybowych (Cascone i in. 2015, Maffei i in. 2011, Thoming i Knudsen 2014).

LZO są źródłem informacji dla roślinożernych owadów podczas ich życia i wpływają na różne zachowania, jak kopulacja, poszukiwanie rośliny żywicielskiej czy szukanie schronienia (Schoonhoven i in. 2005). Mieszanka LZO uwalniana przez rośliny może zawierać więcej niż 200 komponentów z których oczywiście nie wszystkie stanowią cenną informację (Bruce i Pickett 2011, Magalhaes i in. 2012; Piesik i in. 2013, Wang i in. 2008). W szerokim kontekście LZO mogą także informować roślinożercę o obecności ewentualnych konkurentów na roślinie lub o obecności wrogów naturalnych (Dicke i Baldwin 2010). Ta różnorodność LZO oraz ich wieloznaczeniowa funkcja powoduje wzrost zainteresowania tymi związkami dla integrowanej produkcji rolniczej. Zatem z punktu widzenia rolnictwa, te związki mogą być praktycznie stosowane do redukcji tradycyjnych środków ochrony roślin (Shrivastava i in. 2010; Szendrei i Rodriguez-Saona 2010).

Roślinożerne owady są w stanie rozróżnić swoją roślinę żywicielską używając zmysłu powonienia. Bukiet zapachowy roślin może się znacznie różnić nawet w obrębie jednego gatunku. Degen i in. (2004) znaleźli znaczne różnice w emisji LZO u 31 testowanych linii wsobnych kukurydzy. Delphia i in. (2009) donoszą, że rośliny charakteryzujące się tym samym genotypem mogą wydzielać inne bukiety LZO w zależności od warunków siedliskowych w których rosną. Co ciekawe, bukiet zapachowy może różnić się też w zależności od pory dnia, gdzie np. w godzinach popołudniowych rośliny wydzielają znacznie mniejsze ilości związków (Casado i in. 2006, Chamberlain i in. 2006). LZO uwalniane z roślin podczas ataku roślinożerców dostarczają nawet informację o liczbie roślinożerców aktualnie zasiedlających gospodarza, ponieważ siła emisji LZO zależy od siły uszkodzeń (Girling i in. 2011, Poelman i in. 2011). Z drugiej strony wiele jest doniesień naukowych, gdzie różne gatunki owadów, różne stadia rozwojowe jak i różna liczba owadów na roślinie nie powoduje dużych zmian w emisji LZO (Hare i Sun 2011).

Rośliny rozwinęły szereg strategii, aby wpływać na zachowanie owadów w otaczającym je świecie, ale również wykorzystują sygnały chemiczne, aby komunikować się z innymi roślinami (Caparros Megido i in. 2014). LZO są wydzielane ilościowo i jakościowo w różnych ilościach w zależności od rodzaju stresu i długości trwania czynnika stresogennego, a także zależą od nakładania się stresów na siebie (Brilli i in. 2009, Dicke i Baldwin 2010; Dicke i Loreto 2010, Kant i in. 2009, Niinemets i in. 2013, Trowbridge i Stoy 2013). W naturalnych warunkach siedliskowych rośliny są często narażone na kombinację dwóch lub więcej czynników stresogennych (Copolovici i in. 2014, Glinwood i in. 2009, Holopainen

i Gershenzon 2010). W konsekwencji stres może osłabić lub wzmocnić działanie innego stresu (Dicke 2009, Dicke i in. 2009, Frost i in. 2008, Holopainen i Gershenzon 2010, Niinemets 2010, Peng i in. 2011, Weldegergis i in. 2015). W związku ze zmianami klimatycznymi rośliny częściej są narażone na działanie czynników abiotycznych, jak upał, zasolenie czy susza (Hasanuzzaman i in. 2013, Shinozaki i in. 2003). Ta reakcja roślin na abiotyczne czynniki stresogenne to zmiany fizjologiczne, molekularne, chemiczne i biochemiczne, które pozwalają roślinom kontynuować rozwój, wzrost i reprodukcję (Atkinson i Urwin 2012, Copolovici i in. 2014, Tariq i in. 2013).

Obecnie więcej niż 1700 LZO wyizolowano z 90 różnych rodzin roślin, co stanowi około 1% wszystkich wtórnych metabolitów roślinnych. Kompozycja tych związków zależy od sposobu uszkodzenia roślin, jak np. pojedyncze uszkodzenie, utrzymujący się stres, żerowanie owadów lub składanie jaj przez samice. Niektóre spośród LZO służą do obrony bezpośredniej polegającej na odstraszeniu agresora, a inne odgrywają rolę atraktantów dla wrogów naturalnych co stanowi rodzaj obrony pośredniej (Heil i Silva Bueno 2007). Ponadto LZO wykazują zwykle rytm dzienny u roślin światłolubnych i są wydzielane w znacznie większych ilościach podczas dnia (Arimura i in. 2008b). Interesującym jest, że wydzielina z jamy gębowej owadów także wpływa na produkcję LZO (Chen 2008). W efekcie bronią się zaatakowane liście, ale również te nie poddane stresowi oraz bronią się także rośliny sąsiednie, które odbierają sygnały od roślin zaatakowanych (Heil i Silva Bueno 2007, Ton i in. 2007). Rośliny uwalniają tysiące LZO, jednak niektóre z nich są charakterystyczne i wspólne dla wielu gatunków roślin, jak (E)- β -ocimen, linalol, (E,E)- α -farnezen, (E)- β -kariofilen, (E)-4,8-dimetyl-1,3,7-nonatrien (DMNT) czy lotne związki organiczne zielonego liścia, jak (Z)-3-heksen-1-ol i octan (Z)-3-heksenylu (Hilker i Meiners 2011, Kigathi i in. 2009, McCormick i in. 2012, Yoneya i in. 2009).

W konsekwencji ataku roślinożerców rośliny najszybciej wydzielają LZO produkowane w tzw. szlaku lipoksygenazowym i są to głównie C₆ alkohole i aldehydy (Copolovici i in. 2011, Toome i in. 2010). Szlak ten jednak jest również typowy w efekcie reakcji roślin na inny stres biotyczny, jak infekcja przez patogeny grzybowe lub stres abiotyczny, jak susza czy mróz (Copolovici i in. 2012). W ekspresji naturalnego systemu obronnego głównie uczestniczą fitohormony: kwas jasmonowy, etylen i kwas salicylowy (Choi i in. 2014, Karban 2011, Mithöfer i Boland 2012, Pinto-Zevallos i in. 2013, Smith i in. 2009, Strapasson i in. 2014, Wu i Baldwin 2009).

Niektóre LZO są uwalniane niemalże natychmiast po zadziałaniu czynnika stresogennego, powodują charakterystyczny zapach świeżo skoszonej trawy i są to lotne związki organiczne zielonego liścia (LZOZL) (Arimura i in. 2009), często określane jako natychmiastowe „krwawienie” po urazie. Z kolei inne związki, jak jasmonian metylu czy salicylan metylu, limonen, linalol, β -ocimen, α -bergamoten, β -kariofilen i farnezen są uwalniane zwykle 24h po uszkodzeniu. Sposób żerowania owadów także nie pozostaje bez znaczenia. Owady odgryzające tkankę liści indukują rośliny do wydzielania głównie kwasu jasmonowego, a owady nakłuwające liście wpływają na produkcję kwasu salicylowego (Smith i Boyk 2007). W odniesieniu do stresu abiotycznego po raz pierwszy zauważono już prawie 30 lat temu, że wysoka temperatura powoduje wzrost emisji LZO takich jak izopren. Wśród innych czynników abiotycznych wpływających na emisję LZO są intensywne światło, stres wodny, zasolenie gleby (Holopainen i Gershenzon 2010). Mechaniczne uszkodzenia roślin również indukują tkanki roślinne do wzmożonej produkcji LZO. Co ciekawe zdaniem wielu badaczy nie ma znaczących różnic w wydzielaniu LZO po uszkodzeniach mechanicznych w porównaniu do żerowania owadów (Fontana i in. 2009).

Bukiet LZO wydzielany przez rośliny po uszkodzeniach składający się zwykle z LZOZL, terpenoidów, jasmonianu metylu, salicylanu metylu, metanolu, etylenu i innych związków może być kilkukrotnie większy po żerowaniu roślinożercy niż emisja tych związków przez rośliny zdrowe (Arimura i in. 2008a, Gaquerel i in. 2009, Imbiscuso i in. 2009, Martin i in. 2003). Generalnie LZO mogą zawierać w sobie różne informacje, jak: (I) informacja dla roślinożercy o lokalizacji gospodarza, (II) informacja dla wrogów naturalnych, (III) sygnały informujące rośliny sąsiednie o zagrożeniu.

2.6. CIS-JASMON I JASMONIAN METYLU

Jasmonian metylu i kwas jasmonowy są ważnymi regulatorami komórkowymi włączonymi w różne procesy rozwojowe, jak kiełkowanie nasion, wzrost korzeni oraz dojrzewanie owoców (Cheong i Choi 2003, Santino i in. 2013). Regulują one wzrost korzeni, rozwój kwiatów. Wzrost zawartości jasmonianów prowadzi do przeprogramowania genów odpowiedzialnych np. za rozwój kwiatów w efekcie czego roślina zmienia swój metabolizm (Wasternack i in. 2013).

Cis-jasmon i jasmonian metylu są ważnymi komponentami odgrywającymi znaczną rolę w aktywacji mechanizmów obronnych roślin skierowanych przeciwko roślinożercom (Egger i Koschier 2014). Stosowanie syntetycznych komponentów, jak cis-jasmonu i jasmonianu metylu na rośliny w warunkach laboratoryjnych okazało się być efektywne w aktywacji obrony testowanych roślin (Brunissen i in. 2010, Rohwer i Erwin 2010). Salicylan metylu oraz jasmoniany, a także kwas azelainowy i diterpenoidy wpływają na tzw. systemiczną odporność nabytą, która warunkuje odporność na szeroką gamę patogenów roślinnych (Shah 2009).

Rośliny uwalniają mieszaniny lotnych związków po ataku roślinożerców, w których skład wchodzi jasmonian metylu, salicylan metylu, cis-jasmon, LZO, terpenoidy (Kim i in. 2011). Interesującym jest, że rośliny sąsiednie odczytują te sygnały i indukują swoje mechanizmy obronne poprzez fenomen określany komunikacją roślinną zarówno wewnątrz jak i poza gatunkową. Przykładem może być tytoń (*Nicotiana attenuata* Torr. ex S. Watson) uszkodzany mechanicznie, aby imitować żerowanie owadów, który wydziela LZO odbierane także przez bylicę (*Artemisia tridentata* Nutt.), która zaatakowana później przez roślinożercę skutecznie ogranicza ich populację (Glinwood i in. 2009, Karban i Shiojiri 2009). Bawełna (*Gossypium hirsutum* L.) uwalnia mieszaninę LZO, która skutecznie odstrasza mszycę *Aphis gossypii* Glover (*Hemiptera: Aphididae*). Do mieszaniny tej zalicza się octan (Z)-3-heksenylu, (E)-4,8-dimetyl-1,3,7-nonatrien (DMNT), salicylan metylu i (E,E)-4,8,12-trimetyl-1,3,7,11-tridekatetraen (TMTT). Okazało się, że rośliny uprzednio spryskane cis-jasmonem emitowały większe ilości tych związków i skuteczniej odstraszały owady szkodliwe (Hegde i in. 2012). Testy z wykorzystaniem olfaktometru pokazały, że cis-jasmon może być repelentem dla mszyc *Sitobion avenae* Fabricius, *Nasonovia ribis-nigri* Mosley i *Phorodon humuli* Schrank (*Homoptera: Aphididae*) (Bruce i in. 2003, Teulon i in. 2007). Badania pokazały, że uszkodzenia powodowane przez *Euschistus heros* Fabricius (*Heteroptera: Pentatomidae*) lub stosowanie syntetycznego cis-jasmonu na soję spowodowały emisję podobnego bukietu LZO, który przynabiał parazytoidea jaj szkodnika (*Telenomus podisi* Ashmead, *Hymenoptera: Scelionidae*) (Vieira i in. 2013).

Cis-jasmon jest aktywatorem produkcji i emisji LZO, które odstrasza wiele gatunków mszyc i przywabiają ich wrogów naturalnych, ale jest też induktorem wytwarzania wtórnych metabolitów, które redukują rozwój szkodników, chorób grzybowych i chwastów (Dang i in. 2012). Fitohormony, jak salicylan metylu i jasmonian metylu służąc jako molekuly sygnalizacyjne „współpracują ze sobą”, aby polepszyć mechanizm

obronny rośliny (Das i in. 2013). Hormony roślinne, jak kwas salicylowy, jasmoniany i etylen są zasadniczymi molekułami sygnalizacyjnymi i indukującymi system obronny roślin poprzez aktywację odpowiednich ścieżek metabolicznych wytwarzania LZO. Ścieżka kwasu salicylowego jest związana zasadniczo z odpornością na patogeny grzybowe podczas, gdy ścieżki jasmonianów i etylenu odpowiadają raczej za odporność na uszkodzenia wywołane żerowaniem szkodników (Repčák i Suvák 2013). Badania pokazały, że aktywacja ścieżki jasmonianów indukuje kilka substancji obronnych skierowanych przeciwko roślinożercom, jak inhibitory proteiny i oksydazy polifenolowe (Tan i in. 2012).

2.7. HIPOTEZA BADAWCZA

Dotychczasowy stan wiedzy pozwala zakładać, że:

1. Aplikacja na kukurydzę syntetycznego (*Z*)-jasmonu i jasmonianu metylu wpływa na emisję lotnych związków organicznych produkowanych przez kukurydzę.
2. Uwalnianie tych związków zależy od siły oddziaływania czynnika indukującego produkcję i uwalnianie komponentów, ale również od czasu, który upłynął od zadziałania czynnika na emitera.
3. Rośliny ponownie poddane działaniu (*Z*)-jasmonu i jasmonianu metylu reagują silniejszą emisją lotnych związków organicznych.

3. MATERIAŁ I METODY BADAŃ

Badania prowadzono w Katedrze Entomologii i Fitopatologii Molekularnej (obecnie Katedra Biologii i Ochrony Roślin, Pracownia Entomologii) Uniwersytetu Technologiczno-Przyrodniczego w Bydgoszczy (2013 – 2015) w laboratorium oceny jakościowej i ilościowej lotnych związków organicznych. Laboratorium zostało utworzone w wyniku projektu „Realizacja II etapu Regionalnego Centrum Innowacyjności” współfinansowanego w ramach Regionalnego Programu Operacyjnego Województwa Kujawsko-Pomorskiego na lata 2007-2013. Ponadto analizy chromatograficzne wykonano w Katedrze Chemii Środowiska i Bioanalitiky Wydziału Chemii Uniwersytetu Mikołaja Kopernika w Toruniu.

W poszczególnych etapach badań zrealizowano:

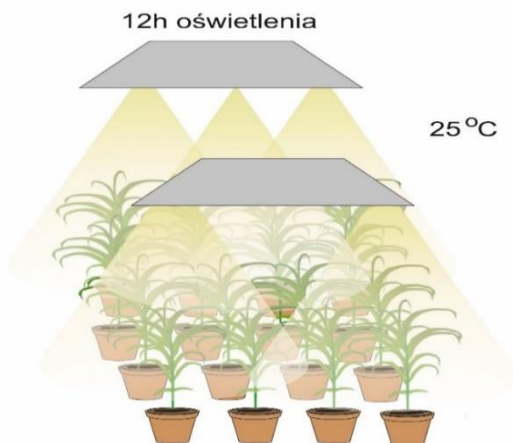
- uprawę laboratoryjną kukurydzy cv. ‘Prosna’,
- ekspozycję roślin na działanie jasmonianu metylu (JM) i Z-jasmonu (Z-J) oraz zbieranie lotnych związków organicznych (LZO),
- oznaczenie pobranych LZO przy wykorzystaniu chromatografu gazowego ze spektrometrią mass.

3.1. MATERIAŁ ROŚLINNY

Do badań laboratoryjnych zastosowano zaprawiony materiał siewny udostępniony przez Przedsiębiorstwo Nasienne „Rolnas” Sp. z o.o. w Bydgoszczy. Wyboru odmiany kukurydzy – „Prosna” (bardzo dobry wczesny wigor, wysoka tolerancja na niekorzystne warunki klimatyczno-glebowe, długo utrzymująca się zieloność liści i łodyg dokonano na podstawie rejestru COBORU. Odmiana jest trójliniowym mieszańcem (zarejestrowana w krajowym rejestrze w 1999 roku) zalecanym do uprawy na ziarno, kiszonkę z kolb i kiszonkę z całych roślin. Jest odmianą średnio wczesną (FAO 230) o typie ziarna zbliżonym do typu flint lub dent).

Laboratoryjny siew przeprowadzony został w 2013 i 2014. Do uprzednio przygotowanej gleby ogrodniczej, znajdującej się w plastikowych doniczkach o średnicy 12cm, wysiano po 4 nasiona, a następnie doniczki zostały przetransportowane do szklarni Katedry Genetyki i Biotechnologii Roślin, gdzie przebywały w temperaturze ~ 25°C i 12-godzinnym oświetleniu. Po około 20 dniach dokonano selekcji roślin pod względem zdrowotności i kondycji pozostawiając 2 rośliny w każdej z doniczek.

W czasie wzrostu rośliny kukurydzy były one podlewane co 48 godzin i raz w tygodniu stosowano nawóz Florovit do roślin zielonych, którego skład przedstawiono poniżej Tab. 1.



Schem. 1. Hodowla roślin kukurydzy w warunkach laboratoryjnych (autor A. Krasieńska)

Tab. 1. Skład nawozy Forovit dla roślin zielonych

Składnik	Udział w %
(N) azot całkowity	7,0%
(N) azot amidowy	6,3%
(P ₂ O ₅) Pięciotlenek fosforu rozpuszczalny w H ₂ O	5,0%
(K ₂ O) tlenek potasu rozpuszczalny w H ₂ O	6,0%
(B) Bor, rozpuszczalny w H ₂ O	0,02%
(Mo) Molibden, rozpuszczalny w H ₂ O	0,002%
(Fe) Żelazo rozpuszczalne w H ₂ O schelatowane przez EDTA	0,03%
(Cu) Miedź rozpuszczalna w H ₂ O, schelatowana przez EDTA	0,008%
(Mn) Mangan rozpuszczalny w H ₂ O schelatowany przez EDTA	0,015%
(Zn) Cynk rozpuszczalny w H ₂ O schelatowany przez EDTA	0,015%

3.2. APLIKACJA JASMONIANU METYLU I Z-JASMONU

Kukurydza będąca w fazie 18 (BBCH – skala wykorzystywana w państwach Unii Europejskiej do identyfikacji faz fitofenologicznych roślin) została poddana oddzielnie aplikacji syntetycznego JM i Z-J (95% czystości, związku zakupione w Sigma-Aldrich (Francja) i Fluka-Buchs (Szwajcaria)). Obydwa komponenty są dobrze rozpuszczalne w wodzie. Zastosowano stężenie 250 mg w 1 litrze wody zarówno dla JM, jak i dla Z-J. Ciecz roboczą naniesiono dokładnie na rośliny testowe (równomierne pokrycie całej rośliny) przy pomocy małego opryskiwacza „Kwazar” o pojemności 1 litra.

Tab. 2. Tabela obrazująca schemat traktowania roślin JM i Z-J oraz poboru LZO

Etap	Ekspozycja roślin na działanie związków	Jasmoniam metylu		Razem roślin	Z-jasmon		Razem roślin
		Dzień poboru LZO	Ilość roślin		Dzień poboru LZO	Ilość roślin	
I Faza	Dzień -1	0	8 rośliny	32 rośliny	0	8 rośliny	32 rośliny
		3	8 rośliny		3	8 rośliny	
		6	8 rośliny		6	8 rośliny	
		9	8 rośliny		9	8 rośliny	
II Faza	Dzień -1, powtórny oprysk w dniu 2	3	8 rośliny	24 rośliny	3	8 rośliny	24 rośliny
		6	8 rośliny		6	8 rośliny	
		9	8 rośliny		9	8 rośliny	
III Faza	Dzień -1, powtórny oprysk w dniu 5	6	8 rośliny	16 roślin	6	8 rośliny	16 roślin
		9	8 rośliny		9	8 rośliny	
IV Faza	Dzień -1, powtórny oprysk w dniu 8	9	8 rośliny	8 roślin	9	8 rośliny	8 roślin
		Razem		77 roślin	Razem		77 roślin

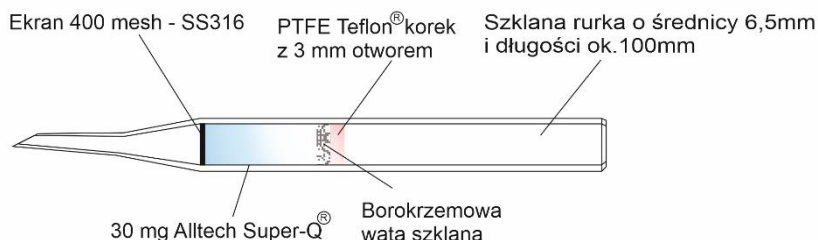
W dniu poprzedzającym dzień „0” (dzień -1) BBCH 15-17, I zastosowano ciecz roboczą, a następnie zbierano LZO w dniach „0”, „3”, „6” i „9” (32 rośliny testowe dla JM i 32 dla Z-J). W drugiej części doświadczenia (II) 24 rośliny testowe opryskano JM i kolejne 24 rośliny

Z-J w dniu -1, jednak nie zbierano LZO w dniu „0”. Następnie w dniu poprzedzającym dzień „3” ponownie zastosowano JM i Z-J na rośliny kukurydzy i po upływie 24 h zbierano LZO w dniu „3”, „6” i „9”. W kolejnej części doświadczenia (III) po uprzednim wystawieniu roślin na działanie JM i Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (dzień -1) ponownie zaaplikowano obydwie syntetyczne komponenty oddzielnie w dniu poprzedzającym dzień „6”. Po upływie 24 h zbierano LZO w dniu „6” i „9” (16 roślin testowych dla JM i 16 dla Z-J). W ostatniej części doświadczenia (IV) po uprzednim wystawieniu roślin na działanie JM i Z-J w dniu -1 ponownie wystawiono rośliny na ich działanie w dniu poprzedzającym dzień „9”. Po upływie 24 h zbierano LZO w dniu „9” (8 roślin testowych dla JM i 8 dla Z-J). Eksperymenty dotyczące kombinacji „II”, „III” i „IV” związane z ponowną aplikacją JM i Z-J dotyczą wpływu zjawiska „primingu” na intensywniejsze wydzielanie LZO przez rośliny kukurydzy.

Dodatkowo dla porównania wyników LZO zebrano także z roślin kontrolnych, nie poddanych aplikacji syntetycznych komponentów w fazie BBCH 15-17, czyli w fazie takiej, jak dla roślin testowych określonej symbolem „0” oraz w fazie BBCH 25 (po zakończeniu doświadczenia) czyli w fazie odzwierciedlającej dzień „9” dla roślin testowych.

3.3. ZBIERANIE LZO

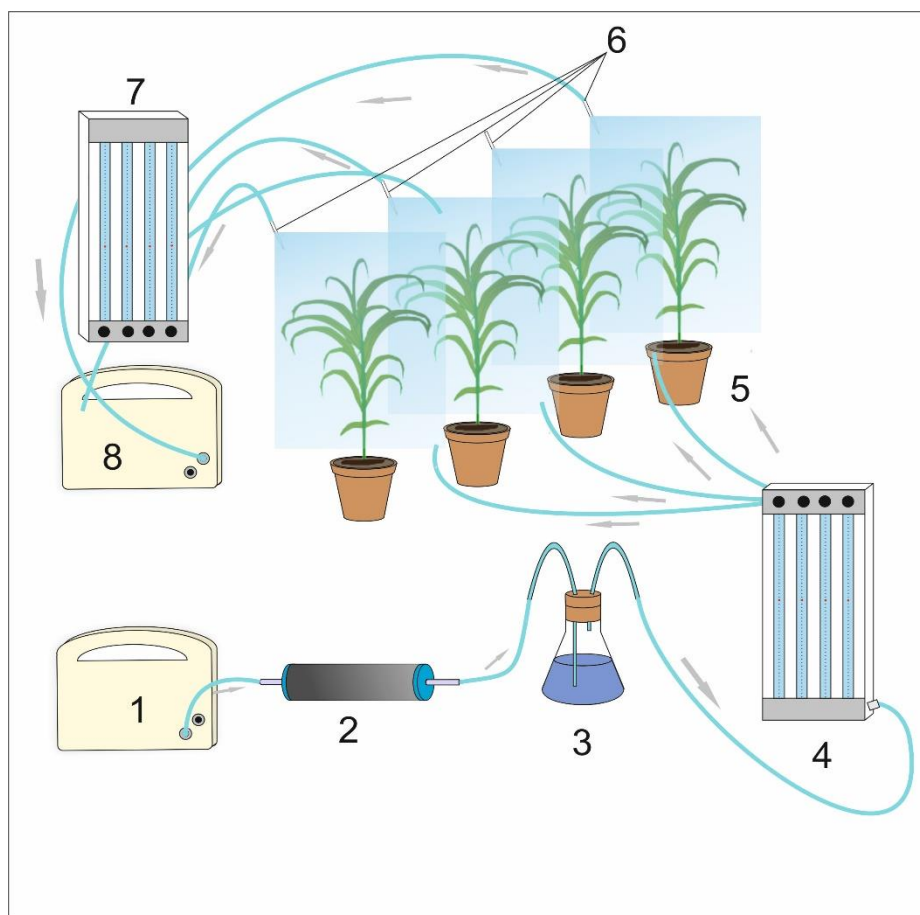
Do zbierania LZO wykorzystano aparaturę, która została złożona z różnych elementów, jak Fisher Biblock, VWA Supplier Partnership, ETS Charles oraz Inc. Alltech. Rośliny kukurydzy umieszczono pojedynczo w foliowych rękawach nazywanych Nalophan (worki wolne od



Schem. 2. Schemat budowy Super Q-Trap (autor: A. Krasieńska)

jakiegokolwiek zapachu i wykonane z plastikowej cienkiej warstwy, która jest odporna na temperatury w przedziale $-60\text{ }^{\circ}\text{C}$ do $+220\text{ }^{\circ}\text{C}$). Cała aparatura pozwalała pobierać LZO w tym samym czasie z 4 różnych roślin (Ryc.3). LZO kolekcjonowano do tzw. „Super-Q traps”, którymi były szklane rurki (średnica $\text{\O} 6,35\text{ mm}$ i długość 76 mm) (Ryc.2.).

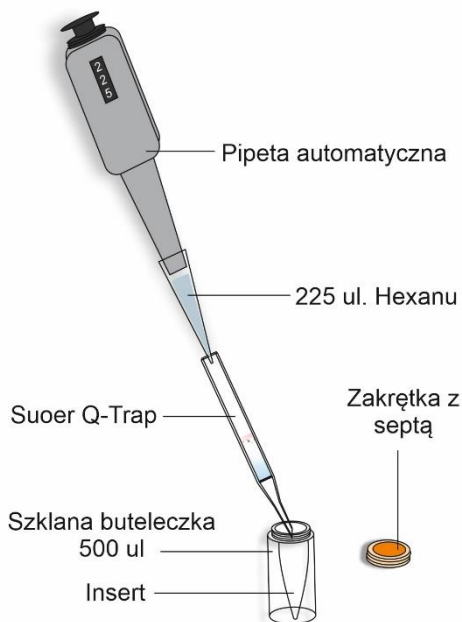
Oczyszczone i nawilżone powietrze dostarczano za pośrednictwem giętkich rurek od dolnej strony rękawa w ilości $1,0\text{ l}\cdot\text{min}^{-1}$, a w celu uniknięcia zasysania zapachów spoza systemu pompa ssąca zasysała o 20% mniej powietrza. LZO pobierano dla każdego wariantu doświadczenia przez 2 h.



Schem. 3. Schemat instalacji aparatury do zbierania LZO: 1. Pompa tłocząca powietrze; 2. Filtr węglowy; 3. Nawilżacz powietrza; 4. Regulator przepływu powietrza tłoczonego; 5. Badane rośliny umieszczone w workach; 6. Super Q-Trap; 7. Regulator przepływu powietrza zasysanego, 8. Pompa ssąca. (autor: A. Krasieńska)

3.4. ANALIZA CHROMATOGRAFICZNA LZO

LZO ekstrahowano z „Super-Q” przy pomocy heksanu (225 μ l) do szklanych fiolek (pojemność 1 ml) zawierających również szklany wkład zwany insertem. Po napełnieniu, fiołki szczelnie zakręcano w celu uniknięcia ulatniania się LZO (Ryc. 4).



Schem. 4. Schemat pozyskiwania próbek do analiz chromatograficznych ze zebranych w Super Q-Trap-ach LZO wydzielanych przez rośliny (autor: A. Krasieńska)

Każda próba, celem dokonania oceny ilościowej, otrzymała także wzorzec w postaci dekanu. Lotne związki analizowano przy użyciu chromatografu gazowego (GC Perkin Elmer)(fot.16), gdzie ustalono wzrost temperatury od 40°C do 250°C. Całkowity czas trwania analizy trwał zwykle 40 minut. Oznaczone próby związków charakteryzowano przy wykorzystaniu bibliotek komputerowych (Wiley, NIST), a także potwierdzano na podstawie widm spektralnych (Sigma-Aldrich). retencji i jonów charakterystycznych (m/z) widm spektralnych zakupionych w Sigma-Aldrich.



Fot. 16. Chromatograf gazowy ze spektrometrią mas, GC-MS, Perkin Elmer (autor: A. Krasieńska).

3.5. ANALIZA STATYSTYCZNA

Testowano normalność rozkładu obserwowanych LZO. Wielowymiarowa analiza wariancji (MANOVA) została przeprowadzona na podstawie poniższego modelu:

$$Y = XT + E$$

gdzie: Y oznacza $(n \times p)$ -wymiarową macierz obserwacji, n jest liczbą wszystkich obserwacji, p jest liczbą LZO, X jest $(n \times k)$ -wymiarową macierzą układu, k jest liczbą równą iloczynowi kombinacji i dni, T jest $(k \times p)$ -macierzą nieznanych efektów, E jest $(n \times p)$ -wymiarową macierzą reszt.

Następnie, jednoczynnikowe analizy wariancji (ANOVA) zostały przeprowadzone w celu weryfikacji hipotezy zerowej o braku różnic pomiędzy poziomami badanego czynnika (kombinacje-dni) pod względem obserwowanych LZO, na podstawie następującego modelu:

$$y_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij}$$

gdzie: y_{ij} oznacza j -tą obserwację i -tego poziomu badanego czynnika, μ jest średnią ogólną, τ_i jest efektem i -tego poziomu badanego czynnika, ε_{ij} jest błędem obserwacji.

Dla poszczególnych LZO obliczono wartości najmniejsze, średnie, maksymalne, a także odchylenia standardowe (s.d.). Ponadto, najmniejsze istotne różnice (NIR) Fishera zostały wyestymowane na poziomie istotności $\alpha = 0,05$. Badane kombinacje scharakteryzowano graficznie stosując wykresy pudełkowe.

Współzależność pomiędzy obserwowanymi LZO oszacowano na podstawie współczynników korelacji Pearsona używając procedury FCORRELATION w pakiecie statystycznym GenStat v. 17.

Wielocechową ocenę podobieństwa badanych kombinacji i dni prowadzenia obserwacji, wyrażoną za pomocą odległości Mahalanobisa, pokazano w mniejszej liczbie wymiarów. Zastosowano analizę zmiennych kanonicznych. Umożliwia ona zobrazowanie podobieństwa między kombinacjami/dniami z metryką odległości Mahalanobisa i w ten sposób może ułatwić grupowanie i charakterystykę wielocechową (wielo-LZO) tych obiektów. Redukcja wymiarowości przestrzeni dyskryminacyjnej polega na jej transformacji w taki sposób, aby otrzymać nową przestrzeń, w tym wypadku dwuwymiarową, zapewniającą w danej liczbie nowych wymiarów możliwie najbardziej dokładne odtworzenie odległości Mahalanobisa. Przestrzeń liniową o takich właściwościach określają zmienne kanoniczne, które są funkcjami liniowymi cech oryginalnych. Zmienne kanoniczne pozwalają określić względny udział każdej cechy oryginalnej w wielocechowym zróżnicowaniu badanych obiektów w kategoriach odległości Mahalanobisa. W tym celu zostały obliczone współczynniki korelacji prostej między wartościami dwu pierwszych zmiennych kanonicznych a wartościami poszczególnych LZO oryginalnych. Na podstawie wartości tych współczynników korelacji można wykryć LZO o największej wśród badanych cech sile dyskryminacyjnej.

4. WYNIKI

4.1. ANALIZA CHROMATOGRAFICZNA

W przeprowadzonych badaniach laboratoryjnych dotyczących aplikacji zarówno jasmonianu metylu (JM) i Z-jasmonu (Z-J) zidentyfikowano w sumie 15 różnych LZO (Tab.3).

Tab. 3. Skróty oznaczanych związków oraz ich parametry fizykochemiczne

Źródło zmienności	Kombinacja (I-IV)/Dni („0”, „3”, „6”, „9”)	Błąd
d.f.	9	72
Z-3-HAL	1685244***	9849
E-2-HAL	40462***	120,2
Z-3-HOL	85526,4***	718,7
E-2-HOL	7659,34***	52,22
Z-3-HAC	1991319***	13795
1-HAC	1720,91***	42,32
Z-OCI	278595***	2826
LIN	1739379***	9802
BAC	73767,4***	854,6
MAT	54694,4***	526,9
IND	46174,7***	455,2
MAN	85,243***	5,321
GAC	66,305***	2,895
β-CAR	1220493***	6489
(E)-β-FAR	3015521**	1034694
** P<0,01; *** P<0,001		

4.1.1. WPLYW JASMONIANU METYLU (JM) NA WYDZIELANIE LZO

Wszystkie LZO charakteryzowały się rozkładem normalnym oraz wielozmiennym rozkładem normalnym. Wyniki MANOVA wskazują, że kombinacje/dni były istotnie statystycznie (Wilk's $\lambda = 0,000001774$; $F_{9;72} = 15,5$; $P < 0,001$) zróżnicowane pod względem 15 LZO rozpatrywanych łącznie. Wyniki analizy wariancji wskazują istotne zróżnicowanie kombinacji/dni dla wszystkich LZO, na poziomie 0,001 (Tab. 4).

Tab. 4. Średnie kwadraty z analizy wariancji (ANOVA) dla aplikacji syntetycznego jasmonianu metylu (JM)

Źródło zmienności	Kombinacja (I-IV)/Dni („0”, „3”, „6”, „9”)	Błąd
d.f.	9	72
Z-3-HAL	1685244***	9849
E-2-HAL	40462***	120,2
Z-3-HOL	85526,4***	718,7
E-2-HOL	7659,34***	52,22
Z-3-HAC	1991319***	13795
1-HAC	1720,91***	42,32
Z-OCI	278595***	2826
LIN	1739379***	9802
BAC	73767,4***	854,6
MAT	54694,4***	526,9
IND	46174,7***	455,2
MAN	85,243***	5,321
GAC	66,305***	2,895
β-CAR	1220493***	6489
(E)-β-FAR	3015521**	1034694
** P<0,01; *** P<0,001		

Wartości średnie LZO przedstawiono w Tab. 5 oraz Ryc. 1-15. Zbierania LZO dokonano w fazach BBCH między 15-25. Związki te były emitowane przez rośliny w sposób powtarzalny i były to następujące komponenty:

- (Z)-3-heksenal = (Z)-3-HAL,
- (E)-2-heksenal = (E)-2-HAL,
- (Z)-3-heksen-1-ol = (Z)-3-HOL,
- (E)-2-heksen-1-ol = (E)-2-HOL,
- octan (Z)-3-heksen-1-ylu = (Z)-3-HAC,
- octan-1-heksylu = 1-HAC,
- (Z)-ocimen = (Z)-OCI,
- linalol = LIN,
- octan benzylu = BAC,
- salicylan metylu = MAT,
- indol = IND,
- antranilan metylu = MAN,
- octan geranylu = GAC,
- β -kariofilen = β -CAR,
- (E)- β -farnezen = (E)- β -FAR.

Już pierwszego dnia po zastosowaniu JM (24h później) odnotowano większe wydzielanie LZO w porównaniu do roślin kontrolnych, nie poddanych testom (kombinacja I). Wszystkie oznaczone związki były emitowane w zdecydowanie większych ilościach. Z-3-HAL i Z-3-HAC osiągnęły poziom emisji ponad $400 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ (Tab. 4, Ryc. 1, 5). Związki takie, jak Z-3-HOL, Z-OCI, LIN były emitowane przez kukurydzę w ilościach przekraczających $100 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ (Ryc. 3, 7, 8). Zdecydowanie najmniejsze wydzielanie LZO dotyczyło MAN i GAC (około $2 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$), 1-HAC i E-2-HOL (miedzy $10\text{-}20 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$) oraz około $50 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ w odniesieniu do E-2-HAL, BAC i MAT. Po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień "0" (bez ponownego stosowania) największe wydzielanie LZO odnotowano dla LIN, β -CAR, E- β -FAR; Z-3-HAL i Z-3-HAC

Tab. 5. Średnie wydzielanie LZO (w ng·h⁻¹) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

Kombinacja (I-IV)/Dni („0”, „3”, „6”, „9”)	Z-3- HAL	E-2- HAL	Z-3- HOL	E-2- HOL	Z-3- HAC	I- HAC	Z-OCI	LIN	BAC	MAT	IND	MAN	GAC	β- CAR	E-β- FAR
I 0 dni	448,2	50,9	151,0	21,7	490,1	11,8	106,5	105,9	66,2	52,9	88,1	2,0	2,1	79,0	93,4
I 3 dni	1062,7	150,6	204,5	52,8	1104,1	22,4	317,5	762,2	146,0	121,0	133,9	4,3	4,3	805,1	964,5
I 6 dni	288,5	26,9	115,5	12,5	321,8	8,5	300,3	769,0	153,1	146,4	150,2	4,0	4,0	568,2	607,1
I 9 dni	24,7	3,01	4,9	3,76	22,5	2,3	4,7	30,2	6,7	4,1	6,0	1,3	2,0	26,1	28,3
II 3 dni	1413,7	198,4	203,2	95,0	1583,1	50,4	559,0	1298,6	245,5	229,2	198,6	7,9	8,4	940,6	1000,8
II 6 dni	709,7	60,7	285,4	29,8	783,6	12,7	409,4	1136,0	240,6	192,9	199,5	9,6	8,6	974,7	1915,5
II 9 dni	61,6	9,7	24,4	7,1	99,0	3,8	49,6	150,4	32,9	21,1	24,5	3,1	2,6	107,8	100,1
III 6 dni	740,0	88,4	298,8	36,6	809,7	27,5	435,6	823,2	269,4	195,0	229,7	10,8	9,3	715,7	734,4
III 9 dni	1018,7	182,1	256,2	76,1	1137,0	29,9	312,2	479,9	184,4	186,8	166,6	6,4	7,4	654,5	622,2
IV 9 dni	411,2	58,0	147,3	14,1	505,3	18,1	112,1	109,6	66,1	57,6	108,9	4,1	4,8	72,8	75,8
kontrola „0”	1,1	1,1	0,7	0,5	0,4	0,5	0,5	0,3	1,3	0,9	0,9	0,2	0,1	0,6	0,5
kontrola „9”	0,5	1,1	0,6	0,9	0,5	0,6	0,7	0,6	1,1	0,5	1,4	0,3	0,4	0,4	0,6

Legenda:

kontrola „0” - w fazie Dzień „0” czyli BBCH ok. 15

kontrola „9” - w fazie Dzień „9” czyli BBCH ok. 25

(odpowiednio 762,2; 805,1; 964,5; 1062,7 i 1104,1 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) w trzecim dniu (I, dzień „3”) (Tab.5, Ryc. 1, 5, 8, 14, 15). Ponadto LIN, BAC, MAN i IND (odpowiednio 769,0; 153,1; 146,4; 150,2 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) były emitowane przez rośliny kukurydzy w największych ilościach w szóstym dniu (I, dzień „6”). Zaobserwowano więc tendencję do wzrostu emisji LZO w miarę upływu czasu po zadziałaniu czynnika indukcyjnego. Oznacza to, że istnieje potrzeba czasu do syntezy LZO. W dniu „9” po zastosowaniu czynnika indukcyjnego odnotowana najniższą emisję LZO. Związki takie, jak 1-HAC, MAN i GAC były wydzielane w ilości nie przekraczającej 3 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$. Podobne zjawisko odnotowano w przypadku E-2-HAL, Z-3-HOL, E-2-HOL, Z-OCI i MAT (między 3 i 4,9 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) (Tab. 5, Ryc. 2, 3, 4, 7, 10).

Ponowna aplikacja stymulatora (JM) w dniu poprzedzającym dzień „3” (kombinacja II) wzmocniła emisję LZO. Wydzielanie wszystkich związków z wyjątkiem Z-3-HOL (204,5 i 203,2 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) było większe w porównaniu do emisji LZO w dniu „3” bez kolejnej stymulacji:

- Z-3-HAL, kombinacja I, dzień „3” - 1062,7 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” - 1413,7 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- E-2-HAL, kombinacja I, dzień „3” – 150,6 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 198,4 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- E-2-HOL, kombinacja I, dzień „3” – 52,8 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 95,0 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- Z-3-HAC, kombinacja I, dzień „3” – 1104,1 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 1583,1 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- 1-HAC, kombinacja I, dzień „3” – 22,4 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 50,4 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- Z-OCI, kombinacja I, dzień „3” – 317,5 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 559,0 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- LIN, kombinacja I, dzień „3” – 762,2 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 1298,6 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- BAC, kombinacja I, dzień „3” – 146,0 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 245,5 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- MAT, kombinacja I, dzień „3” – 121,0 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 229,2 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- IND, kombinacja I, dzień „3” – 133,9 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 198,6 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- MAN, kombinacja I, dzień „3” – 4,3 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 7,9 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- GAC, kombinacja I, dzień „3” – 4,3 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – 8,4 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$,

- β -CAR, kombinacja I, dzień „3” – 805,1 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 940,6 ng·h⁻¹,
- E- β -FAR, kombinacja I, dzień „3” – 964,5 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 1000,8 ng·h⁻¹ (Tab. 4, Ryc. 1-15).

Podobnie ponowna aplikacja JM w dniu poprzedzającym dzień „3” (kombinacja II) wzmocniła emisję lotnych komponentów, które były zbierane w dniu „6”:

- Z-3-HAL, kombinacja I, dzień „6” – 288,5 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 709,7 ng·h⁻¹,
- E-2-HAL, kombinacja I, dzień „6” – 26,9 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 60,7 ng·h⁻¹,
- Z-3-HOL, kombinacja I, dzień „6” – 115,5 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 285,4 ng·h⁻¹,
- E-2-HOL, kombinacja I, dzień „6” – 12,5 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 29,8 ng·h⁻¹,
- Z-3-HAC, kombinacja I, dzień „6” – 321,8 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 783,6 ng·h⁻¹,
- 1-HAC, kombinacja I, dzień „6” – 8,5 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 12,7 ng·h⁻¹,
- Z-OCI, kombinacja I, dzień „6” – 300,3 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 409,4 ng·h⁻¹,
- LIN, kombinacja I, dzień „6” – 769,0 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 1136,0 ng·h⁻¹,
- BAC, kombinacja I, dzień „6” – 153,1 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 240,6 ng·h⁻¹,
- MAT, kombinacja I, dzień „6” – 146,4 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 192,9 ng·h⁻¹,
- IND, kombinacja I, dzień „6” – 150,2 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 199,5 ng·h⁻¹,
- MAN, kombinacja I, dzień „6” – 4,0 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 9,6 ng·h⁻¹,
- GAC, kombinacja I, dzień „6” – 4,0 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 8,6 ng·h⁻¹,
- β -CAR, kombinacja I, dzień „6” – 568,2 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 974,7 ng·h⁻¹,
- E- β -FAR, kombinacja I, dzień „6” – 607,1 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 1915,5 ng·h⁻¹ (Tab. 5, Ryc. Ryc. 1-15).

W kolejnej części doświadczenia (kombinacja II) ponowna aplikacja JM w dniu poprzedzającym dzień „3” wzmocniła emisję lotnych komponentów, które były zbierane w dniu „9”:

- Z-3-HAL, kombinacja I, dzień „9” – $24,7 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $61,6 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- E-2-HAL, kombinacja I, dzień „9” – $3,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $9,7 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- Z-3-HOL, kombinacja I, dzień „9” – $4,9 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $24,4 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- E-2-HOL, kombinacja I, dzień „9” – $3,8 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $7,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- Z-3-HAC, kombinacja I, dzień „9” – $22,5 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $99,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- 1-HAC, kombinacja I, dzień „9” – $2,3 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $3,8 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- Z-OCI, kombinacja I, dzień „9” – $4,7 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $49,6 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- LIN, kombinacja I, dzień „9” – $30,2 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $150,4 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- BAC, kombinacja I, dzień „9” – $6,7 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $32,9 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- MAT, kombinacja I, dzień „9” – $4,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $21,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- IND, kombinacja I, dzień „9” – $6,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $24,5 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- MAN, kombinacja I, dzień „9” – $1,3 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $3,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- GAC, kombinacja I, dzień „9” – $2,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $2,6 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- β -CAR, kombinacja I, dzień „9” – $26,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $107,8 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- E- β -FAR, kombinacja I, dzień „9” – $28,3 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $100,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$, (Tab. 5, Ryc. 1-15).

W kolejnej części doświadczeń (kombinacja III) ponowna aplikacja JM w dniu poprzedzającym dzień „6” wzmocniła emisję lotnych komponentów w porównaniu do kombinacji I i II (zbieranie LZO w dniu „6” i „9”) (Tab. 5, Ryc. 1-15). W odniesieniu do wszystkich zaobserwowanych LZO największe wydzielanie miało miejsce w dniu „6” dla kombinacji (III) z wyjątkiem LIN, β -CAR i E- β -FAR dla których największą emisję odnotowano w dniu „6” dla kombinacji II i wyniosła ona odpowiednio 1136,0; 974,7 i 1915,5 $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$.

Tab. 6. Współczynniki korelacji między ilościami badanych związków wydzielonych przez kukurydzę w reakcji na aplikację JM

	Z-3-HAL	E-2-HAL	Z-3-HOL	E-2-HOL	Z-3-HAC	1-HAC	Z-OCI	LIN	BAC	MAT	IND	MAN	GAC	β -CAR	(E)- β -FAR
Z-3-HAL	1														
E-2-HAL	0,93***	1													
Z-3-HOL	0,72***	0,61***	1												
E-2-HOL	0,91***	0,95***	0,57***	1											
Z-3-HAC	0,95***	0,93***	0,7***	0,9***	1										
1-HAC	0,82***	0,81***	0,55***	0,83***	0,84***	1									
Z-OCI	0,8***	0,67***	0,76***	0,73***	0,79***	0,72***	1								
LIN	0,7***	0,55***	0,63***	0,59***	0,7***	0,53***	0,9***	1							
BAC	0,7***	0,59***	0,82***	0,62***	0,72***	0,6***	0,9***	0,87***	1						
MAT	0,76***	0,67***	0,8***	0,7***	0,77***	0,67***	0,9***	0,86***	0,92***	1					
IND	0,71***	0,59***	0,84***	0,58***	0,71***	0,58***	0,85***	0,81***	0,89***	0,87***	1				
MAN	0,51***	0,39***	0,69***	0,41***	0,48***	0,46***	0,67***	0,62***	0,73***	0,64***	0,7***	1			
GAC	0,57***	0,51***	0,73***	0,55***	0,62***	0,55***	0,72***	0,64***	0,73***	0,73***	0,74***	0,72***	1		
β -CAR	0,77***	0,65***	0,75***	0,66***	0,76***	0,57***	0,88***	0,92***	0,89***	0,88***	0,81***	0,67***	0,68***	1	
(E)- β -FAR	0,32**	0,21ns	0,34**	0,26*	0,28*	0,16ns	0,38***	0,43***	0,37***	0,37***	0,36***	0,37***	0,35**	0,43***	1

* P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001

Interesującym jest, że niektóre związki były emitowane w największych ilościach w dniu „9” po ponownej aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „6”, a więc dla kombinacji III. Były to następujące związki:

- Z-3-HAL – 1018,7 ng·h⁻¹,
- E-2-HAL – 182,1 ng·h⁻¹,
- E-2-HOL - 76,1 ng·h⁻¹,
- Z-3-HAC – 1137,0 ng·h⁻¹,
- 1-HAC – 29,9 ng·h⁻¹ (Tab. 5, Ryc. 1-15).

W ostatniej części doświadczeń ponowną aplikację JM zastosowano w dniu poprzedzającym dzień „9” co oznaczono kombinacją IV. W tym przypadku odnotowano podobne wyniki co dla wydzielania LZO w kombinacji I i w dniu „0”, np. dla Z-3-HAL 448,2 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 411,2 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”), dla E-2-HAL 50,9 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 58,0 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”), dla Z-3-HOL 151,0 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 147,3 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”) lub dla Z-3-HAC 490,1 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 505,3 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”) (Tab. 5, Ryc. Ryc. 1-15).

Analiza korelacji wskazuje na istotne statystycznie skorelowanie większości par LZO (Tab. 6). Jedynie pary (E)-β-FAR i E-2-HAL oraz (E)-β-FAR i 1-HAC nie były istotnie skorelowane. Wszystkie współczynniki korelacji były dodatnie, czyli współzależność pomiędzy wszystkimi związkami jest wprost proporcjonalna.

Wyniki analizy zmiennych kanonicznych przedstawiono na Ryc. 16. Pierwsza i druga zmienna kanoniczna wyjaśniały, odpowiednio, 73,49% i 18,08% całkowitej zmienności badanych kombinacji. Z pierwszą zmienną kanoniczną skorelowane były wszystkie LZO ($p < 0,05$). Na podstawie analizy zmiennych kanonicznych można stwierdzić, że w układzie dwu pierwszych zmiennych kanonicznych badane kombinacje tworzą trzy grupy.

Pierwszą stanowią: I 3 dni, II 3 dni oraz III 9 dni, drugą – I 6 dni, II 6 dni, III 6 dni, a trzecią – I 0 dni, I 9 dni, II 9 dni oraz IV 9 dni.

4.1.2. WPLYW Z-JASMONU (Z-J) NA WYDZIELANIE LZO

Wszystkie VOCs charakteryzowały się rozkładem normalnym oraz wielozmiennym rozkładem normalnym. Wyniki MANOVA wskazują, że kombinacje/dni były istotnie statystycznie (Wilk's $\lambda = 0,000001774$; $F_{9;72} = 15,5$; $P < 0,0001$) zróżnicowane pod względem 15 LZO rozpatrywanych

łącznie. Wyniki analizy wariancji wskazują istotne zróżnicowanie kombinacji/dni dla wszystkich LZO, na poziomie 0,001 (Tab. 7).

Tab. 7. Średnie kwadraty z analizy wariancji (ANOVA) dla aplikacji syntetycznego Z-

Źródło zmienności	Kombinacja (I-IV)/Dni („0”, „3”, „6”, „9”)	Błąd
d.f.	9	72
Z-3-HAL	757955***	2691
E-2-HAL	38742.4***	278.5
Z-3-HOL	99706.9***	677.9
E-2-HOL	4909.13***	28.31
Z-3-HAC	885620***	2965
1-HAC	891.79***	18.19
Z-OCI	58663.4***	492.4
LIN	481182***	1339
BAC	6651.55***	66.3
MAT	2533.42***	71.38
IND	52037.3***	649.3
MAN	22577.3***	201.3
GAC	25012.7***	402.4
β-CAR	463461***	1777
(E)-β-FAR	481584***	1518
** P<0,01; *** P<0,001		

jasmonu (Z-J)

Wartości średnie LZO przedstawiono w Tab. 7 oraz Ryc. 17-31. Zbierania LZO dokonano w fazach BBCH między 15-25. Związki te były emitowane przez rośliny w sposób powtarzalny i były to następujące komponenty:

- (Z)-3-heksenal = (Z)-3-HAL,
- (E)-2-heksenal = (E)-2-HAL,
- (Z)-3-heksen-1-ol = (Z)-3-HOL,
- (E)-2-heksen-1-ol = (E)-2-HOL,
- octan (Z)-3-heksen-1-ylu = (Z)-3-HAC,
- octan-1-heksylu = 1-HAC,

- (Z)-ocimen = (Z)-OCI,
- linalol = LIN,
- octan benzylu = BAC,
- salicylan metylu = MAT,
- indol = IND,
- antranilan metylu = MAN,
- octan geranylu = GAC,
- β -kariofilen = β -CAR,
- (E)- β -farnezen = (E)- β -FAR.

Pierwszego dnia po zastosowaniu Z-J (24h później) odnotowano większe wydzielanie LZO w porównaniu do roślin kontrolnych, nie poddanych testom (kombinacja I). Wszystkie oznaczone LZO były emitowane w zdecydowanie większych ilościach. Z-3-HAL i Z-3-HAC osiągnęły poziom emisji w granicach $300 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ (Tab. 8, Ryc. 17 i 21). Silna emisja LZO dotyczyła też Z-3-HOL i wynosiła $151,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ oraz IND ($92,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$). Związki takie, jak E-2-HAL, Z-OCI, LIN, MAN, GAC, β -CAR, E- β -FAR były emitowane przez kukurydzę w ilościach przekraczających między 47 a $59 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ (Ryc. 18, 23, 24, 28, 29, 30, 31). Zdecydowanie najmniejsze wydzielanie LZO dotyczyło 1-HAC i MAT (około $11 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$) oraz E-2-HOL i BAC (między 15 - $19 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$). Po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (bez ponownego stosowania) największe wydzielanie LZO odnotowano dla β -CAR, E- β -FAR, LIN, Z-3-HAL i Z-3-HAC (odpowiednio $379,1$; $399,5$; $407,9$; $683,1$ i $753,2 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$) w trzecim dniu (I, dzień „3”) (Tab. 8, Ryc. 17, 21, 24, 30, 31). Z-3-HAC, Z-3-HAL, LIN, E- β -FAR i β -CAR (odpowiednio $206,4$; $206,6$; $368,7$; $387,5$; $387,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$) były emitowane przez rośliny kukurydzy także w znacznych ilościach w szóstym dniu (I, dzień „6”). Największą tendencję wzrostową emisji LZO zaobserwowano u roślin w dniu „3” z wyjątkiem GAC i E- β -FAR, gdzie największe wydzielanie miało miejsce w dniu „6” (Tab. 7). W dniu „9” po zastosowaniu czynnika indukcyjnego odnotowano najniższą emisję LZO. Związki takie, jak E-2-HAL, Z-3-HOL, E-2-HOL, 1-HAC, Z-OCI, BAC, MAT, IND, MAN i GAC były wydzielane w ilości nie przekraczającej $6 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$. Najsilniejsza emisja dotyczyła E- β -FAR i β -CAR (między 18 i $20 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$) (Tab. 8, Ryc. 30, 31).

Ponowna aplikacja stymulatora (Z-J) w dniu poprzedzającym dzień „3” (kombinacja II) wzmocniła emisję LZO. Wydzielanie wszystkich związków było większe w porównaniu do emisji LZO w dniu „3” bez kolejnej stymulacji:

- Z-3-HAL, kombinacja I, dzień „3” – $683,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „3” – $948,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,

- E-2-HAL, kombinacja I, dzień „3” – 136,3 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 204,2 ng·h⁻¹,
- Z-3-HOL, kombinacja I, dzień „3” – 214,2 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 352,0 ng·h⁻¹,
- E-2-HOL, kombinacja I, dzień „3” – 48,1 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 75,3 ng·h⁻¹,
- Z-3-HAC, kombinacja I, dzień „3” – 753,2 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 990,6 ng·h⁻¹,
- 1-HAC, kombinacja I, dzień „3” – 20,4 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 33,0 ng·h⁻¹,
- Z-OCI, kombinacja I, dzień „3” – 164,7 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 231,0 ng·h⁻¹,
- LIN, kombinacja I, dzień „3” – 407,9 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 643,1 ng·h⁻¹,
- BAC, kombinacja I, dzień „3” – 51,3 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 75,7 ng·h⁻¹,
- MAT, kombinacja I, dzień „3” – 33,7 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 46,8 ng·h⁻¹,
- IND, kombinacja I, dzień „3” – 148,6 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 222,3 ng·h⁻¹,
- MAN, kombinacja I, dzień „3” – 94,3 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 147,8 ng·h⁻¹,
- GAC, kombinacja I, dzień „3” – 94,8 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 151,3 ng·h⁻¹,
- β-CAR, kombinacja I, dzień „3” – 379,1 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 639,8 ng·h⁻¹,
- E-β-FAR, kombinacja I, dzień „3” – 399,5 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „3” – 667,7 ng·h⁻¹ (Tab. 8, Ryc. 17-31).

Tab. 8. Średnie wydzielanie LZO (w ng·h⁻¹) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

Legenda:

Kombinacja (I-IV)/Dni („0”, „3”, „6”, „9”)	Z-3- HAL	E-2- HAL	Z-3- HOL	E-2- HOL	Z-3- HAC	I- HAC	Z-OCI	LIN	BAC	MAT	IND	MAN	GAC	β- CAR	E-β- FAR
I 0 dni	280,3	47,4	151,0	15,7	317,0	10,6	49,8	51,6	19,2	11,5	92	47,06	53,4	53,4	59,1
I 3 dni	683,1	136,34	214,2	48,06	753,2	20,4	164,7	407,9	51,3	33,7	148,6	94,3	94,79	379,1	399,5
I 6 dni	206,6	33,76	107,9	11,52	206,4	8,2	139,6	368,7	49,9	31,6	139,3	76,83	100,94	387,5	387,1
I 9 dni	11,7	2,5	5,7	4,3	11,2	2,0	3,2	16,0	2,8	2,5	3,9	3,28	3,24	20	18,3
II 3 dni	948,1	204,2	352,0	75,3	990,6	33,0	231,0	643,1	75,7	46,8	222,3	147,84	151,3	639,8	667,7
II 6 dni	481,4	76,11	248,7	24,86	493,6	16,0	202,8	579,9	78,2	45,6	227,6	133,11	144,23	595,8	594,5
II 9 dni	46,3	7,8	23,3	3,5	51,0	2,1	23,9	62,4	8,6	5,8	24,6	15,18	17,51	65,4	65,5
III 6 dni	489,7	86,7	255,7	26,0	542,0	20,7	196,8	394,9	68,5	44,1	216,1	129,05	151,12	410,4	457,9
III 9 dni	714,1	172,8	255,0	61,1	821,3	28,89	184,5	509,4	58,05	36,9	162,5	126,75	128,65	444,5	400,5
IV 9 dni	274,9	44,9	149,2	17,3	327,4	13,76	50,9	52,8	20,2	10,66	103,1	46,06	59,64	55,5	57,9
kontrola „0”	1,0	0,5	0,5	0,8	1,3	0,5	0,5	0,6	0,7	0,6	0,7	0,8	0,3	1,3	0,9
kontrola „9”	1,6	0,9	0,4	0,6	1,7	0,4	0,4	1,0	0,7	1,0	0,4	0,6	0,9	2,1	1,4

kontrola „0” - w fazie Dzień „0” czyli BBCH ok. 15
kontrola „9” - w fazie Dzień „9” czyli BBCH ok. 25

Podobnie ponowna aplikacja Z-J w dniu poprzedzającym dzień „3” (kombinacja II) wzmocniła emisję lotnych komponentów, które były zbierane w dniu „6”:

- Z-3-HAL, kombinacja I, dzień „6” – 206,6 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 481,4 ng·h⁻¹,
- E-2-HAL, kombinacja I, dzień „6” – 33,8 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 76,1 ng·h⁻¹,
- Z-3-HOL, kombinacja I, dzień „6” – 107,9 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 248,7 ng·h⁻¹,
- E-2-HOL, kombinacja I, dzień „6” – 11,5 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 24,9 ng·h⁻¹,
- Z-3-HAC, kombinacja I, dzień „6” – 206,4 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 493,6 ng·h⁻¹,
- 1-HAC, kombinacja I, dzień „6” – 8,2 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 16,0 ng·h⁻¹,
- Z-OCI, kombinacja I, dzień „6” – 139,6 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 202,8 ng·h⁻¹,
- LIN, kombinacja I, dzień „6” – 368,7 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 579,9 ng·h⁻¹,
- BAC, kombinacja I, dzień „6” – 49,9 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 78,2 ng·h⁻¹,
- MAT, kombinacja I, dzień „6” – 31,6 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 45,6 ng·h⁻¹,
- IND, kombinacja I, dzień „6” – 139,3 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 227,6 ng·h⁻¹,
- MAN, kombinacja I, dzień „6” – 76,8 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 133,1 ng·h⁻¹,
- GAC, kombinacja I, dzień „6” – 100,9 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 144,2 ng·h⁻¹,
- β-CAR, kombinacja I, dzień „6” – 387,5 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 595,8 ng·h⁻¹,
- E-β-FAR, kombinacja I, dzień „6” – 387,1 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „6” – 594,5 ng·h⁻¹ (Tab. 8, Ryc. 17-31).

W kolejnej części doświadczenia (kombinacja II) ponowna aplikacja Z-J w dniu poprzedzającym dzień „3” wzmocniła emisję lotnych komponentów, które były zbierane dniem „9” z wyjątkiem E-2-HOL:

- Z-3-HAL, kombinacja I, dzień „9” – 11,7 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „9” – 46,3 ng·h⁻¹,
- E-2-HAL, kombinacja I, dzień „9” – 2,5 ng·h⁻¹ – kombinacja II, dzień „9” – 7,8 ng·h⁻¹,

- Z-3-HOL, kombinacja I, dzień „9” – $5,7 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $23,3 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- Z-3-HAC, kombinacja I, dzień „9” – $11,2 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $51,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- 1-HAC, kombinacja I, dzień „9” – $2,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $2,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- Z-OCI, kombinacja I, dzień „9” – $3,2 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $23,9 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- LIN, kombinacja I, dzień „9” – $16,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $62,4 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- BAC, kombinacja I, dzień „9” – $2,8 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $8,6 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- MAT, kombinacja I, dzień „9” – $2,5 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $5,8 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- IND, kombinacja I, dzień „9” – $3,9 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $24,6 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- MAN, kombinacja I, dzień „9” – $3,3 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $15,2 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- GAC, kombinacja I, dzień „9” – $3,2 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $17,5 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- β -CAR, kombinacja I, dzień „9” – $20,0 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $65,4 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- E- β -FAR, kombinacja I, dzień „9” – $18,3 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ – kombinacja II, dzień „9” – $65,5 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$ (Tab. 8, Ryc. 17-31).

W kolejnej części doświadczeń (kombinacja III) ponowna aplikacja Z-J w dniu poprzedzającym dzień „6” wzmocniła emisję lotnych komponentów w porównaniu do kombinacji I i II w przypadku Z-3-HAL, E-2-HAL, Z-3-HOL, E-2-HOL, Z-3-HAC, 1-HAC i GAC (zbieranie LZO w dniu „6” i „9”) (Tab. 8, Ryc. 17-31). W odniesieniu do wszystkich zaobserwowanych LZO największe wydzielanie miało miejsce w dniu „6” dla kombinacji (III). Pozostałe związki były wydzielane w największych ilościach w dniu „6” dla kombinacji II (Z-OCI – $202,8 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$, LIN – $579,9 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$, BAC – $78,2 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$, MAT – $45,6 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$, IND – $227,6 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$, MAN – $133,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$, β -CAR $595,8 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$, $594,5 \text{ E-}\beta$ -FAR $\text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$). Interesującym jest, że niektóre związki były emitowane w największych ilościach w dniu „9” po ponownej aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „6”, a więc dla kombinacji III. Były to następujące związki:

- Z-3-HAL – $714,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- E-2-HAL – $172,8 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,
- E-2-HOL – $61,1 \text{ ng}\cdot\text{h}^{-1}$,

- Z-3-HAC – 821,3 ng·h⁻¹,
- 1-HAC – 28,9 ng·h⁻¹,
- LIN – 509,4 ng·h⁻¹,
- β-CAR – 444,5 ng·h⁻¹ (Tab. 8, Ryc. 17-31).

W ostatniej części doświadczeń ponowną aplikację Z-J zastosowano w dniu poprzedzającym dzień „9” co oznaczono kombinacją IV. W tym przypadku odnotowano podobne wyniki co dla wydzielania LZO w kombinacji I i w dniu „0”, np. dla Z-3-HAL - 280,3 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 274,9 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”), dla E-2-HAL - 47,4 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 44,9 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”), dla Z-3-HOL - 151,0 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 149,2 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”), dla Z-OCI – 49,8 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 50,9 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”), dla LIN – 51,6 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 52,8 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”), dla BAC – 19,2 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 20,2 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”) lub dla MAN – 47,1 ng·h⁻¹ (kombinacja I, dzień „0”) i 46,1 ng·h⁻¹ (kombinacja IV, dzień „9”) (Tab. 8, Ryc. 17-31).

Analiza korelacji wskazuje na istotne statystycznie skorelowanie (na poziomie 0,001) wszystkich par LZO (Tab. 9). Najmniejszą wartość współczynnika korelacji ($r=0,604$) zaobserwowano pomiędzy E-2-HOL a IND. Wszystkie współczynniki korelacji były dodatnie, czyli współzależność pomiędzy wszystkimi związkami jest wprost proporcjonalna. Wyniki analizy zmiennych kanonicznych przedstawiono na Ryc. 32. Pierwsza i druga zmienna kanoniczna wyjaśniały, odpowiednio, 73,61 i 33,39% całkowitej zmienności badanych kombinacji. Z pierwszą zmienną kanoniczną skorelowane były wszystkie LZO ($p<0,05$). Na podstawie analizy zmiennych kanonicznych można stwierdzić, że w układzie dwu pierwszych zmiennych kanonicznych badane kombinacje tworzą trzy grupy: pierwszą tworzą I 3 dni, II 3 dni oraz III 9 ni, drugą – I 6 dni, II 6 dni, III 6 dni, a trzecią pozostałe kombinacje.

Tab. 9. Współczynniki korelacji między ilościami badanych związków wydzielonych przez kukurydzę w reakcji na aplikacje Z-J

	Z-3-HAL	E-2-HAL	Z-3-HAL	Z-3-HOL	E-2-HOL	Z-3-HOL	Z-3-HAC	1-HAC	Z-OCI	LIN	BAC	MAT	IND	MAN	GAC	β -CAR	(E)- β -FAR
Z-3-HAL	1																
E-2-HAL	0,945	1															
Z-3-HOL	0,91	0,837	1														
E-2-HOL	0,926	0,934	0,824	1													
Z-3-HAC	0,972	0,94	0,903	0,937	1												
1-HAC	0,893	0,882	0,87	0,866	0,866	1											
Z-OCI	0,835	0,777	0,868	0,728	0,728	0,814	0,753	1									
LIN	0,831	0,769	0,817	0,74	0,74	0,795	0,74	0,943	1								
BAC	0,765	0,7	0,822	0,623	0,623	0,741	0,696	0,934	0,921	1							
MAT	0,73	0,663	0,773	0,605	0,605	0,696	0,675	0,887	0,863	0,875	1						
IND	0,761	0,645	0,867	0,604	0,604	0,754	0,7	0,882	0,841	0,912	0,844	1					
MAN	0,838	0,761	0,894	0,746	0,746	0,821	0,788	0,918	0,906	0,912	0,858	0,901	1				
GAC	0,762	0,675	0,832	0,623	0,623	0,741	0,734	0,869	0,859	0,911	0,822	0,91	0,901	1			
β -CAR	0,785	0,706	0,81	0,697	0,697	0,755	0,705	0,934	0,979	0,923	0,871	0,86	0,86	0,905	0,864	1	
(E)- β -FAR	0,782	0,716	0,821	0,687	0,687	0,751	0,682	0,94	0,96	0,944	0,863	0,873	0,873	0,897	0,863	0,967	1

* P<0,05; ** P<0,01; *** P<0,001

6. DYSKUSJA

Rośliny uprawne są poddawane stresom podczas życia, co znacznie zmniejsza ich produktywność. Ostatnie badania sugerują, że mogą one być poddane „primingowi” np. przez jasmoniany, aby lepiej tolerować różne stresy (Savvides i in. 2016). Fizjologiczne i molekularne mechanizmy, dzięki którym jasmoniany regulują ekspresję pewnych czynników transkrypcyjnych, nie zostały jeszcze określone, ponieważ ścieżka metaboliczna nie jest liniowa, ale stanowi rozległą sieć powiązań komórkowych, w tym indukcję białek i enzymów, ochronę przed stresem oksydacyjnym, aktywację genów związanych z obronnością, zmiany potencjału komórek błony komórkowej, zwiększony przepływ jonów, zmiany w fosforylacji białek, utleniania lipidów, strukturalnych barier obronnych oraz aktywacji i biosyntezy czynników transkrypcyjnych (García-Brugger i in. 2006). Rośliny poddane „primingowi” reagują szybciej i silniej na stres, gdzie wiele szlaków metabolicznych jest zaangażowanych w ten proces (Balmer i in. 2015). Połączenie zjawiska „primingu” nasion z opryskiwaniem roślin naturalnymi elicitorami, głównie niskimi dawkami fitohormonów, oferuje skuteczną i przyjazną dla środowiska strategię, która uruchamia syntezę naturalnych produktów w roślinach (Baenas i in. 2016).

Sato i in. (2013) wykazali, że uszkodzenia mechaniczne oraz te powodowane przez owady wywołują zmiany w liściach babki lancetowatej (*Plantago lanceolata* L.). W przeciwieństwie do reakcji na atak patogenów, rośliny indukują metabolizm pierwotny, aby poradzić sobie z mszycami. Wiele rodzajów cząsteczek może potencjalnie działać w określonych warunkach jako środek pobudzający reakcje obronną roślin wobec szeregu różnych stresów. Mogą to być aminokwasy np. prolina (Islam i in. 2009), hormony jak kwas salicylowy (Li i in. 2014) oraz reaktywne formy tlen-azot-siarka (Christou i in. 2014). Roślina uprzednio poddana „primingowi” zachowuje informację o bodźcu stymulującym, aż do ponownego wystawienia na ten czynnik stresogenny. Ten efekt nazywamy „pamięcią” w obronie roślin (Conrath i in. 2015, Kandel i in. 2014, Martinez-Medina i in. 2016).

Indukcja systemu obronnego roślin przez abiotyczne lub biotyczne elicytory została uznana za jeden z najbardziej powszechnie zaakceptowanych ekologicznie modeli do zwalczania szkodników i chorób roślin uprawnych. W tym kontekście olbrzymie znaczenie ma kwas jasmonowy i jego estr metylowy (Wang i in. 2015). Uważa się, że „priming” powoduje pozytywny bilans kosztów i korzyści w okresach stresu. Mimo, że ma on niższe koszty niż bezpośrednia aktywacja mechanizmów obronnych, może

nadal powodować pewne koszty alokacji, prawdopodobnie dlatego, że powoduje zmiany fizjologiczne (np. odkładanie nieaktywnych enzymów sygnalizacyjnych) (Martinez-Medina i in. 2016). Wrodzony system odpornościowy roślin obejmuje lokalne i układowe reakcje immunologiczne. Systemowa odporność roślin rozwija się po dolistnym zakażeniu patogenami drobnoustrojowymi, po kolonizacji korzeni przez określone drobnoustroje lub w odpowiedzi na uraz fizyczny. Dlatego wydaje się, że konserwacja lub konwergencja wrodzonej pamięci immunologicznej u roślin i kręgowców jest faktem (Reimer-Michalski i Conrath 2016). Conrath i in. (2011) zdefiniowali „priming” jako indukowany stan fizjologiczny, w którym komórki reagują na bardzo niskie poziomy bodźca w szybszy i bardziej efektywny sposób niż komórki niebudzone.

„Priming” może być indukowany przez związki chemiczne (np. kwas β -aminomasłowy, kwas salicylowy, kwas pipicolowy, kwas jasmonowy, lotne związki organiczne), patogeny lub owady. Obrona roślin może być również wspomagana przez pożyteczne organizmy glebowe, takie jak ryzobakterie (Martinez-Medina i in., 2016). Rasmann i in. (2012) stwierdzili, że rośliny poddane działaniu elicytorów, takich jak promieniowanie UV, sól lub temperatura, spowodowały zwiększoną odporność w kolejnych pokoleniach. Ponadto, traktowanie nasion jasmonianami wzmacnia odporność roślin na szkodniki roślinożerne w następnych pokoleniach.

Santino i in. (2013) twierdzą, że mechanizmy molekularne aktywowane przez rośliny w odpowiedzi czynniki środowiskowe nie są dobrze znane. Fitohormony odgrywają kluczową rolę w rozwoju roślin i reagowaniu na stresy. Wśród nich jedną z najważniejszych cząsteczek sygnałowych jest oksylipina (hormon roślinny, kwas jasmonowy).

Girón-Calva i in. (2012), Heil i Karban (2010) udowodnili, że pomimo początkowych wątpliwości co do realiów "gadających drzew", ekspresja odporności roślin, w której pośredniczą związki lotne pochodzące z sąsiednich roślin, jest obecnie dobrze opisana. Sygnały chemiczne zwykle poprawiają odporność odbiorcy, ale bez korzyści dla emitera. Niestety brak jest wiedzy na temat konsekwencji fitosanitarnych komunikacji roślinnej zarówno dla emitera, jak i odbiorcy. Ta informacja ma kluczowe znaczenie dla zrozumienia ekologii i ewolucji komunikacji roślinnej za pośrednictwem sygnałów lotnych. Dicke and Loreto (2010) uważają, że substancje lotne emitowane z zaatakowanych roślin mogą wywoływać odporność u zdrowych roślin sąsiednich. Nie wiadomo jednak, jak rośliny postrzegają substancje lotne i przekształcają je w sygnały wewnętrzne.

Niektóre lotne związki, takie jak terpenoidy i lotne związki organiczne zielonego liścia, które są odpowiedzialne za komunikację między roślinami i stawonogami, są również odpowiedzialne za wewnątrzgatunkową wymianę informacji. Wiemy, że niektóre rośliny odbierające sygnały są w stanie „podслуchiwać” sąsiadów i dostosowywać swoją obronę do ryzyka powodowanego przez roślinożerne zwierzęta (Arimura i in. 2010).

W eksperymentach własnych zaobserwowano znaczące różnice w wydzielaniu LZO po aplikacji elicytorów tj. jasmonianu metylu i Z-jasmonu przez rośliny kukurydzy zaczynając od fazy BBCH 18, a kończąc w fazie BBCH 25. W przypadku roślin poddanych aplikacji elicytorów emisja LZO była zdecydowanie większa niż w odniesieniu do roślin kontrolnych. Wszystkie testowane rośliny kukurydzy wydzieliły w sposób powtarzalny ilościowo taki sam bukiet zapachowy LZO, który składał się z 15 komponentów: a) lotne związki organiczne zielonego liścia (LZOZL): (Z)-3-heksenal, (E)-2-heksenal, (Z)-3-heksen-1-ol, (E)-2-heksen-1-ol, octan (Z)-3-heksen-1-yl, octan 1-heksylu, b) pozostałe lotne związki organiczne (LZO): (Z)-ocimen, linalol, octan benzylu, salicylan metylu, indol, antranilan metylu, octan geranylu, β -kariofilen, (E)- β -farnezen). Blanch i in. (2011) oraz Wang i in. (2009) odkryli, że opryskiwanie winogron jasmonianem metylu było efektywne i chroniło rośliny przed porażeniem przez gronkowca szarego (*Botrytis cinerea* Pers.). W efekcie szara pleśń nie rozwijała się na winogronach, gdyż uaktywnione zostały mechanizmy obronne rośliny-gospodarza. Wang i in. (2013, 2014) podają, że niskie stężenia jasmonianu metylu wywołują efekt „primingu” podczas, gdy wyższe stężenia bezpośrednio aktywują mechanizm obronny roślin redukując w ten sposób negatywne efekty porażenia. Wyniki te są zgodne z wcześniejszymi doniesieniami opublikowanymi przez Cao i in (2008) opisującymi, że wartością progową dla jasmonianu metylu (JM) jest 10 $\mu\text{mol/l}$, która to wartość jest niezbędna dla aktywacji białek. Wang i in. (2015) wykazali, że traktowanie roślin jasmonianem metylu może skutecznie indukować odporność na patogeny (*B. cinerea* Pers.) i zmniejszać występowanie chorób w owocach winogron. Niskie stężenie JM wyzwoliło mechanizm obrony pierwotnej, podczas gdy wyższe stężenia JM bezpośrednio aktywowały reakcje obronne. Co więcej, winogrona poddane „primingowi” utrzymywały wyższą zawartość rozpuszczalnych cukrów i większe zdolności antyoksydacyjne. Baenas i in. (2016) zoptymalizowali dawki jasmonianu metylu, kwasu jasmonowego i DL-metioniny, w celu wytworzenia kiełków brokułów i rzodkiewki o podwyższonym poziomie glukozyolanów. Wyniki wykazały, że prawie wszystkie zabiegi mogą skutecznie

zwiększyć całkowitą zawartość glukozyzolanów w pędach, osiągając najbardziej znaczące wzrosty z 34% do 100% w brokułach i od 45% do 118% w kielkach rzodkiewki po aplikacji jasmonianu metylu. Kim i Juvik (2011) oraz Pérez-Balibrea i in. (2011) również wykazali wzrost glukozyzolanów po zastosowaniu jasmonianu metylu na brokuły (60% wzrostu) oraz na kielki brokułów (22% wzrostu).

W eksperymentach własnych synteza niektórych komponentów, jak (Z)-ocimenu, linalolu, octanu benzylu, salicylanu metylu, indolu, β -kariofilenu i (E)- β -farnenezenu wzrastała wraz z upływem czasu. Po pojedynczej aplikacji jasmonianu metylu emisja linalolu, octanu benzylu, salicylanu metylu oraz indolu była największa w dniu szóstym. Dla porównania emisja β -kariofilenu i (E)- β -farnenezenu była największa w trzecim dniu po opryskaniu roślin testowanymi elicytorami. W doświadczeniach z Z-jasmonem najsilniejszą reakcję roślin po pojedynczym zastosowaniu stymulatora zaobserwowano dla (Z)-ocimenu, linalolu, octanu benzylu, salicylanu metylu, indolu, antranilanu metylu i (E)- β -farnenzen w dniu trzecim. Dwa komponenty (octan geranylu i β -kariofilen) były natomiast najsilniej emitowane w dniu szóstym. Horbowicz i in. (2011) badali działanie jasmonianu metylu na zawartość amin biogennych: putrescyny, spermidyny, tyraminy, kadaweryny i 2-feniloetyloaminy w siewkach gryki (*Fagopyrum esculentum* Moench). Badania wykazały, że jasmonian metylu stymuluje konwersję L-feniloalaniny do 2-feniloetyloaminy i zwiększa endogenne poziomy putrescyny w hypokotylach i liścieniach sadzonek gryki. Chen i in. (2014) badali wpływ samego stosowania chitozanu w połączeniu z jasmonianem metylu przeciw *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. oraz działaniami enzymatycznymi związanymi z obronnością roślin. Połączenie chitozanu jasmonianu metylu było bardziej skuteczne w zmniejszaniu częstości występowania choroby niż aplikacja obydwu komponentów pojedynczo. Takahashi i Hara (2014) donoszą, że zwiększenie produkcji skrobi jest głównym zagadnieniem biologii i biotechnologii. Chociaż inżynieria genetyczna została zastosowana do produkcji roślin zawierających dużo skrobi, chemikalia, które promują akumulację skrobi, nie zostały dobrze zbadane. Dowodzą, że stosowany egzogennie jasmonian metylu wzmacniał zawartość skrobi w liściach rzodkiewnika pospolitego *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Repčák i Suvák (2013) twierdzą, że rumianek pospolity (*Matricaria chamomilla* L.) syntetyzuje kwas (Z) i (E)-2- β -D-glukopiranozyloksy-4-metoksy cynamonowy. Podczas rozwoju liści zawartość (E) tego kwasu spada, gdzie aplikacja jasmonianu metylu powoduje zwiększenie jego zawartości w liściach. El-Sayed i in. (2009) badali związki wytwarzane przez kwiaty wiciokrzewu *Lonicera japonica* (Thunberg), które są

atraktantami dla wciornastków nowozelandzkich (*Thrips obscuratus* Crawford). Okazało się, że tylko tylko cis-jasmon przyciągał znaczną liczbę wciornastków nowozelandzkich. Wang i in. (2015) prowadzili badania nad odpornością na choroby pod wpływem metylopropionianu w zebranych owocach winogron oraz oceniali wpływ indukowanej oporności na jakość owoców. Rezultaty badań wskazują, że „priming” jest opłacalną strategią ochrony przed zakażeniem *B. cinerea*.

W eksperymentach własnych jasmonian metylu powodował silniejszą reakcję roślin w porównaniu do Z-jasmonu, co objawiało się silniejszą produkcją lotnych komponentów. Ponadto ponowne zastosowanie elicytorów w dniu poprzedzającym dzień „3”, „6” i „9” wpływało na zwiększoną emisję związków. Testowane rośliny reagowały szybciej i produkowały większe ilości związków. Wstępne traktowanie korzeni pomidora za pomocą BABA (kwas β -aminobutyrowy) lub prekolonizowanie korzeni za pomocą *Piriformospora indica* Sav. Verma, Aj. Varma, Rexer, G. Kost & P. Franken spowodowało zmniejszenie nasilenia choroby. Stwierdzono, że BABA jest bardziej skuteczny w hamowaniu obszaru zmian nekrotycznych (Roylawar i in. 2015). Nasilenie choroby wywołanej przez *Alternaria solani* Sorauer u pomidora (*Solanum lycopersicum* L.) było zmniejszone zarówno za pomocą BABA (kwas niebiałkowy aminokwas β -aminomasłowy), jak i poprzez kolonizację *Piriformospora indica* Sav. Verma, Aj. Varma, Rexer, G. Kost & P. Franken. Okazało się, że oba czynniki działają jako induktory odporności i są skuteczne przeciwko patogenom liści (Piękna-Grochala, Kępczyńska 2013, Molitor i Kogel 2009). Gamir i in. (2012) donoszą, że odporność roślin na nekrotroficznego patogena *Plectosphaerella cucumerina* Lindf. jest kontrolowana przez kilka szlaków metabolicznych. Kwas β -aminomasłowy jest zdolny do indukowania skutecznej oporności na tego patogena. W niniejszym badaniu wykazano, że indukowana przez BABA oporność przeciw *P. cucumerina* u rzodkiewnika (*Arabidopsis*) ma dodatkowe składniki, takie jak indukcja obrony za pośrednictwem pochodnych indolowych. Ameye i in. (2015) badali octan Z-3-heksenyłu (Z-3-HAC), który jest często związany z obroną przed roślinożercami, jako induktor przeciwko hemibiotroficznemu patogenowi *Fusarium graminearum* Schwabe. Ponadto Gamir i in. (2014) oraz Petti i in. (2012) zauważyli, że dodatkowymi metabolitami pośredniczącymi w zwalczaniu patogenów grzybowych okazały się być kwas indolo-3-octowy i kwas indolo-3-karboksyłowy. Erb i in. (2015), Hao i in. (2012) oraz Vos i in. (2013) donoszą, że „priming” w obronie przed nicieniami do tej pory był wystarczająco badany. Jednak stwierdzono, że w sadzonkach pomidora poddanych temu zjawisku atak ze

strony guzaka południowego (*Meloidogyne incognita* Kofoid & White) był istotnie zmniejszony. Szybkość, z jaką owad żeruje na roślinie wymaga szybszych reakcji rośliny w porównaniu z patogenami. Można temu zaradzić poprzez uwalnianie lotnych składników roślinnych, które mogą przemieszczać się przez naczynia roślinne, ale mogą również być uwalniane do powietrza (Kim i Felton 2013, Ye i in. 2013, Zhong i in. 2014). Jisha i Puthur (2016) badali wpływ zapylenia nasion kwasem β -aminomasłowym (BABA) na wzrost, parametry fizjologiczne i biochemiczne siewek o zróżnicowanej tolerancji stresu abiotycznego, które hodowano w warunkach bez stresu i stresu. W warunkach stresowych wzrost sadzonek ryżu był mniejszy w porównaniu z roślinami kontrolnymi. Po „primingu” wzrost siewek zwiększył się zarówno w warunkach bez stresu, jak i stresu.

Egger i Koschier (2014) stwierdzili, że stadia larwalne *Frankliniella occidentalis* Pergande powodują silniejsze uszkodzenia niż formy dorosłe. Sztuczne stosowanie jasmonianu metylu i cis-jasmonu powstrzymywało larwy przed żerowaniem. Riefler i Koschier (2009) wykazali, że pewne związki chemiczne stosowane na rośliny żywicielskie mogą powodować, że larwy wciornastka tytoniowca (*Thrips tabaci* Lindeman) opuszczają traktowaną roślinę wcześniej podczas ich rozwoju, zmniejszając w ten sposób uszkodzenia. Odnotowali też zwiększone opuszczanie roślin przez szkodniki (30%) po zastosowaniu jasmonanów, podczas gdy rośliny kontrolne opuściło około 10% larw. Ich badania są innowacyjne i pokazują zachowanie larw po sztucznym zastosowaniu lotnych związków organicznych. Jasmonian metylu i cis-jasmon wykazują działanie odstraszające na larwy drugiego stadium wciornastka zachodniego (*Frankliniella occidentalis* Pergande) i powodują, że larwy opuszczają rośliny fasoli. Scholz i in. (2009) oraz Wang i in. (2010) twierdzą, że aplikacja jasmonianu metylu indukuje wzrost produkcji różnych metabolitów wtórnych u kilku gatunków roślin, np. alkaloidu pilokarpiny w liściach protoślinu pierzastego *Pilocarpus jaborandi* Holmes, N-(E)-4-kumarylo-piprescyny i N-(E)-4-kumoilagmatyny w liściach jęczmienia, saponiny u czarnuszki siewnej (*Nigella sativa* L.) lub zawartość artemizyniny seskwiterpenowej u bylicy rocznej (*Artemisia annua* L.).

W eksperymentach własnych rośliny kontrolne uwalniały tylko śladowe ilości lotnych związków organicznych. Takie wartości sugerują, że rośliny niepoddane stresowi nie są aktywne w produkcji lotnych komponentów. Agelopoulos i in. (2000) udowodnili natomiast, że zdrowe rośliny ziemniaka mogą emitować duże ilości związków, jak β -kariofilen lub (E)- β -farnezen.

6. WNIOSKI

1. Rośliny kukurydzy po aplikacji elicytorów wydzieliły 15 lotnych związków organicznych w fazie BBCH 18 – 25, tj. (Z)-3-heksenal, (E)-2-heksenal, (Z)-3-heksen-1-ol, (E)-2-heksen-1-ol, octan (Z)-3-heksen-1-yl, octan 1-heksylu, (Z)-ocimen, linalol, octan benzylu, salicylan metylu, indol, antranilan metylu, octan geranylu, β -kariofilen, (E)- β -farnezen.
2. Lotne związki organiczne zielonego liścia były emitowane przez rośliny niemal natychmiast po pojedynczej aplikacji obydwu elicytorów, a ich największa emisja została odnotowana w dniu trzecim.
3. Synteza takich komponentów, jak (Z)-ocimenu, linaloluu, octanu benzylu, salicylanu metylu, indolu, β -kariofilenu i (E)- β -farnezenu wzrastała stopniowo. Po pojedynczej aplikacji jasmonianu metylu emisja linalolu, octanu benzylu, salicylanu metylu i indolu osiągnęła kulminację w szóstym dniu. Uwalnianie β -kariofilenu i (E)- β -farnezenu było największe w trzecim dniu po zastosowaniu elicytorów. W odniesieniu do Z-jasmonu najsilniejszą reakcję roślin po pojedynczej aplikacji zaobserwowano dla (Z)-ocimenu, linalolu, octanu benzylu, salicylanu metylu, indolu, antranilanu metylu i (E)- β -farnezen w trzecim dniu. Octan geranylu i β -kariofilen był natomiast najsilniej emitowany w dniu szóstym.
4. Aplikacja jasmonianu metylu stymulowała rośliny do silniejszej reakcji niż Z-jasmon.
5. Ponowna aplikacja elicytorów skutkowałą wzmożoną emisją lotnych związków organicznych co dowodzi wystąpieniu zjawiska „primingu”.
6. Rośliny kontrolne na które nie aplikowano elicytorów wydzielały tylko minimalne ilości lotnych komponentów zarówno w fazie BBCH 18 oraz 25.
7. Stosowanie obydwu elicytorów oddzielnie na testowane rośliny pobudziło mechanizm obronny kukurydzy.

7. STRESZCZENIE

WPLYW ELICYTORÓW (JASMONIANU METYLU I Z-JASMONU) NA IDUKCJĘ REAKCJI OBRONNEJ KUKURYDZY

Kukurydza została przywieziona do Europy prawdopodobnie przez Krzysztofa Kolumba. Obecnie jest obok pszenicy i ryżu trzecią z najważniejszych roślin uprawnych w skali całego świata.

Ochrona przed szkodnikami jest ważnym zabiegiem w uprawie wielu roślin, w tym kukurydzy, gdyż średnie straty powodowane przez owady wynoszą około 20-30%. Najbardziej popularną metodą ochrony tej rośliny jest metoda chemiczna. Jednak powszechność wykorzystywania wielu środków ochrony roślin, obok sporych korzyści, ma również wady. Działanie środków ochrony niweluje szkodniki, ale wpływa także na organizmy pożyteczne w sposób negatywny. Ponadto preparaty chemiczne nie są w stanie wyeliminować szkodnika całkowicie i w efekcie jakiś procent populacji owadów pozostaje żywa. Największym problemem jest jednak uodpornienie się szkodników na formuły chemiczne.

Poszukuje się więc alternatywnych metod walki ze szkodnikami, gdzie jedną z takich metod może być wykorzystanie lotnych związków organicznych (LZO), które działają bezpośrednio na agresora lub pośrednio przywabiają wrogów naturalnych. Niektóre syntetyczne związki, jak Z-jasmon i jasmonian metylu są ważne z punktu widzenia aktywacji mechanizmu obronnego roślin, który skierowany jest przeciwko roślinożercom. Ich aplikacja na rośliny uprawne może powodować większą emisję LZO. Zjawisko „primingu”, który oznacza przygotowanie/gotowość roślin do obrony, może mieć tutaj olbrzymie znaczenie. Przywołując tzw. „pamięć primingową” rośliny są przygotowywane do szybszej reakcji na stres. „Priming” może być indukowany przez związki chemiczne (np. kwas b-aminomasłowy, kwas salicylowy, kwas pipecolowy, kwas jasmonowy lub lotne związki organiczne), patogeny czy roślinożerne owady. Istnieje potrzeba poszukiwania nowych i przyjaznych środowisku metod walki z agrofagami, gdzie właśnie „priming” daje takie możliwości.

W eksperymentach własnych zaobserwowano znaczące różnice w wydzielaniu LZO po aplikacji dwóch elicytorów (jasmonianu metylu i Z-jasmonu) przez rośliny kukurydzy w fazie BBCH 18 - 25. Ponadto emisja LZO była zdecydowanie większa po zastosowaniu elicytorów niż w odniesieniu do roślin kontrolnych. Wszystkie testowane rośliny kukurydzy wydzieliły w sposób powtarzalny ilościowo taki sam bukiet zapachowy LZO. Składał się on z 15 komponentów: (Z)-3-heksenal,

(E)-2-heksenal, (Z)-3-heksen-1-ol, (E)-2-heksen-1-ol, octan (Z)-3-heksen-1-yl, octan 1-heksylu, (Z)-ocimen, linalol, octan benzylu, salicylan metylu, indol, antranilan metylu, octan geranylu, β -kariofilen, (E)- β -farnezen).

Jasmonian metylu powodował silniejszą reakcję roślin w porównaniu do Z-jasmonu, co objawiało się silniejszą produkcją LZO. Ponadto ponowna aplikacja elicytorów w dniu poprzedzającym dzień „3”, „6” i „9” wpływała na zwiększoną emisję związków. Rośliny kontrolne uwalniały tylko śladowe ilości lotnych związków organicznych.

8. SUMMARY

THE EFFECT OF METHYL JASMONATE AND Z-JASMONE ELICITORS ON TRIGGERING THE DEFENSE MECHANISMS OF MAIZE

Maize was brought to Europe probably by Christopher Columbus. Currently, next to wheat and rice, it is the third of the most important crops in the world.

Protection against pests is an important procedure in the cultivation of many plants, including maize, as the average losses caused by insects are around 20-30%. The most popular method of protecting this plant is the chemical method. However, the common use of many plant protection products, apart from considerable benefits, also have disadvantages. Plant protection eliminates pests, but also may affect the beneficial organisms. In addition, chemicals are unable to eliminate the pest completely and as a result some percent of the insect population remains alive. The largest problem that occur is resistance of pests on chemical formulas.

So, the alternative methods of pest control are needed, where one may include the use of volatile organic compounds (VOCs) that act directly on the aggressor or indirectly by attracting natural enemies. Some synthetic compounds, such as Z-jasmon and methyl jasmonate, are important, because they activate the plant's defense mechanism, which is directed against herbivores. Their application on crops may cause higher VOCs emissions. The phenomenon of "priming", which means the preparation/readiness of plants to defend, may have a huge significance. Plants are prepared to recall "priming memory" for a faster response to stress. "Priming" can be induced by chemical compounds (e.g. b-aminobutyric acid, salicylic acid, pipercolic acid, jasmonic acid or volatile organic compounds), pathogens or herbivorous insects. There is a need for new and environmentally friendly methods of pest control, where "priming" gives such opportunities.

In own experiments, significant differences were observed in VOCs emission after application of two elicitors (methyl jasmonate and Z-jasmon) by corn plants in phase BBCH 18-25. In addition, VOCs emissions was definitely higher after applying elicitors than in control plants. All corn plants tested quantitatively produced the same VOCs bouquet. It consisted of 15 components: (Z)-3-hexenal, (E)-2-hexenal, (Z)-3-hexene-1-ol, (E)-2-hexene-1-ol, (Z)-3-hexene-1-yl acetate, 1-hexyl acetate,

(Z)-ocimene, linalool, benzyl acetate, methyl salicylate, indole, methyl anthranilate, geranyl acetate, β -caryophyllene, (E)- β -farnesene. Methyl jasmonate caused a stronger reaction of plants in comparison to Z-jasmon, where stronger VOCs production was observed. In addition, the re-application of the elicitors on the day preceding days "3", "6" and "9" affected the increased emission of compounds. The control plants released only small amounts of volatile organic compounds.

9. BIBLIOGRAFIA

1. Adamczyk J., Rogacki J., Cygert H. 2010. Postęp w hodowli kukurydzy w Polsce Artykuł przeglądowy. *Acta Sci. Pol., Agricultura* 9(4): 85-91.
2. Adarkwah C., Obeng-Ofori D., Büttner C., Reichmuth C., Schoeller M. 2012. Potential of *Lariophagus distinguendus* (Förster) (Hymenoptera: Pteromalidae) to suppress the maize weevil *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae) in bagged and bulk stored maize. *Biol. Control* 60: 175-181.
3. Adesemoye A.O., Kloepper J.W. 2009. Plant–microbes interactions in enhanced fertilizer-use efficiency. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 85: 1–12.
4. Agelopoulos N.G., Chamberlain K., Pickett J.A. 2000. Factors effecting volatile emission of intact potato plants, *Solanum tuberosum*: variability of quantities and stability of ratios. *J. Chem. Ecol.* 26: 497-511.
5. Ameye M., Audenaert K., De Zutter N., Steppe K., Van Meulebroek L., Vanhaecke L., De Vleeschauwer D., Haesaert G., Smagghe G. 2015. Priming of wheat with the green leaf volatile Z-3-hexenyl acetate enhances defense against *Fusarium graminearum* but boosts deoxynivalenol production. *Plant Physiol.* 167: 1671–1684.
6. Arimura G., Matsui K., Takabayashi J. 2009. Chemical and molecular ecology of herbivore-induced plant volatiles: proximate factors and their ultimate functions. *Plant Cell Physiol.* 50: 911–923.
7. Arimura G., Shiojiri K., Karban R. 2010. Acquired immunity to herbivory and allelopathy caused by airborne plant emissions. *Phytochemistry* 71: 1642–1649.
8. Arimura G.I., Garms S., Maffei M., Bossi S., Schulze B., Leitner M., Mithoefer A., Boland W. 2008a. Herbivore-induced terpenoid emission in *Medicago truncatula*: concerted action of jasmonate, ethylene and calcium signaling. *Planta* 227: 453–464.
9. Arimura G.I., Kopke S., Kunert M., Volpe V., David A., Brand P., Dabrowska P., Maffei M.E., Boland W. 2008b. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves: IV. Diurnal and nocturnal damage differentially initiate plant volatile emission. *Plant Physiol.* 146: 965–973.

10. Atkinson N.J., Urwin P.E. 2012. The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *J. Exp. Bot.* 63: 3523–3543.
11. Avilla C., González-Zamora J.E. 2010. Monitoring resistance of *Helicoverpa armigera* to different insecticides used in cotton in Spain. *Crop Prot.* 29: 100–103.
12. Babikova Z., Gilbert L., Bruce T.J.A., Birkett M., Caulfield J.C., Woodcock C., Pickett J.A., Johnson D. 2013. Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecol. Lett.* 16: 835–843.
13. Baenas N., Villaño D., García-Viguera C., Moreno D.A. 2016. Optimizing elicitation and seed priming to enrich broccoli and radish sprouts in glucosinolates. *Food Chem.* 204: 314–319.
14. Balmer A., Pastor V., Gamir J., Flors V., Mauch-Mani B. 2015. The ‘prime-ome’: towards a holistic approach to priming. *Trends Plant Sci.* 20(7): 443–452.
15. Basit M., Sayyed A.H., Saleem M.A., Saeed S. 2011. Cross-resistance, inheritance and stability of resistance to acetamiprid in cotton whitefly, *Bemisia tabaci* Genn (*Hemiptera: Aleyrodidae*). *Crop Prot.* 30: 705–712.
16. Beres P. 2007. Mszyce na zbożach, 78–83 ss. W: Poradnik sygnalizatora ochrony zbóż (F. Walczak, ed.). Opracowanie zbiorowe, Instytut Ochrony Roślin, Poznań, 111 ss.
17. Beres P.K., Mrówczyński M. 2013. Metodyka integrowanej ochrony kukurydzy dla producentów, 51 ss.
18. Beyaert I., Hilker M. 2014. Plant odour plumes as mediators of plant–insect interactions. *Biol. Rev.* 89(1): 68–81.
19. Blanch G.P., Flores G., del Castillo M.L.R. 2011. Influence of methyl jasmonate in conjunction with ethanol on the formation of volatile compounds in berries belonging to the *Rosaceae*. *Postharvest Biol. Technol.* 62: 168–178.
20. Błochowiak A. 2004. Urazek - zagrożeniem upraw kukurydzy w Polsce? *Ochrona Roślin* 9: 14.
21. Brillì F., Ciccioli P., Frattoni M., Prestininzi M., Spanedda A.F., Loreto F. 2009. Constitutive and herbivore-induced monoterpenes emitted by *Populus × euramericana* leaves are key volatiles that orient *Chrysomela populi* beetles. *Plant Cell Environ.* 32: 542–552.
22. Bruce T.J.A., Martin J.L., Pickett J.A., Pye B.J., Smart L.E., Wadhams L.J. 2003. Cis-jasmone treatment induces resistance in wheat plants against the grain aphid, *Sitobion avenae* (Fabricius) (*Homoptera: Aphididae*). *Pest Manag. Sci.* 59: 1031–1036.

23. Bruce T.J.A., Pickett J.A. 2011. Perception of plant volatile blends by herbivorous insects - finding the right mix. *Phytochemistry* 72: 1605–1611.
24. Brunissen L., Vincent C., Le Roux V., Giordanengo P. 2010. Effects of systemic potato response to wounding and jasmonate on the aphid *Macrosiphum euphorbiae* (*Sternorrhyncha: Aphididae*). *J. Appl. Entomol.* 134(7): 562–571.
25. Cairns J.E., Hellin J., Sonder K., Araus J.L., MacRobert J.F., Thierfelder Ch., Prasanna B.M. 2013. Adapting maize production to climate change in sub-Saharan Africa. *Food Sec.* 5: 345–360.
26. Cao S.F., Zheng Y.H., Yang Z.F., Tang S.S., Wang K.T., Wang X.M. 2008. Effect of methyl jasmonate on *inhibition* of *Colletotrichum acutatum* infection in loquat fruit and the possible mechanism. *Postharvest Biol. Technol.* 49: 301–307.
27. Caparros Megido R., De Backer L., Ettaïb R. Brostaux Y., Fauconnier M.-L., Delaplace P., Lognay G., Belkadhi M.S., Haubruge E., Francis F., Verheggen F.J. 2014. Role of larval host plant experience and solanaceous plant volatile emissions in *Tuta absoluta* (*Lepidoptera: Gelechiidae*) host finding behavior. *Arthropod-Plant Inte.* 8: 293–304.
28. Casado D., Cemenó C., Avilla J., Riba M. 2006. Day-night and phenological variation of apple tree volatiles and electroantennogram responses in *Cydia pomonella* (*Lepidoptera: Tortricidae*). *Environ. Entomol.* 35: 258–267.
29. Cascone P., Iodice L., Maffei M.E., Bossi S., Arimura G., Guerrieri E. 2015. Tobacco overexpressing β -ocimene induces direct and indirect responses against aphids in receiver tomato plants. *J. Plant Physiol.* 173: 28–32.
30. Chamberlain K., Khan Z.R., Pickett J.A., Toshova T., Wadhams L.J. 2006. Diel periodicity in the production of green leaf volatiles by wild and cultivated host plants of stemborer moths, *Chilo partellus* and *Busseola fusca*. *J. Chem. Ecol.* 32: 565–577.
31. Chen J., Zou X., Liu Q., Wang F., Feng W., Wan N. 2014. Combination effect of chitosan and methyl jasmonate on controlling *Alternaria alternata* and enhancing activity of cherry tomato fruit defense mechanisms. *Crop Prot.* 56: 31-36.
32. Chen M.S. 2008. Inducible direct plant defense against insect herbivores: a review. *Insect Sci.* 15: 101–114.
33. Cheong J.-J., Choi Y.D. 2003. Methyl jasmonate as a vital substance in plants. *Trends Genet.* 19(7): 409-413.

34. Choi H. K., Song G.C., Yi H.-S., Ryu Ch.-M. 2014. Field evaluation of the bacterial volatile derivative 3-pentanol in priming for induced resistance in pepper. *J. Chem. Ecol.* 40: 882–892.
35. Christou A., Filippou P., Manganaris G.A., Fotopoulos V. 2014. Sodium hydrosulfide induces systemic thermotolerance to strawberry plants through transcriptional regulation of heat shock proteins and aquaporin. *BMC Plant Biol.* 14: 42.
36. Conrath U. 2011. Molecular aspects of defence priming. *Trends Plant Sci.* 16(10): 524–531.
37. Conrath U., Beckers G.J.M., Langenbach C.J.G., Jaskiewicz M.R. 2015. Priming for enhanced defense. *Annu. Rev. Phytopathol.* 53: 97–119.
38. Copolovici L., Kännaste A., Pazouki L., Niinemets Ü. 2012. Emissions of green leaf volatiles and terpenoids from *Solanum lycopersicum* are quantitatively related to the severity of cold and heat shock treatments. *J. Plant Physiol.* 169: 664–672.
39. Copolovici L., Kännaste A., Rimmel T., Niinemets Ü. 2014. Volatile organic compound emissions from *Alnus glutinosa* underinteracting drought and herbivory stresses. *Environ. Exp. Bot.* 100: 55–63.
40. Copolovici L., Kännaste A., Rimmel T., Vislap V., Niinemets Ü. 2011. Volatile emissions from *Alnus glutinosa* induced by herbivory are quantitatively related to the extent of damage. *J. Chem. Ecol.* 37: 18–28.
41. Croteau R., Kutchan T.M., Lewis N.G. 2000. Natural products (secondary metabolites). In: Buchanan, B., Gruissem, W., Jones, R. (Eds.), *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. Ame. Soc. Plant Physiol., Rockville, MD, pp. 1250–1318.
42. Dang X., Hu Ch., Chen Z., Wang S., Hu S. 2012. Electrochemical characteristics of cis-jasmone in acid media at multi-wall carbon nanotube-Nafion composite film modified electrode and its analytical application. *Electrochim. Acta* 81: 239–245.
43. Das A., Lee S.-H., Hyun T.K., Kim S.-W., Kim J.-Y. 2013. Plant volatiles as method of communication. *Plant Biotechnol. Rep.* 7: 9–26.
44. Degen T., Dillmann C., Marion-Poll F., Turlings T.C.J. 2004. High genetic variability of herbivore-induced volatile emission within a broad range of maize inbred lines. *Plant Physiol.* 135: 1928–1938.
45. Delphia C.M., Rohr J.R., Stephenson A.G., De Moraes C.M., Mescher M.C. 2009. Effects of genetic variation and inbreeding on volatile production in a field

46. Derera J., Pixley Ke.V., Giga D.P., Makanda I. 2014. Resistance of maize to the maize weevil: III. Grain weight loss assessment and implications for breeding. *J. Stored Prod. Res.* 59: 24-35.
47. Dervinis Ch., Frost Ch.J., Lawrence S.D., Novak N.G., Davis J.M. 2010. Cytokinin primes plant responses to wounding and reduces insect performance. *J. Plant Growth Regul.* 29: 289–296.
48. Dicke M. 2009. Behavioural and community ecology of plants that cry for help. *Plant Cell Environ* 32: 654–665.
49. Dicke M., Baldwin I.T. 2010. The evolutionary context for herbivoreinduced plant volatiles: beyond the ‘cry for help’. *Trends Plant Sci.* 15: 167–175.
50. Dicke M., Loreto F. 2010. Induced plant volatiles: from genes to climate change. *Trends Plant Sci.* 15(3): 115-117.
51. Dicke M., van Loon J.J.A., Soler R. 2009. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. *Nat. Chem. Biol.* 5: 317–324.
52. Dudareva N., Klempien A., Muhlemann J.K., Kaplan I. 2013. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytol.* 198: 16–32.
53. Dudareva, N., Pichersky, E., 2008. Metabolic engineering of plant volatiles. *Curr. Opin. Biotech.* 19: 181–189.
54. Egger B., Koschier E.H. 2014. Behavioural responses of *Frankliniella occidentalis* Pergande larvae to methyl jasmonate and cis-jasmone. *J. Pest Sci.* 87: 53–59.
55. Egger B., Koschier E.H. 2014. Behavioural responses of *Frankliniella occidentalis* Pergande larvae to methyl jasmonate and cis-jasmone. *J. Pest Sci.* 87: 53–59.
56. El-Sayed A.M., Mitchell V.J., McLaren G.F., Manning L.M., Bunn B., Suckling D.M. 2009. Attraction of New Zealand flower *Thrips*, *Thrips obscuratus*, to cis-jasmone, a volatile identified from Japanese honeysuckle flowers. *J. Chem. Ecol.* 35: 656–663.
57. Erb M., Veyrat N., Robert Ch.A.M., Xu H., Frey M., Ton J., Turlings T.C.J. 2015. Indole is an essential herbivore-induced volatile priming signal in maize. *Nat. Commun.* 6: 6273.
58. Fontana A., Reichelt M., Hempel S., Gershenson J., Unsicker S.B. 2009. the effects of arbuscular mycorrhizal fungi on direct and indirect defense metabolites of *Plantago lanceolata* L. *J. Chem. Ecol.* 35: 833–843.

59. Frost C.J., Mescher M.C., Carlson J.E., De Moraes C.M. 2008. Plant defense priming against herbivores: getting ready for a different battle. *Plant Physiol.* 146: 818–824.
60. Gamir J., Pastor V., Cerezo M., Flors V. 2012. Identification of indole-3-carboxylic acid as mediator of priming against *Plectosphaerella cucumerina*. *Plant Physiol. Bioch.* 61: 169–179.
61. Gamir J., Sánchez-Bel P., Flors V. 2014. Molecular and physiological stages of priming: how plants prepare for environmental challenges. *Plant Cell Rep.* 33: 1935–1949.
62. Gaquerel E., Weinhold A., Baldwin I.T. 2009. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (*Lepidoptera*, *Sphingidae*) and its natural host *Nicotiana attenuata*. VIII. An unbiased GCxGC-ToFMS analysis of the plant's elicited volatile emissions. *Plant Physiol.* 149: 1408–1423.
63. García-Brugger A., Lamotte O., Vandelle E., Bourque S., Lecourieux D., Poinssot B., Wendehenne D., Pugin, A. 2006. Early signaling events induced by elicitors of plant defenses. *Mol. Plant Microbe In.* 19: 711–724.
64. Gfeller A., Laloux M., Barsics F., Kati D.E., Haubruge E., du Jardin P., Verheggen F.J., Lognay G., Wathelet J.P., Fauconnier M.L. 2013. Characterization of volatile organic compounds emitted by barley (*Hordeum vulgare* L.) roots and their attractiveness to wireworms. *J. Chem. Ecol.* 39(8): 1129–1139.
65. Girling R.D., Stewart-Jones A., Dherbecourt J., Staley J.T., Wright D.J., Poppy G.M. 2011. Parasitoids select plants more heavily infested with their caterpillar hosts: a new approach to aid interpretation of plant headspace volatiles. *Proc. Biol. Sci.* 278: 2646–2653.
66. Girón-Calva P.S., Li T., Koski T.-M., Klemola T., Laaksonen T., Huttunen L., Blande J.D. 2014. A role for volatiles in intra- and inter-plant interactions in birch. *J. Chem. Ecol.* 40: 1203–1211.
67. Girón-Calva P.S., Molina-Torres J., Heil M. 2012. Volatile dose and exposure time impact perception in neighboring plants. *J. Chem. Ecol.* 38: 226–228.
68. Glinwood R., Ahmed E., Qvarfordt E., Ninkovic V., Pettersson J. 2009. Airborne interactions between undamaged plants of different cultivars affect insect herbivores and natural enemies. *Arthropod-Plant Inte.* 3: 215–224.
69. GUS 2015. Produkcja upraw rolnych i ogrodnich w 2014 r. Materiały źródłowe, Warszawa, 81 ss.

70. Hao Z., Fayolle L., van Tuinen D., Chatagnier O., Li X., Gianinazzi S., Gianinazzi-Pearson V. 2012. Local and systemic mycorrhiza-induced protection against the ectoparasitic nematode *Xiphinema index* involves priming of defense gene responses in grapevine. *J. Exp. Bot.* 63: 3657–3672.
71. Hare J.D., Sun J.J. 2011. Production of induced volatiles by *Datura wrightii* in response to damage by insects: effect of herbivore species and time. *J. Chem. Ecol.* 37: 751–764.
72. Hasanuzzaman M., Nahar K., Alam M., Roychowdhury R., Fujita M. 2013. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants. *Int. J. Mol. Sci.* 14: 9643–9684.
73. Hegde M., Oliveira J.N., da Costa J.G., Loza-Reyes E., Bleicher E., Santana A.E.G, Caulfield J.C., Mayon P., Dewhirst S.Y., Bruce T.J.A., Pickett J.A., Birkett M.A. 2012. Aphid antixenosis in cotton is activated by the natural plant defence elicitor cis-jasmone. *Phytochemistry* 78: 81–88.
74. Heil M., Adame-Álvarez R.M. 2010. Short signalling distances make plant communication a soliloquy. *Biol. Lett.* 6: 843–845.
75. Heil M., Karban R. 2010. Explaining evolution of plant communication by airborne signals *Trends Ecol Evol* 25(3): 137–44.
76. Heil M., Karban R. 2010. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends Ecol. Evol.* 25: 137–144.
77. Heil, M., Silva Bueno, J.C., 2007. Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 104: 5467–5472.
78. Hilker M., Meiners T. 2011. Plants and insect eggs: how do they affect each other? *Phytochemistry* 72: 1612–1623.
79. Holopainen J.K., Gershenzon J. 2010. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. *Trends Plant Sci.* 15: 176–184.
80. Horbowicz M., Kosson R., Wiczowski W., Koczkodaj D., Mitrus J. 2011. The effect of methyl jasmonate on accumulation of 2-phenylethylamine and putrescine in seedlings of common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Acta Physiol. Plant.* 33: 897–903.
81. Huang M., Sanchez-Moreiras A.M., Abel C., Sohrabi R., Lee S., Gershenzon J., Tholl D. 2012. The major volatile organic compound emitted from *Arabidopsis thaliana* flowers, the sesquiterpene (E)- β -caryophyllene, is a defense against a bacterial pathogen. *New Phytol.* 193(4): 997–1008.

82. Hung R., Lee S., Bennett J.W. 2015. Fungal volatile organic compounds and their role in ecosystems. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 99: 3395–3405.
83. Imbiscuso G., Trotta A., Maffei M., Bossi S. 2009. Herbivory induces a ROS burst and the release of volatile organic compounds in the fern *Pteris vittata* L. *J. Plant Interact.* 4: 15–22.
84. Islam M.M., Hoque M.A., Okuma E., Banu M.N., Shimoishi Y., Nakamura Y., Murata Y. 2009. Exogenous proline and glycinebetaine increase antioxidant enzyme activities and confer tolerance to cadmium stress in cultured tobacco cells. *J. Plant Physiol.* 166: 1587–1597.
85. Jisha K.Ch., Puthur J.T. 2016. Seed priming with beta-amino butyric acid improves abiotic stress tolerance in rice seedlings. *Rice Sci.* 23(5): 242–254.
86. Kandel E.R., Dudai Y., Mayford M.R. 2014. The molecular and systems biology of memory. *Cell* 157: 163–186.
87. Kaniuczak Z., Pruszyński S. 2007. Integrowana produkcja kukurydzy. Opracowanie zbiorowe, 78 ss.
88. Kant M.R., Bleeker P.M., Van Wijk M., Schuurink R.C., Haring M.A. 2009. Plant volatiles in defense. In: Van Loon, L.C. (Ed.), *Advances in Botanical Research*. Academic Press LTD–Elsevier Science LTD, pp. 613–666.
89. Karban R. 2011. The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Funct. Ecol.* 25: 339–347.
90. Karban R., Shiojiri K. 2009. Self-recognition affects plant communication and defense. *Ecol. Lett.* 12: 502–506.
91. Karnkowski W. 2001. *Glischrochilus quadrisignatus* Say (*Col.*, *Nitidulidae*) - nowy szkodnik kukurydzy w Polsce. *Ochrona Roślin* 9/10: 34–36.
92. Kaszkowiak E., Kaszkowiak J. 2011. Wykorzystanie ziarna kukurydzy na cele energetyczne. *Inżynieria i Aparatura Chemiczna* 3: 35–36.
93. Kergunteuil A., Dugravot S., Danner H., van Dam N.M., Cortesero A.M. 2015. Characterizing volatiles and attractiveness of five *Brassicaceous* plants with potential for a ‘push-pull’ strategy toward the cabbage root fly, *Delia radicum*. *J. Chem. Ecol.* 41: 330–339.
94. Khan H.A.A., Shad S.A., Akram W. 2013. Resistance to new chemical insecticides in the house fly, *Musca domestica* L., from dairies in Punjab, Pakistan. *Parasitol. Res.* 112: 2049–2054.

95. Kigathi R.N., Unsicker S.B., Reichelt M., Kesselmeier J., Gershenzon J., Weisser W.W. 2009. Emission of volatile organic compounds after herbivory from *Trifolium pratense* (L.) under laboratory and field conditions. *J. Chem. Ecol.* 35: 1335–1348.
96. Kim H.S., Juvik J.A. 2011. Effect of selenium fertilization and methyl jasmonate treatment on glucosinolate accumulation in broccoli florets. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 136: 239–246.
97. Kim J., Felton G.W. 2013. Priming of antiherbivore defensive responses in plants. *Insect Sci.* 20: 273–285.
98. Klemola T., Ammuntet T., Andersson T., Klemola N., Ruohomaki K. 2012. Larval parasitism rate increases in herbivore-damaged trees: a field experiment with cyclic birch feeding moths. *Oikos* 121: 1525–1531.
99. Kljajic, P., Peric, I., 2006. Susceptibility to contact insecticide of granary weevil *Sitophilus granarius* (L.) (*Coleoptera: Curculionidae*) originating from different locations in the former Yugoslavia. *J. Stored Prod. Res.* 42: 149–161.
100. Kumar S., Pandey P., Maheshwari D.K. 2009. Reduction in dose of chemical fertilizers and growth enhancement of sesame (*Sesamum indicum* L.) with application of rhizospheric competent *Pseudomonas aeruginosa* LES4. *Eur. J. Soil Biol.* 45: 334–340.
101. Kupfer S., Schröder G. 2015. Untersuchungen zum gezielten Einsatz von Insektiziden gegen den Rapsglanzkäfer (*Meligethes aeneus*) in der landwirtschaftlichen Praxis des Landes Brandenburg im Zeitraum von 2006 bis 2014. *Gesunde Pflanzen* 67: 59–73.
102. Li T., Hu Y., Du X., Tang H., Shen Ch., Wu J. 2014. Salicylic acid alleviates the adverse effects of salt stress in *Torreya grandis* cv. *merrillii* seedlings by activating photosynthesis and enhancing antioxidant systems. *PLoS ONE* 9: e109492.
103. Li X., Takahashi T., Suzuki N., Kaiser H.M. 2011. The impact of climate change on maize yields in the United States and China. *Agr. Syst.* 104: 348–353.
104. Loreto F., Pollastri S., Fineschi S., Velikova V. 2014. Volatile isoprenoids and their importance for protection against environmental constraints in the Mediterranean area. *Environ. Exp. Bot.* 103: 99–106.
105. Loreto F., Schnitzler J. 2010. Abiotic stresses and induced BVOCs. *Trends Plant Sci.* 15: 154–166.
106. Maffei M.E. 2010. Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. *S. Afr. J. Bot.* 76(4): 612–631.

107. Maffei M.E., Gertsch J, Appendino G. 2011. Plant volatiles: production, function and pharmacology. *Nat. Prod. Rep.* 28: 1359–1380.
108. Magalhães D.M., Borges M., Laumann R.A., Sujii E.R., Mayon P., Caulfield J.C., Midega C.A.O., Khan Z.R., Pickett J.A., Birkett M.A., Blassioli-Moraes M.C. 2012. Semiochemicals from herbivory induced cotton plants enhance the foraging behaviour of the cotton boll weevil, *Anthonomus grandis*. *J. Chem. Ecol.* 38: 1528–1538.
109. Malinowska E., Jankowski K., Wyrębek H., Truba M. 2015. Struktura sprzedaży i zużycia środków ochrony roślin w Polsce w latach 2000 - 2012. *Zesz. Nauk. Uniwersytetu Przyrodniczo - Humanistycznego w Siedlcach, Seria: Administracja i Zarządzanie*, 104(31): 173-185.
110. Martin D.M., Gershenzon J., Bohlmann J. 2003. Induction of volatile terpene biosynthesis and diurnal emission by methyl jasmonate in foliage of Norway spruce. *Plant Physiol.* 132: 1586–1599.
111. Martinez-Medina A., Flors V., Heil M., Mauch-Mani B., Pieterse C.M.J, Pozo M.J., Ton J., van Dam N.M., Conrath U. 2016. Recognizing plant defense priming. *Trends Plant Sci.* 21(10): 818-822.
112. Matsuura A., Nakamura M. 2014. Development of neonicotinoid resistance in the cotton aphid *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae) in Japan. *Appl. Entomol. Zool.* 49: 535–540.
113. McCormick A.C., Unsicker S.B., Gershenzon J. 2012. The specificity of herbivore-induced plant volatiles in attracting herbivore enemies. *Trends Plant Sci.* 17(5): 303-310.
114. Michalski T. 2005. Z pola do przemysłu. *Agro Serwis* 4: 15–17.
115. Michalski T. 2012. Kukurydza - roślina z przyszłością. Materiały z konferencji: Kukurydza i sorgo – Produkcja, Wykorzystanie, Rynek, Poznań – Dymaczewo Nowe 9-11 maja, 14 ss.
116. Mithöfer A., Boland W. 2012. Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annu. Rev. Plant Biol.* 63: 431–450.
117. Molitor A., Kogel K.H. 2009. Induced resistance triggered by *Piriformospora indica*, *Plant Signal. Behav.* 3: 215-216.
118. Moszczyńska E., Ogórek R., Weber R. 2012. Zbiorowiska grzybów w sianokiszonce, kiszonce z ziarna oraz kiszonce z całych roślin kukurydzy. *Prog. Plant Protect./Post. Ochr. Roślin* 52(2): 377-380.
119. Mrówczyński M., Boroń M., Wachowiak H., Zielińska W. 2009. Atlas szkodników kukurydzy. Opracowanie zbiorowe, Instytut Ochrony Roślin, Poznań, 81 ss.

120. Mukherjee A., Sarkar N., Barik A. 2015. *Momordica cochinchinensis* (Cucurbitaceae) leaf volatiles: semiochemicals for host location by the insect pest, *Aulacophora foveicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Chemoecology* (2015) 25:93–104.
121. Nakayan P., Hameed A., Singh S., Young L.-., Hung M.-H., Young Ch.-Ch. 2013. Phosphate-solubilizing soil yeast *Meyerozyma guilliermondii* CC1 improves maize (*Zea mays* L.) productivity and minimizes requisite chemical fertilization. *Plant Soil* 373: 301–315.
122. Niinemets Ü. 2010. Mild versus severe stress and BVOCs: thresholds, priming and consequences. *Trends Plant Sci.* 15: 145–153.
123. Niinemets Ü., Kännaste A., Copolovici L. 2013. Quantitative patterns between plant volatile emissions induced by biotic stresses and the degree of damage. *Frontiers in Plant Sci.* 4: 262.
124. Ojo J.A., Omoloye A.A. 2012. Rearing the maize weevil, *Sitophilus zeamais*, on an artificial maize-cassava diet. *J. Insect Sci.* 12: 1-9.
125. Pappas M.L., Migkou F., Broufas G.D. 2013. Incidence of resistance to neonicotinoid insecticides in greenhouse populations of the whitefly, *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae) from Greece. *Appl. Entomol. Zool.* 48: 373–378.
126. Peng J., van Loon J.J., Zheng S., Dicke M. 2011. Herbivore-induced volatiles of cabbage (*Brassica oleracea*) prime defense responses in neighbouring intact plants. *Plant Biol.* 13: 276–284.
127. Pérez-Balibrea S., Moreno D.A., García-Viguera C. 2011. Improving the phytochemical composition of broccoli sprouts by elicitation. *Food Chem.* 129: 35–44.
128. Petti C., Reiber K., Ali S.S., Berney M., Doohan F.M. 2012. Auxin as a player in the biocontrol of *Fusarium* head blight disease of barley and its potential as a disease control agent. *BMC Plant Biol.* 12: 224.
129. Piesik D., Paňka D., Jeske M., Wenda-Piesik A., Delaney K.J., Weaver D.K. 2013. Volatile induction of infected and neighbouring uninfected plants potentially influence attraction/repellence of a cereal herbivore. *J. Appl. Entomol.* 137: 296–309.
130. Pięka-Grochala J., Kępczyńska E. 2013. Induction of resistance against pathogens by β -aminobutyric acid, *Acta Physiol. Plant.* 35(6): 1735-1748.
131. Pinto-Zevallos D.M., Martins C.B., Pellegrino A.C., Zarbin P.H.G. 2013. Compostos orgânicos voláteis na defesa induzida das plantas contra insetos herbívoros. *Quim Nova* 36: 1395–1405.

132. Płaskowska E. 2010. Charakterystyka i taksonomia grzybów z rodzaju *Fusarium*. *Mikologia Lekarska* 17(3): 172-176.
133. Poelman E.H., Zheng S.J., Zhang Z., Heemskerk N.M., Cortesero A.M., Dicke M. 2011. Parasitoid-specific induction of plant responses to parasitized herbivores affects colonization by subsequent herbivores. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 108: 19647–19652.
134. Ranson H., N'Guessan R., Lines J., Moiroux N., Nkuni Z., Corbel V. 2011. Pyrethroid resistance in African anopheline mosquitoes: what are the implications for malaria control? *Trends Parasitol.* 27(2): 91-98.
135. Rataj-Guranowska M., Frąckowiak M. 2006. Grzyby patogeniczne kukurydzy z kilku miejscowości województw wielkopolskiego i dolnośląskiego w 2004 roku. *Prog. Plant Protect./Post. Ochr. Roślin* 46(2): 723-726.
136. Reimer-Michalski E.M., Conrath U. 2016. Innate immune memory in plants. *Semin. Immunol.* 28: 319–327.
137. Repčák M., Suvák M. 2013. Methyl jasmonate and *Echinothrips americanus* regulate coumarin accumulation in leaves of *Matricaria chamomilla*. *Biochem. Syst. Ecol.* 47: 38–41.
138. Repčák Miroslav, Suvák Martin 2013. Methyl jasmonate and *Echinothrips americanus* regulate coumarin accumulation in leaves of *Matricaria chamomilla*. *Biochem. Syst. Ecol.* 47: 38–41.
139. Riefler J., Koschier E.H. 2009. Behaviour-modifying activity of eugenol on *Thrips tabaci* Lindeman. *J. Pest Sci.* 82: 115–121.
140. Rohwer C.L., Erwin J.E. 2010. Spider mites (*Tetranychus urticae*) perform poorly on and disperse from plants exposed to methyl jasmonate. *Entomol. Exp. Appl.* 137: 143–152.
141. Roylawar P., Panda S., Kamble A. 2015. Comparative analysis of BABA and *Piriformospora indica* mediated priming of defence-related genes in tomato against early blight. *Physiol. Mol. Plant P.* 91: 88-95.
142. Saddiq B., Shad S.A., Khan H.A.A., Aslam M., Ejaz M., Afzal M.B.S. 2014. Resistance in the mealybug *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (*Homoptera: Pseudococcidae*) in Pakistan to selected organophosphate and pyrethroid insecticides. *Crop Prot.* 66: 29-33.
143. Santino A., Taurino M., De Domenico S., Bonsegna S., Poltronieri P., Pastor V., Flors V. 2013. Jasmonate signaling in plant development and defense response to multiple (a)biotic stresses. *Plant Cell Rep.* 32: 1085–1098.

144. Sarkar N., Mukherjee A., Barik A. 2014. Attraction of *Epilachna dodecastigma* (Coleoptera: Coccinellidae) to *Momordica charantia* (Cucurbitaceae) leaf volatiles. *Canad. Entomol.* doi:10.4039/tce.2014.37.
145. Sato D., Akashi H., Sugimoto M., Tomita M., Soga T. 2013. Metabolomic profiling of the response of susceptible and resistant soybean strains to foxglove aphid *Aulacorthum solani* Kaltenschach. *J. Chromatogr. B: Analyt. Technol. Biomed. Life Sci.* 925: 95–103.
146. Savvides A., Ali S., Tester M., Fotopoulos V. 2016. Chemical priming of plants against multiple abiotic stresses: mission possible? *Trends Plant Sci.* 21(4): 329–340.
147. Sayyed A.H., Patha A.K., Faheem U. 2010. Cross-resistance, genetics and stability of resistance to deltamethrin in a population of *Chrysoperla carnea* from Multan, Pakistan. *Pestic. Biochem. Phys.* 98: 325–332.
148. Scholz M., Lipinski M., Leupold M., Luftmann H., Harig L., Ofir R., Fischer R., Prüfer D., Müller K.J. 2009. Methyl jasmonate induced accumulation of kalopanaxsaponin I in *Nigella sativa*. *Phytochemistry* 70(4): 517–522.
149. Schoonhoven L.M., van Loon J.J.A., Dicke M. 2005. *Insect-plant biology*, 2nd edn. Oxford University Press, UK.
150. Sekhon R.S., Lin H.N., Childs K.L., Hansey C.N., Buell C.R., de Leon N., Kaeppler S.M. 2011. Genome-wide atlas of transcription during maize development. *Plant J.* 66: 553–563.
151. Shad S.A., Sayyed A.H., Fazal S., Saleem M.A., Zaka S.M., Ali M. 2012. Field evolved resistance to carbamates, organophosphates, pyrethroids, and new chemistry insecticides in *Spodoptera litura* Fab. (*Lepidoptera: Noctuidae*). *J. Pest Sci.* 85: 153–162.
152. Shah J. 2009. Plants under attack: systemic signals in defence. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12: 459–464.
153. Shinozaki K., Yamaguchi-Shinozaki K., Seki M. 2003. Regulatory network of gene expression in the drought and cold stress responses. *Curr. Opin. Plant Biol.* 6: 410–417.
154. Shrivastava G., Rogers M., Wszelaki A., Panthee D.R., Chen F. 2010. Plant volatiles-based insect pestmanagement in organic farming. *Crit. Rev. Plant Sci.* 29: 123–133.
155. Smith C.M., Boyko E.V. 2007. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding: current status. *Entomol. Exp. Appl.* 122: 1–16.

156. Smith J.L., De Moraes C.M., Mescher M.C. 2009. Jasmonate- and salicylate-mediated plant defense responses to insect herbivores, pathogens and parasitic plants. *Pest Manag. Sci.* 65: 497–503.
157. Sowiński J., Szyszkowska A., Bodarski R. 2010. Fitotoksyczność linuronu w uprawie współrzędnej kukurydzy z soją pastewną. *Prog. Plant Protect./Post. Ochr. Roślin* 50(1): 317 – 321.
158. Sparks T.C., Nauen R. 2015. IRAC: Mode of action classification and insecticide resistance management. *Pestic. Biochem. Phys.* 121: 122–128.
159. Strapasson P., Pinto-Zevallos D.M., Paudel S., Rajotte E.G., Felton G.W., Zabin P.H.G. 2014. Enhancing plant resistance at the seed stage: low concentrations of methyl jasmonate reduce the performance of the leaf miner *Tuta absoluta* but do not alter the behavior of its predator *Chrysoperla externa*. *J. Chem. Ecol.* 40: 1090–1098.
160. Suleiman R., Williams D., Nissen A., Bern C.J., Rosentrater K.A. 2015. flint corn naturally resistant to *Sitophilus zeamais* infestation? *J. Stored Prod. Res.* 60: 19-24.
161. Szendrei Z., Rodriguez-Saona C. 2010. A meta-analysis of insect pest behavioral manipulation with plant volatiles. *Entomol. Exp. Appl.* 134: 201–210.
162. Szmigiel A., Oleksy A., Frąk P. 2012. Produkcja kukurydzy w województwie małopolskim. *Fragm. Agron.* 29(3): 152–159.
163. Takahashi I., Hara M. 2014. Enhancement of starch accumulation in plants by exogenously applied methyl jasmonate. *Plant Biotechnol. Rep.* 8: 143–149.
164. Tan Ch.-W., Chiang S.-Y., Ravuiwasa K.T., Yadav J., Hwang S.-Y. 2012. Jasmonate-induced defenses in tomato against *Helicoverpa armigera* depend in part on nutrient availability, but artificial induction via methyl jasmonate does not. *Arthropod-Plant Inte.* 6: 531–541.
165. Tariq M., Wright D.J., Bruce T.J.A., Staley J.T. 2013. Drought and root herbivory interact to alter the response of above-ground parasitoids to aphid infested plants and associated plant volatile signals. *PLoS ONE* 8: 69013.
166. Teulon D.A.J., Davidson M.M., Hedderley D.I., James D.E., Fletcher C.D., Larsen L., Green V.C., Perry N.B. 2007. 4-Pyridyl carbonyl and related compounds as thrips lures: effectiveness for onion thrips and New Zealand flower thrips in field experiments. *J. Agr. Food Chem.* 55: 6198–6205.

167. Tholl D., Boland W., Hansel A., Loreto F., Röse U.S.R., Schnitzler J.P. 2006. Practical approaches to plant volatile analysis. *Plant J.* 45(4): 540–560.
168. Thoming G., Knudsen G.K. 2014. Attraction of pea moth *Cydia nigricana* to pea flower volatiles. *Phytochemistry* 100: 66–75.
169. Ton J., D'Alessandro, M., Jourdie V., Jakab G., Karlen D., Held M., Mauch-Mani B., Turlings T.C.J. 2007. Priming by airborne signals boosts direct and indirect resistance in maize. *Plant J.* 49: 16–26.
170. Tong H., Su Q., Zhou X., Bai L. 2013. Field resistance of *Spodoptera litura* Fabricius (*Lepidoptera: Noctuidae*) to organophosphates, pyrethroids, carbamates and four newer chemistry insecticides in Hunan, China. *J. Pest Sci.* 86: 599–609.
171. Toome M., Randjärv P., Copolovici L., Niinemets Ü., Heinsoo K., Luik A., Noe S.M. 2010. Leaf rust induced volatile organic compounds signalling in willow during the infection. *Planta* 232: 235–243.
172. Tratwal A., Bereś P.K., Korbas M., Danielewicz J., Jakubowska M., Horoszewicz-Janka J., Szulc P. 2016. Poradnik sygnalizatora ochrony kukurydzy. Instytut Ochrony Roślin - Państwowy Instytut Ochrony Roślin. Poznań pp. 123 – 127.
173. Trowbridge A.M., Stoy P.C. 2013. BVOC mediated plant–herbivore interactions. In: Niinemets, Ü., Monson, R.K. (Eds.), *Biology, Controls and Models of Tree Volatile Organic Compound Emissions*. Springer, Berlin, pp. 21–46.
174. Unsicker S.B., Kunert G., Gershenzon J. 2009. Protective perfumes: the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores. *Curr. Opin. Plant Biol.* 12(4): 479–485.
175. USDA 2015. World Agricultural Production, October 29 pp.
176. Verheggen F.J., Haubruge E., De Moraes C.M., Mescher M.C. 2013. Aphid responses to volatile cues from turnip plants (*Brassica rapa*) infested with phloem-feeding and chewing herbivores. *Arthropod-Plant Inte.* 7(5): 567–577.
177. Verpoorte R., Alfermann A.W. 2000. *Metabolic Engineering of Plant Secondary Metabolism*. Kluwer Academic Publisher, The Netherlands, pp. 286.
178. Vieira C.R., Moraes M.C.B., Borges M., Sujii E.R., Laumann R.A. 2013. Cis-jasmone indirect action on egg parasitoids (*Hymenoptera: Scelionidae*) and its application in biological control of soybean stink bugs (*Hemiptera: Pentatomidae*). *Biol. Control* 64: 75–82.

179. Vos C., Schouteden N., van Tuinen D., Chatagnier O., Elsen A., De Waele D., Panis B., Gianinazzi-Pearson V. 2013. Mycorrhiza-induced resistance against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* involves priming of defense gene responses in tomato. *Soil Biol. Biochem.* 60: 45–54.
180. Walczak F. 2007. Mszyce na zbożach, 55-60 ss. W: Poradnik sygnalizatora ochrony zbóż (F. Walczak, ed.). Opracowanie zbiorowe, Instytut Ochrony Roślin, Poznań, 111 ss.
181. Walczak F., Mrówczyński M., Pruszyński G., Wachowiak H. 2008. Prognozowanie i sygnalizacja terminów zabiegów ochrony rzepaku przed szkodnikami, 76-77 ss. W: Poradnik sygnalizatora ochrony rzepaku (F. Walczak, ed.). Opracowanie zbiorowe, Instytut Ochrony Roślin, Poznań, 153 ss.
182. Wang H., Guo W.F., Zhang P.J., Wu Z.Y., Liu S.S. 2008. Experience-induced habituation and preference towards non-host plant odors in ovipositing females of a moth. *J. Chem. Ecol.* 34: 330–338.
183. Wang H., Ma C., Li Z., Ma L., Wang H., Ye H., Xu G., Liu B. 2010. Effects of exogenous methyl jasmonate on artemisinin biosynthesis and secondary metabolites in *Artemisia annua* L. *Ind. Crops Prod.* 31(2): 214–218.
184. Wang K., Liao Y., Kan J., Han L., Zheng Y. 2015. Response of direct or priming defense against *Botrytis cinerea* to methyl jasmonate treatment at different concentrations in grape berries. *Int. J. Food Microbiol.* 194: 32–39.
185. Wang K.T., Jin P., Cao S.F., Yang Z.F., Shang H.T., Zheng Y.H. 2009. Methyl jasmonate reduces decay and enhances antioxidant capacity in Chinese bayberries. *J. Agric. Food Chem.* 57: 5809–5815.
186. Wang K.T., Jin P., Han L., Shang H.T., Tang S.S., Rui H.J., Duan Y.F., Kong F.Y., Xu K., Zheng Y.H. 2014. Methyl jasmonate induces resistance against *Penicillium citrinum* in Chinese bayberry by priming of defense responses. *Postharvest Biol. Technol.* 98: 90–97.
187. Wang P., Xing Z.P., Zhang S., Jiang T.T., Tan L.R., Dong S., Gong S.F. 2013. Resistance monitoring to conventional insecticides in brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Hemiptera: Delphacidae) in main rice growing regions in China. *Chin. J. Rice Sci.* 27: 191–197.
188. Wang X., Vignjevic M., Liu F., Jacobsen S., Jiang D., Wollenweber B. 2015. Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat. *Plant Growth Regul.* 75: 677–687.

189. Wang X.L., Xu F., Wang J., Jin P., Zheng Y.H. 2013. *Bacillus cereus* AR156 induces resistance against *Rhizopus* rot through priming of defense responses in peach fruit. *Food Chem.* 136: 401–406.
190. Wasternack C., Forner S., Strnad M., Hause B. 2013. Jasmonates in flower and seed development. *Biochimie* 95: 79-85.
191. Weldegergis B.T., Zhu F., Poelman E.H., Dicke M. 2015. Drought stress affects plant metabolites and herbivore preference but not host location by its parasitoids. *Oecologia* 177: 701–713.
192. Wu J., Baldwin I.T. 2009. Herbivory-induced signalling in plants: perception and action. *Plant Cell Environ.* 32: 1161–1174.
193. Ye M., Song Y., Long J., Wang R., Baerson S.R., Pan Z., Zhu-Salzman K., Xie J., Cai K., Luo S., Zeng R. 2013. Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 110: 3631–3639.
194. Yoneya K., Kugimiya S., Takabayashi J. 2009. Can herbivore-induced plant volatiles inform predatory insect about the most suitable stage of its prey? *Physiol. Entomol.* 34: 379–386.
195. Zhang L., Li J., Rong T., Gao S., Wu F., Xu J., Li M., Cao M., Wang J., Hu E., Liu Y., Lu Y. 2014. Large-scale screening maize germplasm for low-phosphorus tolerance using multiple selection criteria. *Euphytica* 197: 435–446.
196. Zhang X., Liu Xi., Zhu F., Li J., You H., Lu P. 2014. Field evolution of insecticide resistance in the brown planthopper (*Nilaparvata lugens* Stål) in China. *Crop Prot.* 58: 61-66.
197. Zhong Y., Wang B., Yan J., Cheng L., Yao L., Xiao L., Wu T. 2014. DL-β-Aminobutyric acid-induced resistance in soybean against *Aphis glycines* Matsumura (*Hemiptera: Aphididae*). Złotkowski J. 2007. Mszyce na zbożach, 61-68 ss. W: Poradnik sygnalizatora ochrony zbóż (F. Walczak, ed.). Opracowanie zbiorowe, Instytut Ochrony Roślin, Poznań, 111 ss.

10. SPIS FOTOGRAFII, RYCIN I TABEL

10.1. FOTOGRAFIE

- Fot. 1. Larwy drutowców, źródło: Mrówczyński et al. 2013.
- Fot. 2. Uszkodzenia korzenia kukurydzy powodowane przez larwy drutowców, źródło: Mrówczyński et al. 2013.
- Fot. 3. Pędraki w glebie, źródło: Mrówczyński et al. 2014.
- Fot. 4. Larwa rolnicy, źródło: Mrówczyński et al. 2014.
- Fot. 5. Kopulująca para imagines Lenia ogrodowego (*Bibio hortulanus* L.), Źródło: <https://ricosz.flog.pl/wpis/3887771/len-ogrodowy>
- Fot. 6. Larwa Lenia ogrodowego (*Bibio hortulanus* L.) w środowisku żerowania, Źródło: <https://zielonyogrodek.pl/pielęgnacja/ochrona-roslin/7389-rozwiaz-problem-ze-szkodnikami-glebowymi>
- Fot. 7. Larwa Śmietki kielkowiarki (*Delia platura* Meig, Źródło: Mrówczyński et al. 2014.
- Fot. 8. Larwy oraz osobniki dorosłe mszycy czeremchow-zbożowej (*Rhopalosiphum padi* L.), Źródło: https://www.researchgate.net/figure/Bird-cherry-oat-aphid-Rhopalosiphum-padi-The-species-host-alternates-between-grasses_fig3_339044478
- Fot. 9. Samiec Omacnicy prosowianki (*Ostrinia nubilalis* Hbn.), Źródło: <https://i2.wp.com/insektarium.net/wp-content/uploads/2019/02/ost.nubilalis.jpg?ssl=1>
- Fot. 10. Imagines Ploniarki zbożówki (*Oscinella frit* L.), Źródło: <https://www.agro.bayer.com.pl/doradztwo/agrofagi/ploniarka-zbozowka>
- Fot. 11. Imagines Skrzypionki zbożowej (*Oulema melanopa* L.) podczas kopulacji, Źródło: <https://www.ior.poznan.pl/607,skrzypionki>
- Fot. 12. Imagines Urazka kukurydzianego (*Glischrochilus quadrisignatus* Say), Źródło: <https://www.iop.krakow.pl/gatunkiobce/default0003.html?nazwa=opis&id=57&je=pl>
- Fot. 13. Wciornaste zbożowy (*Frankiniellaintosa*) Źródło: <https://www.agro.bayer.com.pl/doradztwo/agrofagi/wciornastek-zbozowy-kwietniczek>
- Fot. 14. Imagines Zmiennika Lucernowca (*Lygus rugulipennis* Popp.) Źródło: <https://kolagen.files.wordpress.com/2010/09/p1080423-1dx.jpg>
- Fot. 15. Imagines Zachodniej stonki kukurydzianej stonki korzeniowej (*Diatraea virgifera virgifera* LeConte) Źródło: <https://3c1703fe8d.site.internapcdn.net/new-man/gfx/news/hires/2017/maizepestexp.jpg>

Fot. 16. Chromatograf gazowy ze spektrometrią mas, GC-MS, Perkin Elmer
(autor: A. Krasieńska).

10.2. SCHEMATY

Schem. 1. Hodowla roślin kukurydzy w warunkach laboratoryjnych (autor
A. Krasieńska)

Schem. 2. Schemat budowy Super Q-Trap (autor: A. Krasieńska)

Schem. 3. Schemat instalacji aparatury do zbierania LZO (autor: A. Krasieńska)

Schem. 4. Schemat pozyskiwania prób do analiz chromatograficznych ze zebra-
nych w Super Q-Trap-ach LZO wydzielanych przez rośliny
(autor: A. Krasieńska)

10.3. RYCINY

Ryc.1. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HAL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$)
przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień
„0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

Ryc. 2. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E-2-HAL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$)
przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień
„0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

Ryc. 3. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HOL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$)
przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień
„0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

Ryc. 4. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E-2-HOL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$)
przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień
„0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

Ryc. 5. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$)
przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień
„0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

Ryc. 6. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie 1-HAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez
rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0”
(kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

Ryc. 7. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-OCI (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez
rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0”
(kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

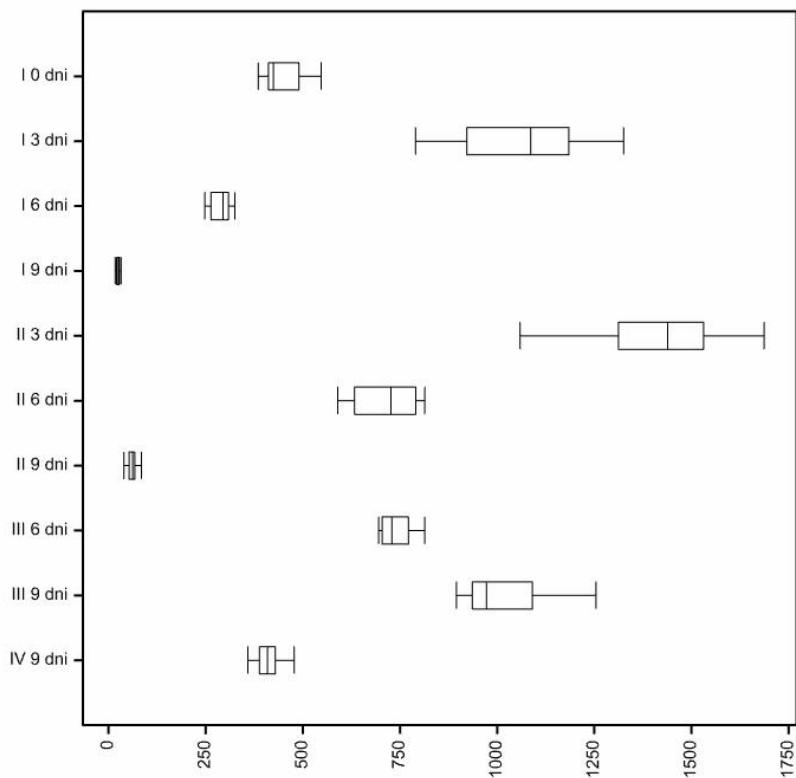
- Ryc. 8. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie LIN (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 9. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie BAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 10. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie MAT (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 11. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie IND (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 12. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie MAN (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 13. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie GAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 14. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie β -CAR (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 15. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie β -FAR (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 16. Rozmieszczenie kombinacji/dni w układzie pierwszych dwóch zmiennych kanonicznych dla JM
- Ryc. 17. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HAL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 18. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E-2-HAL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 19. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HOL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 20. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E-2-HOL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)

- Ryc. 21. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 22. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie 1-HAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 23. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-OCI (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 24. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie LIN (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 25. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie BAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 26. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie MAT (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 27. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie IND (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 28. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie MAN (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 29. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie GAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 30. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie β -CAR (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 31. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E- β -FAR (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Ryc. 32. Rozmieszczenie kombinacji/dni w układzie pierwszych dwóch zmien-nych kanonicznych dla Z-J

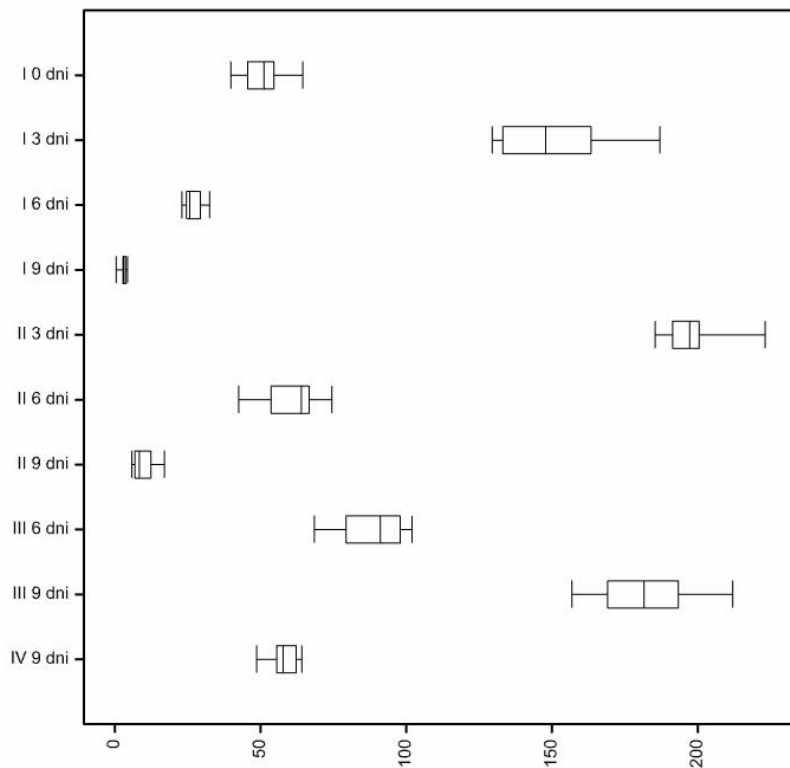
10.4. TABELLE

- Tab. 1. Skład nawozy Florovit dla roślin zielonych
- Tab. 2. Tabela obrazująca schemat traktowania roślin JM i Z-J oraz poboru LZO
- Tab. 3. Skrótów oznaczanych związków oraz ich parametry fizykochemiczne
- Tab. 4. Średnie kwadraty z analizy wariancji (ANOVA) dla aplikacji syntetycznego jasmonianu metylu (JM)
- Tab. 5. Średnie wydzielanie LZO (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Tab. 6. Współczynniki korelacji między ilościami badanych związków wydzielonych przez kukurydżę w reakcji na aplikację JM
- Tab. 7. Średnie kwadraty z analizy wariancji (ANOVA) dla aplikacji syntetycznego Z-jasmonu (Z-J)
- Tab. 8. Średnie wydzielanie LZO (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)
- Tab. 9. Współczynniki korelacji między ilościami badanych związków wydzielonych przez kukurydżę w reakcji na aplikacje Z-J

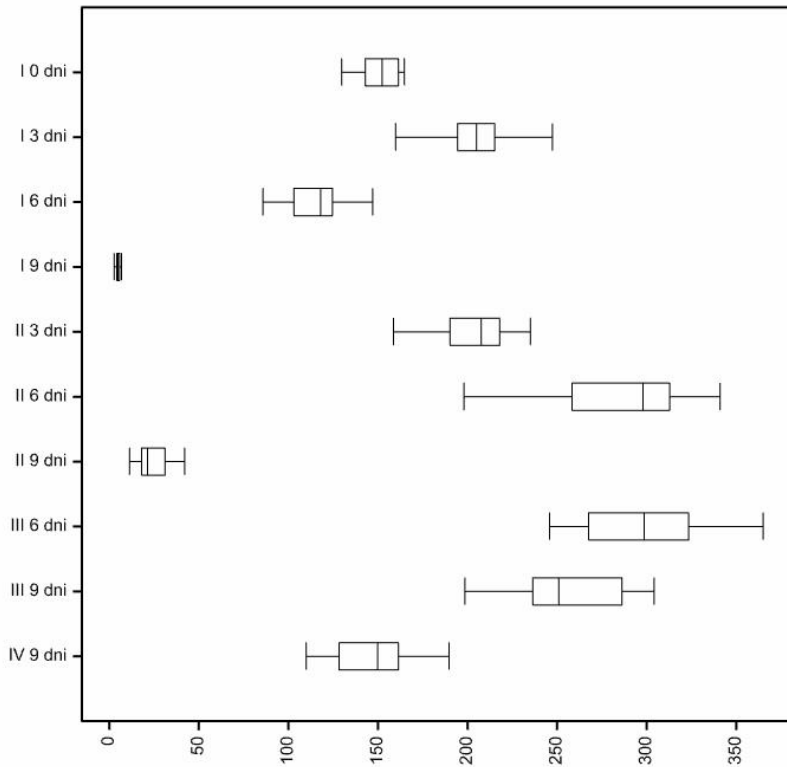
11. ANEKS



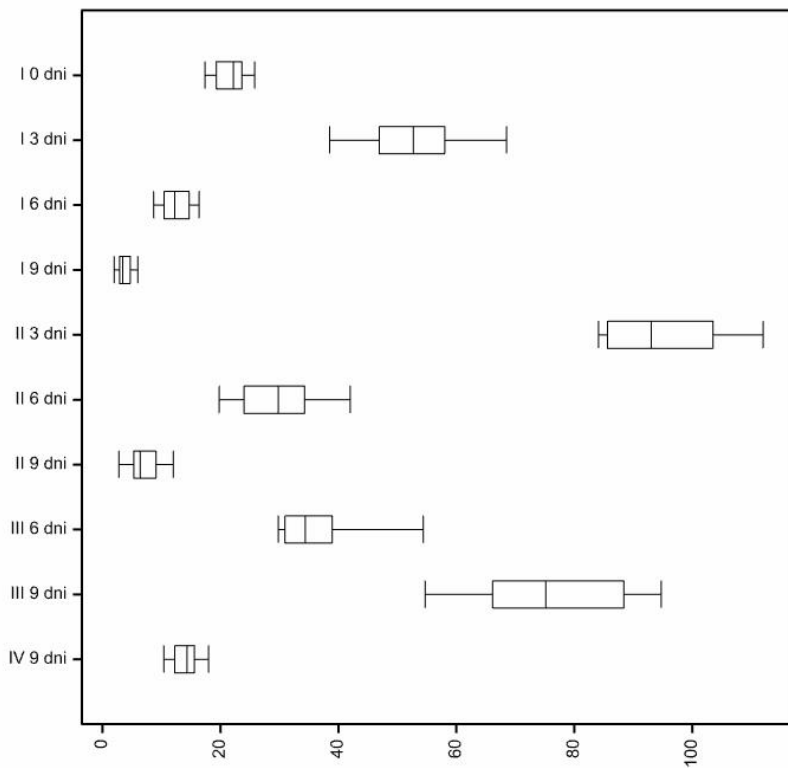
Ryc. 1. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HAL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



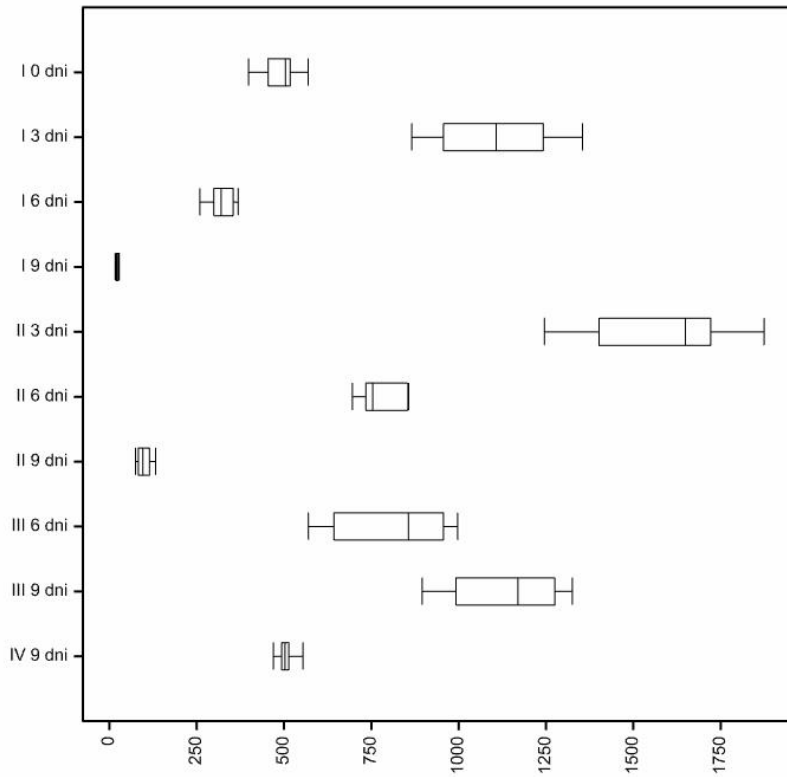
Ryc. 2. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E-2-HAL (w ng·h⁻¹) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



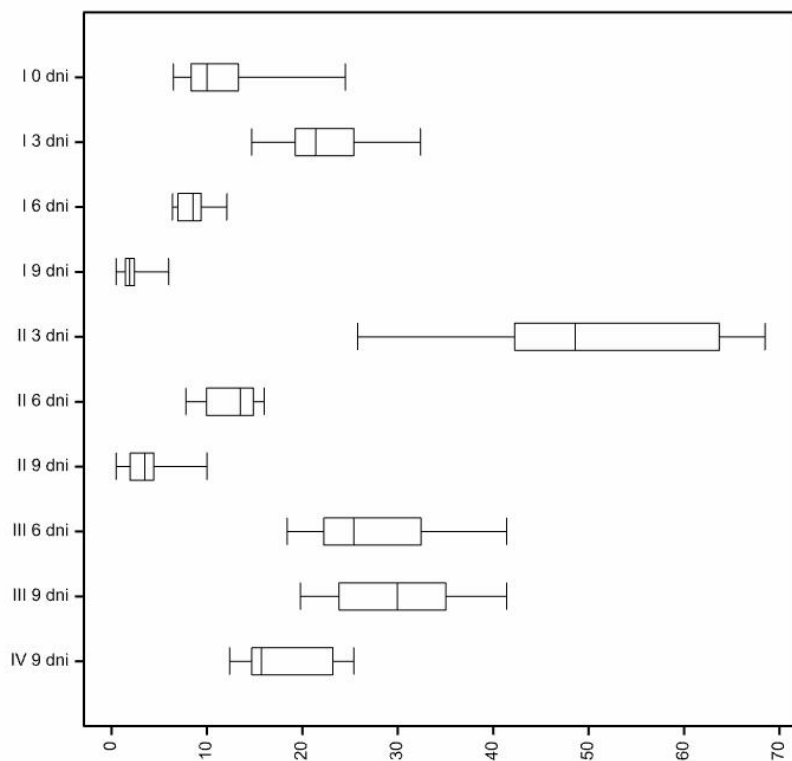
Ryc. 3. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HOL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



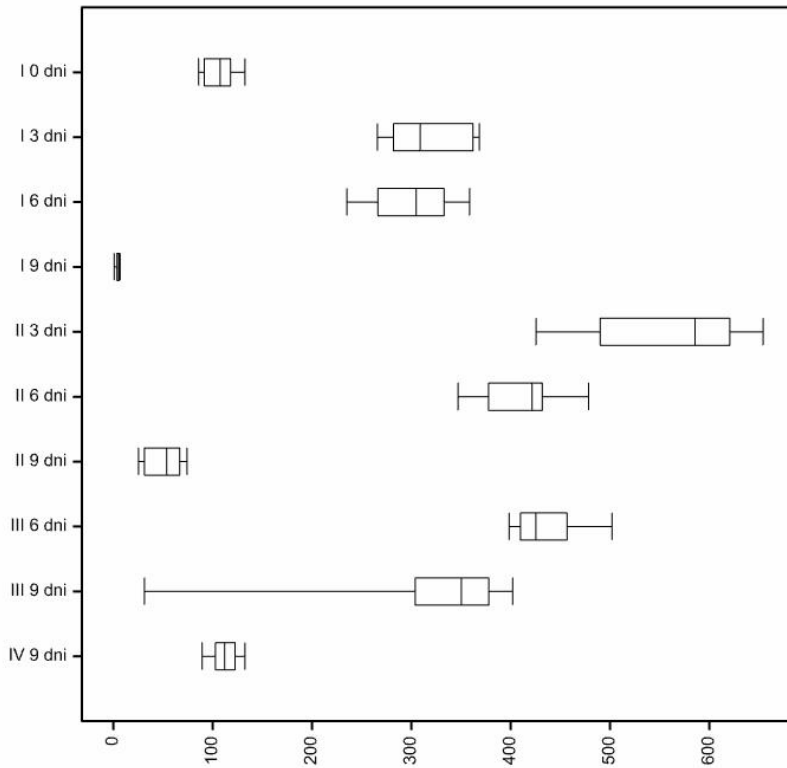
Ryc. 4. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E-2-HOL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



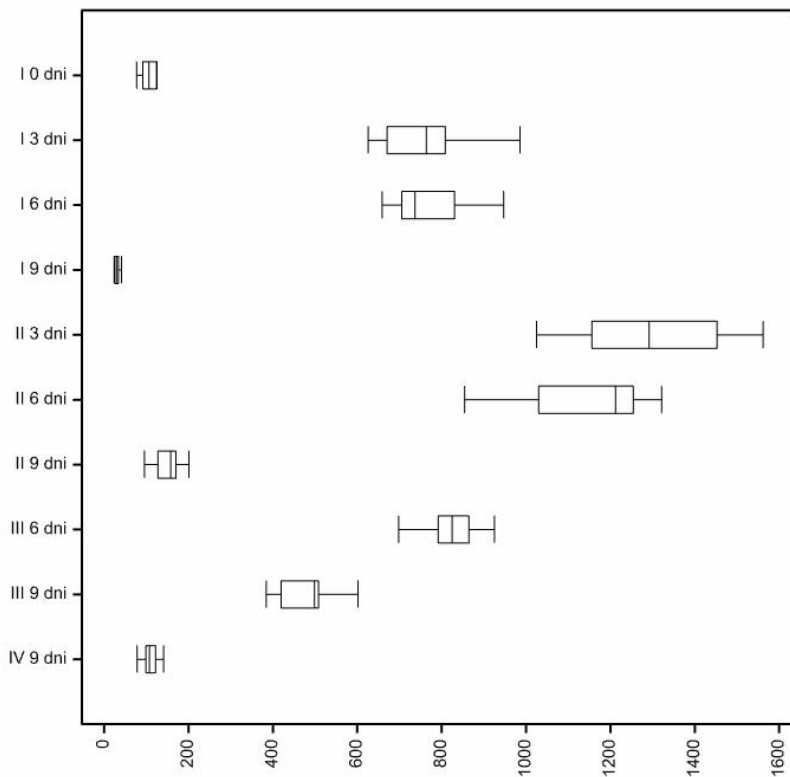
Ryc. 5. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HAC (w ng·h⁻¹) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



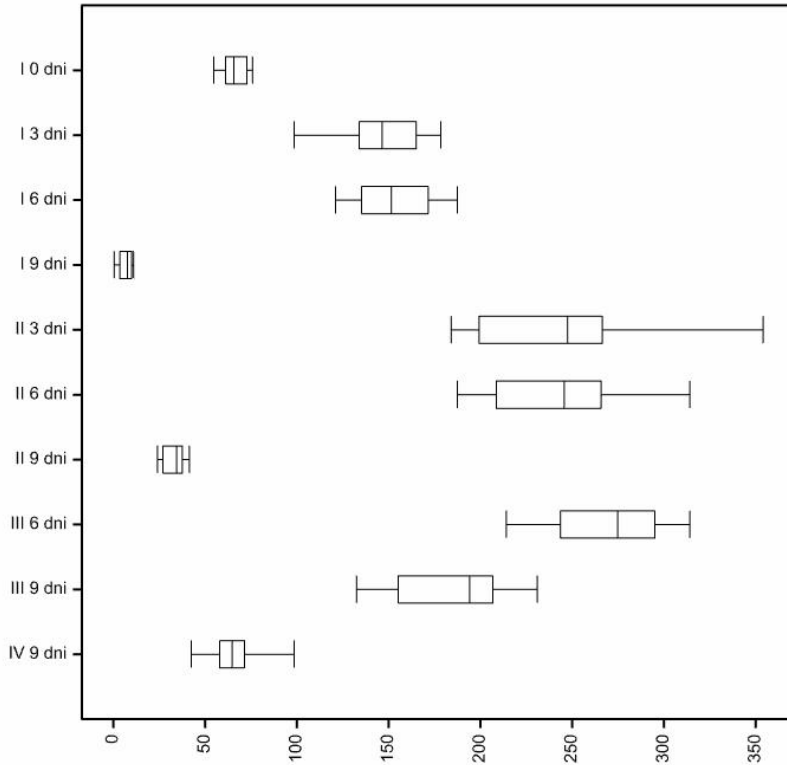
Ryc. 6. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie 1-HAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



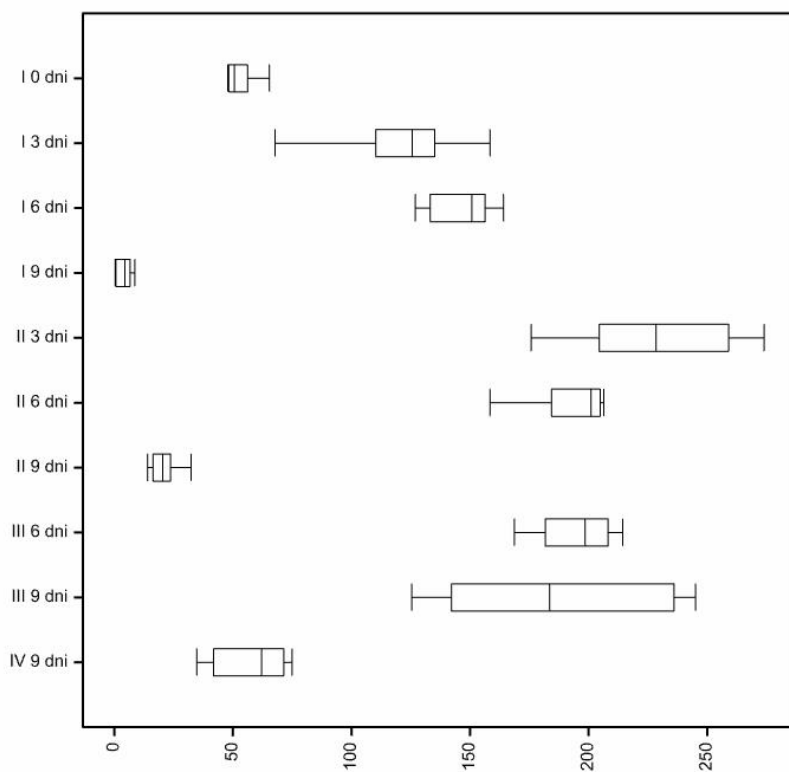
Ryc. 7. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-OCI (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



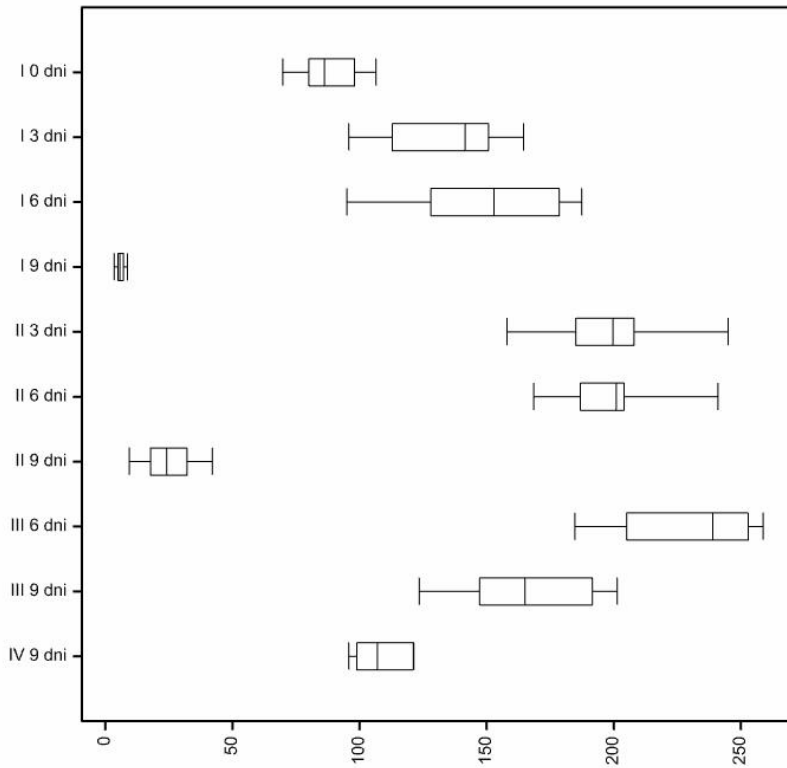
Ryc. 8. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie LIN (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



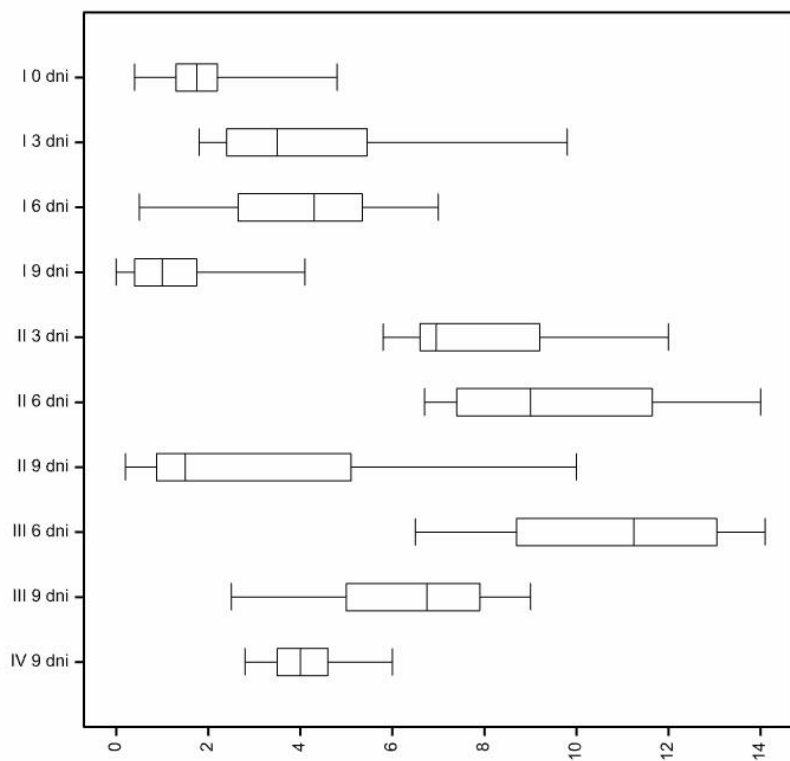
Ryc. 9. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie BAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



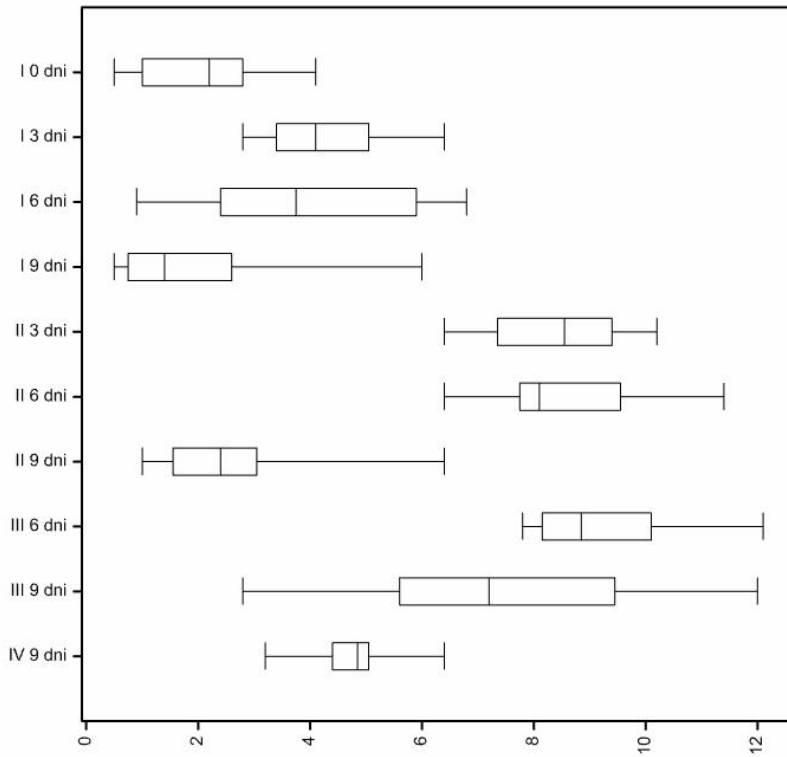
Ryc. 10. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie MAT (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



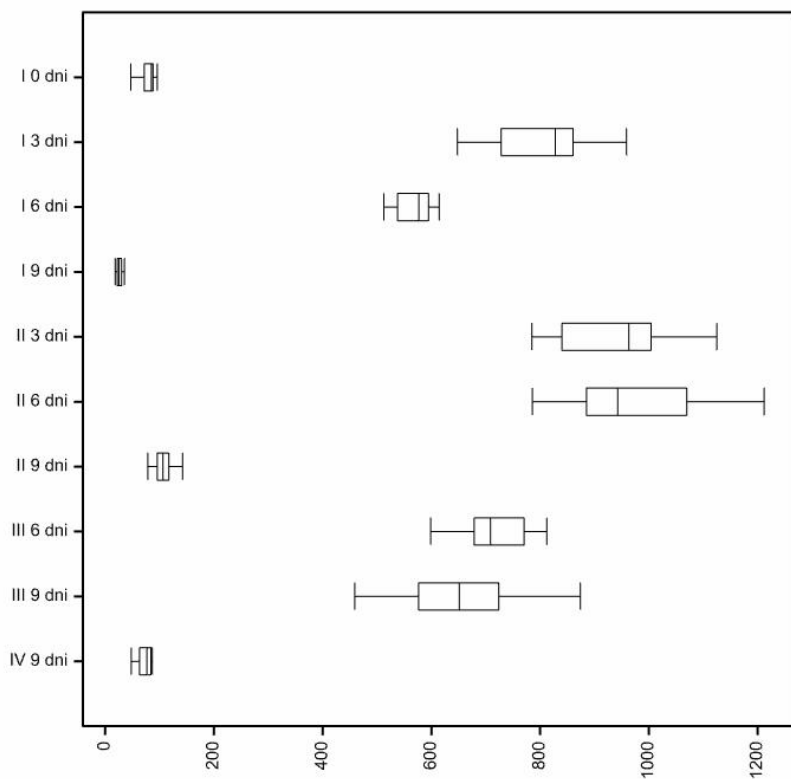
Ryc. 11. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie IND (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



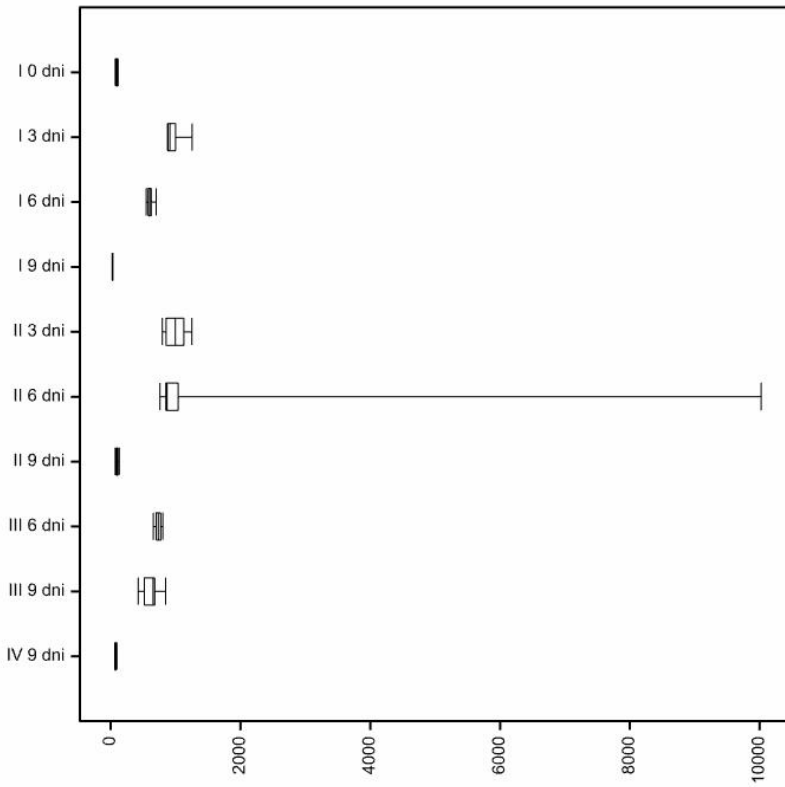
Ryc. 12. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie MAN (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



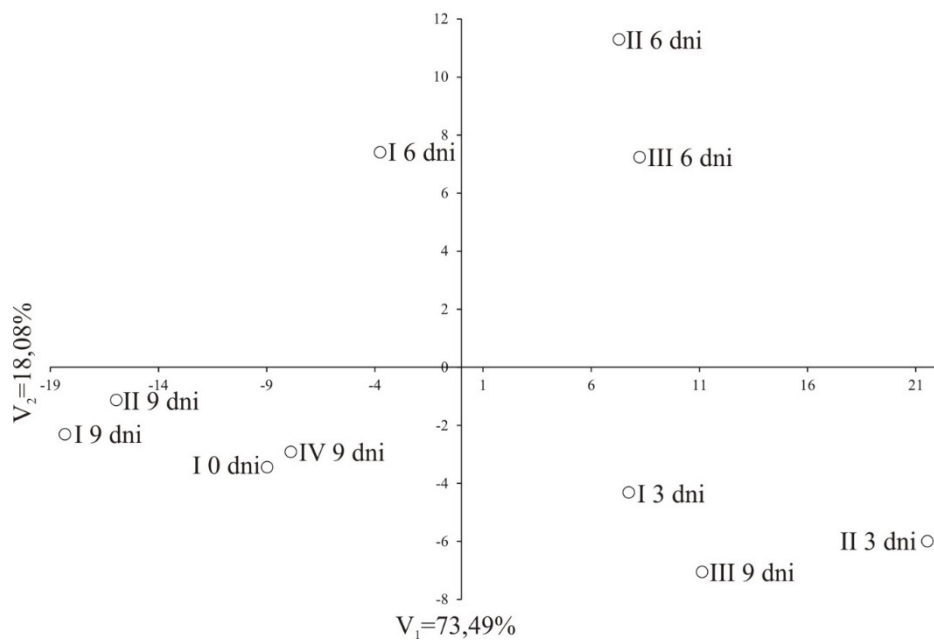
Ryc. 13. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie GAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



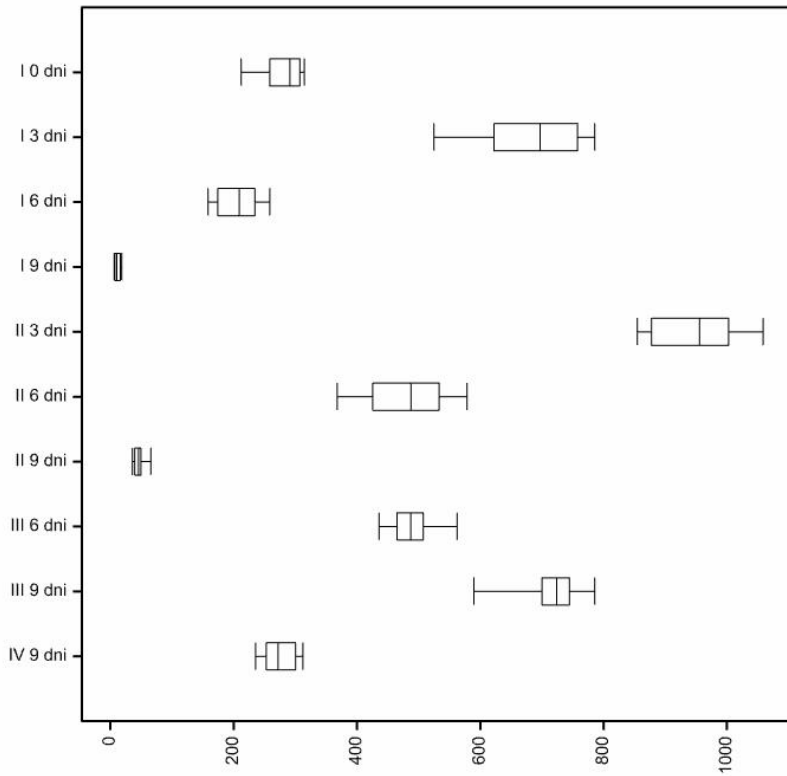
Ryc. 14. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie β -CAR (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



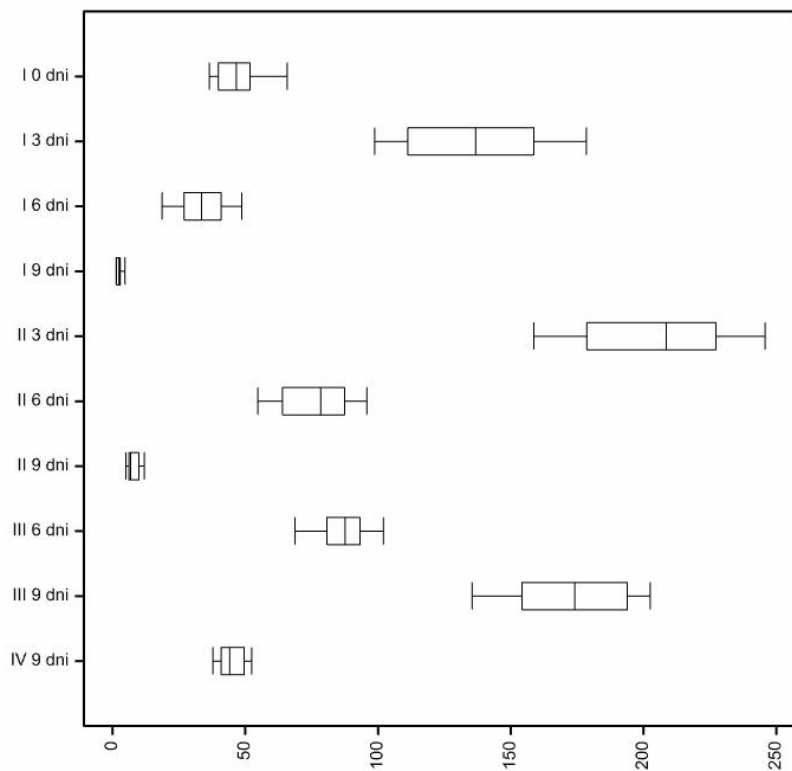
Ryc. 15. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie β -FAR (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji JM w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



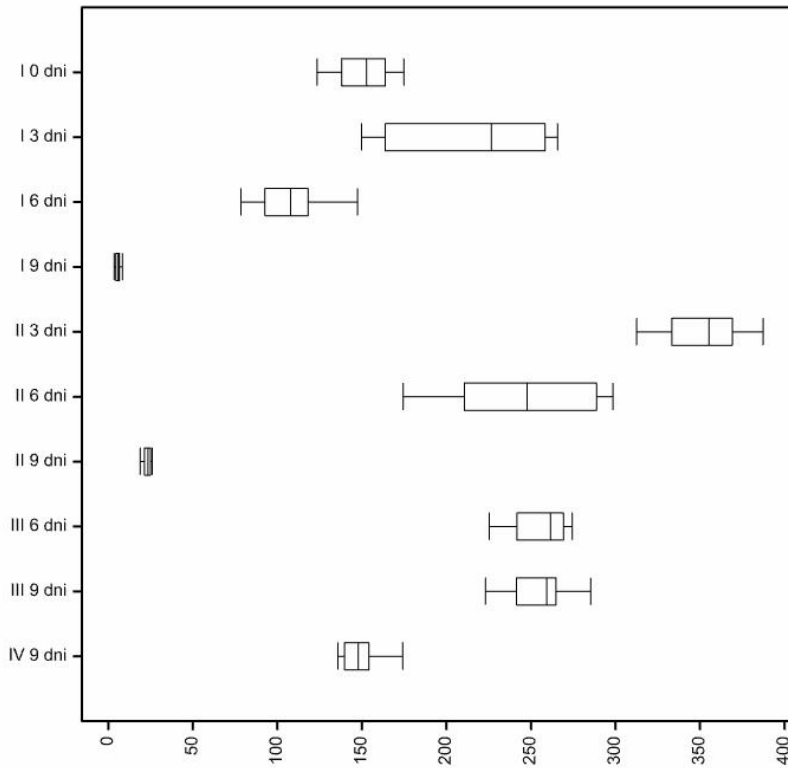
Ryc. 16. Rozmieszczenie kombinacji/dni w układzie pierwszych dwóch zmiennych kanonicznych dla JM



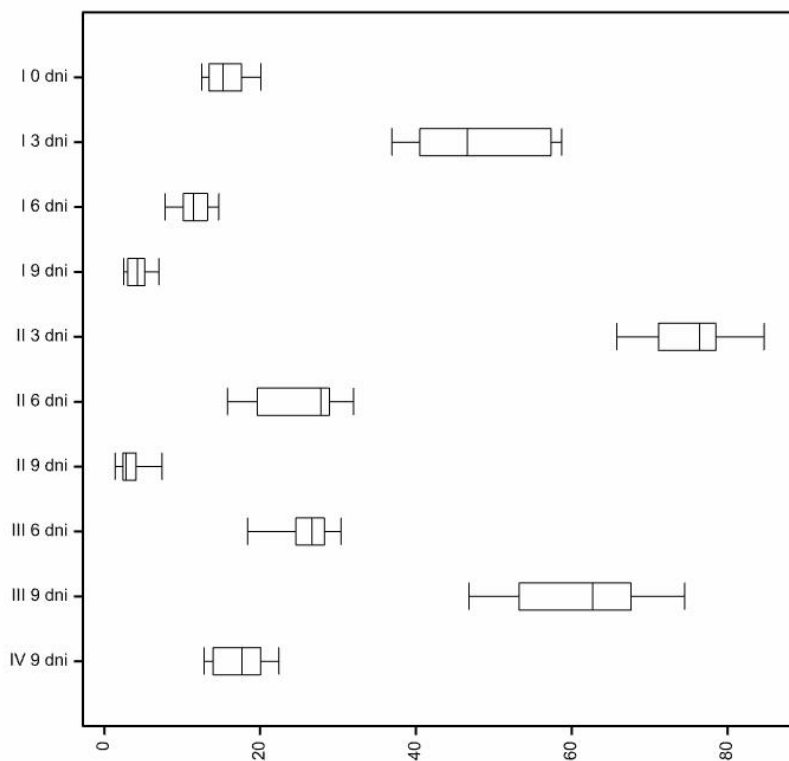
Ryc. 17. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HAL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



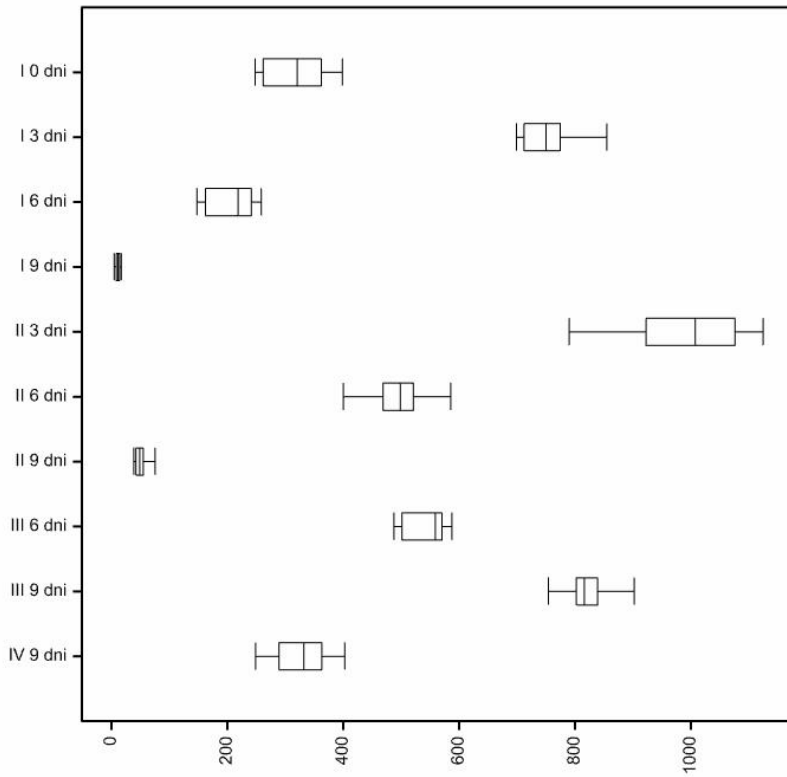
Ryc. 18. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E-2-HAL (w ng·h⁻¹) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



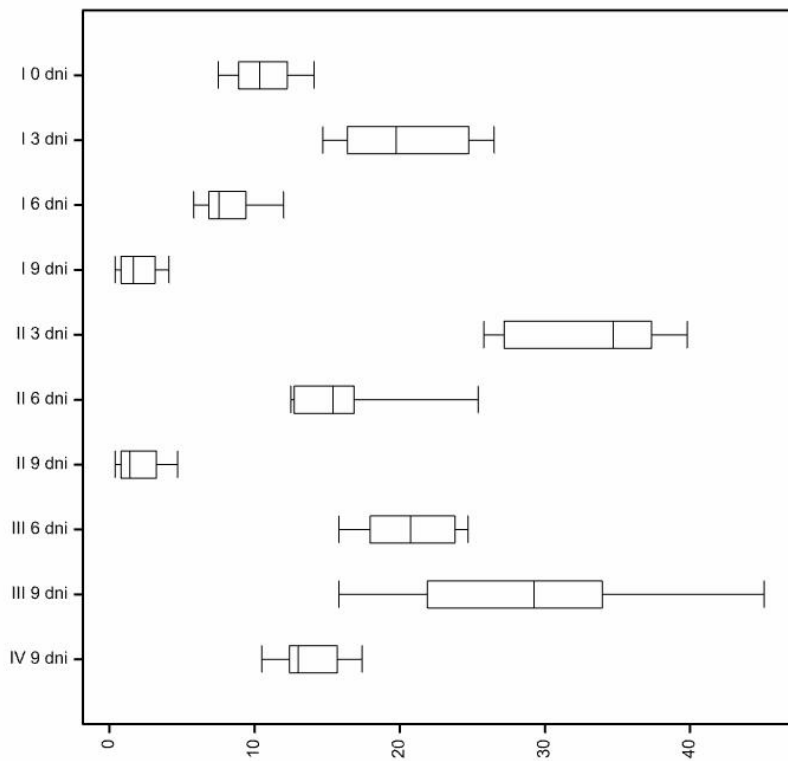
Ryc. 19. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HOL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



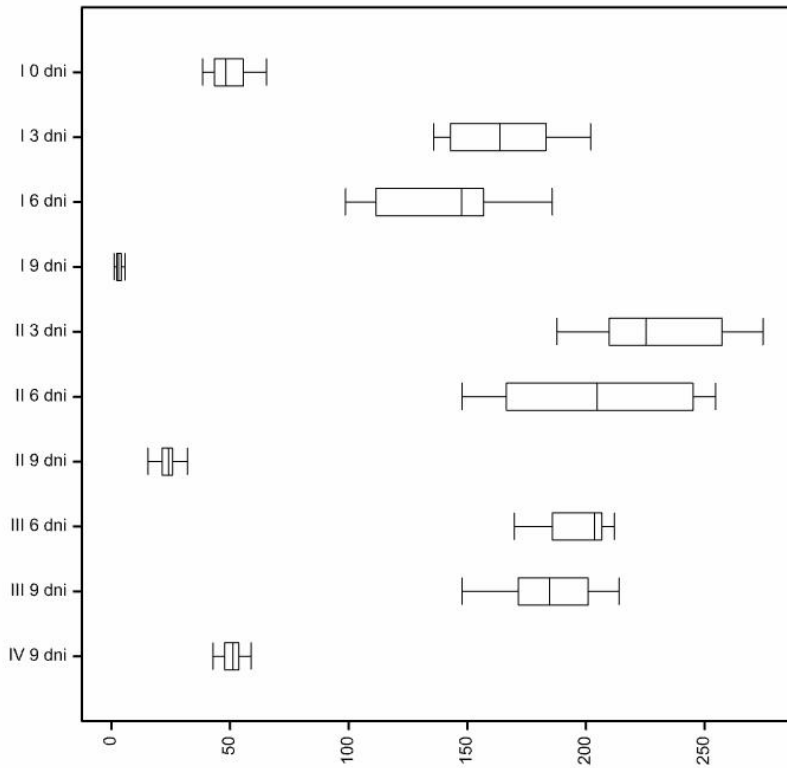
Ryc. 20. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E-2-HOL (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



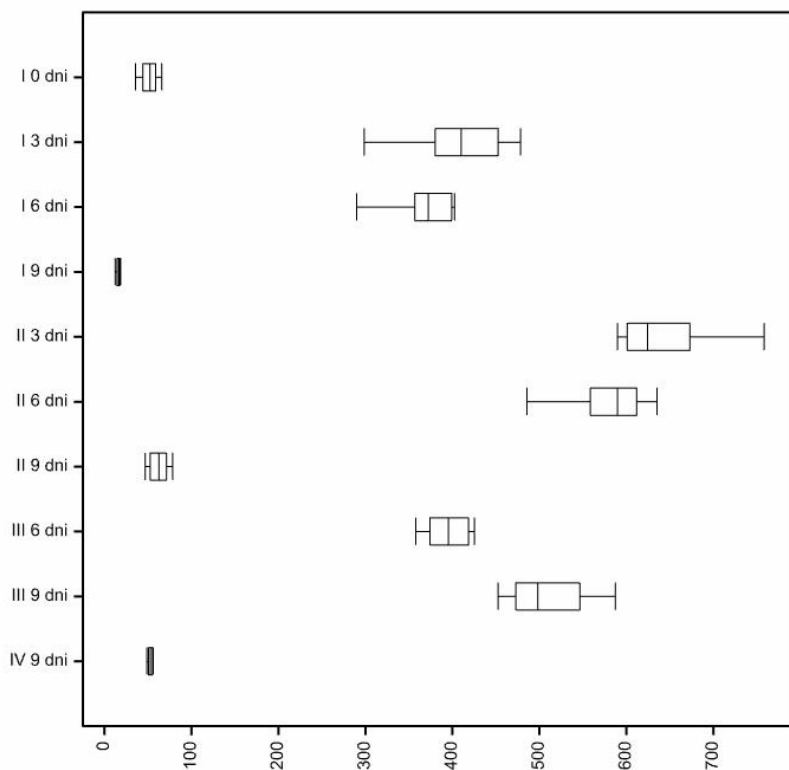
Ryc. 21. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-3-HAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



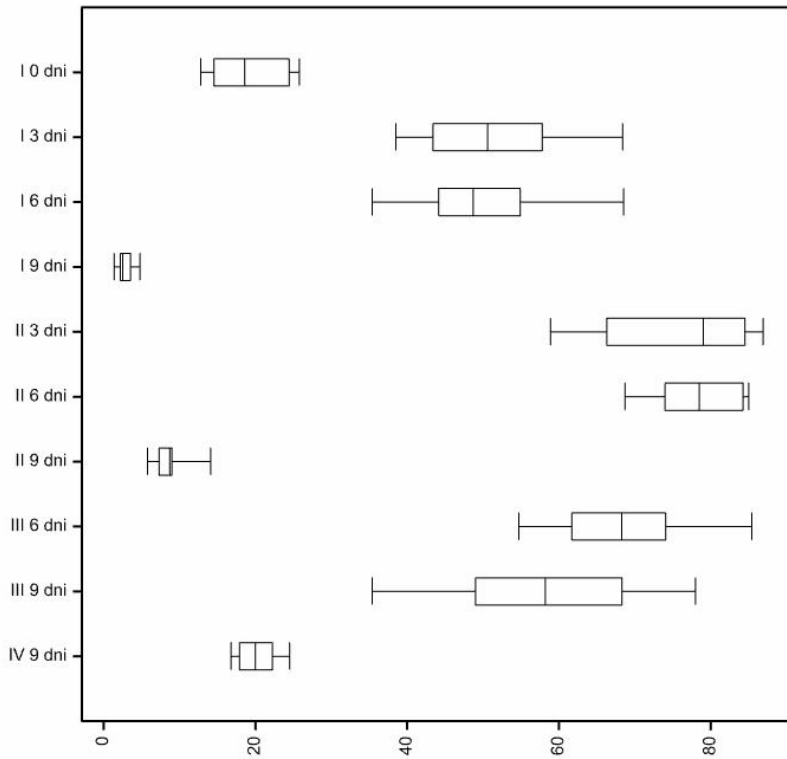
Ryc. 22. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie 1-HAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



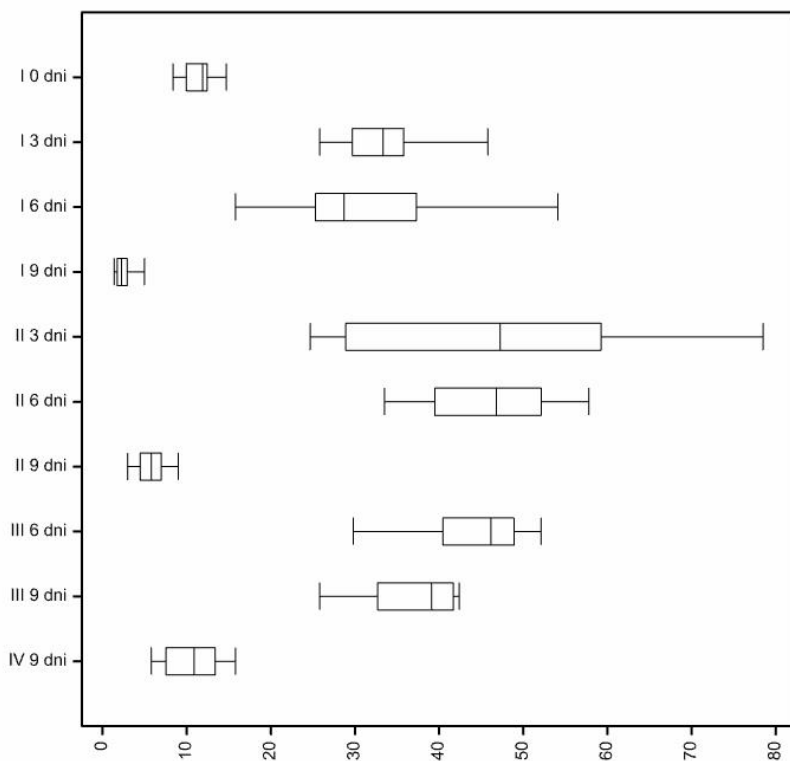
Ryc. 23. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie Z-OCI (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



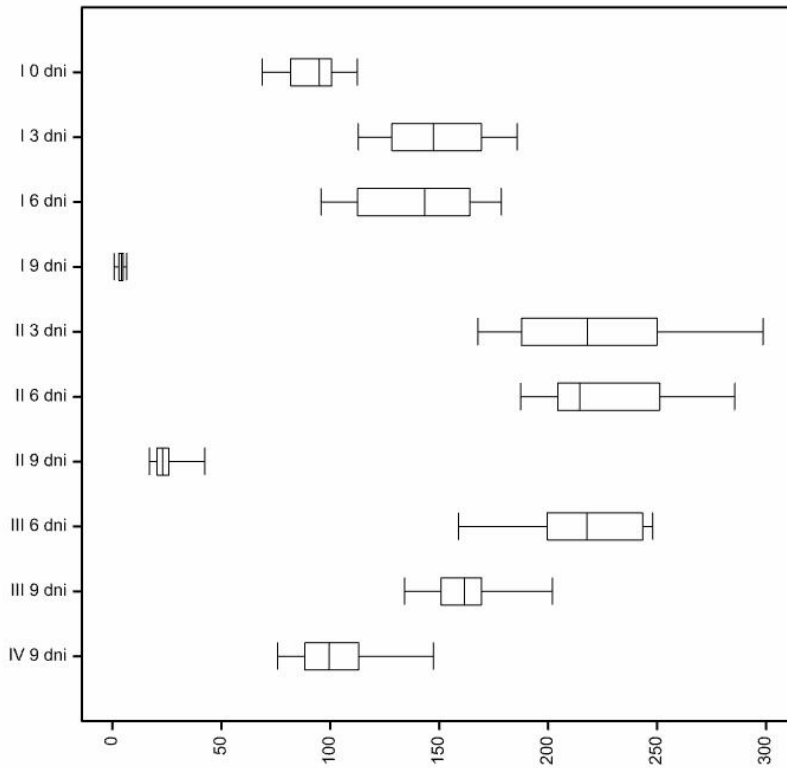
Ryc. 24. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie LIN (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



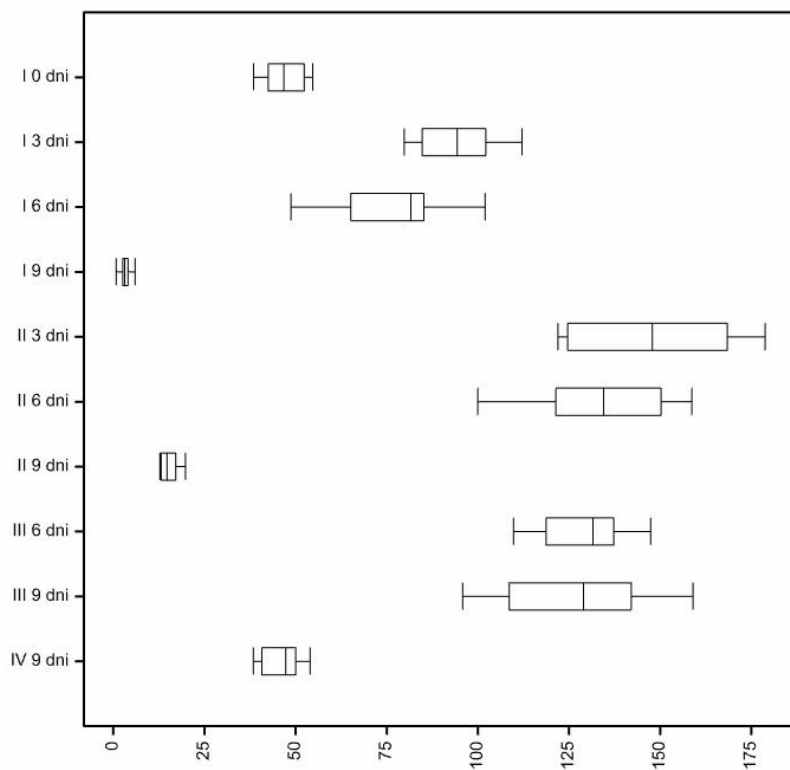
Ryc. 25. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie BAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



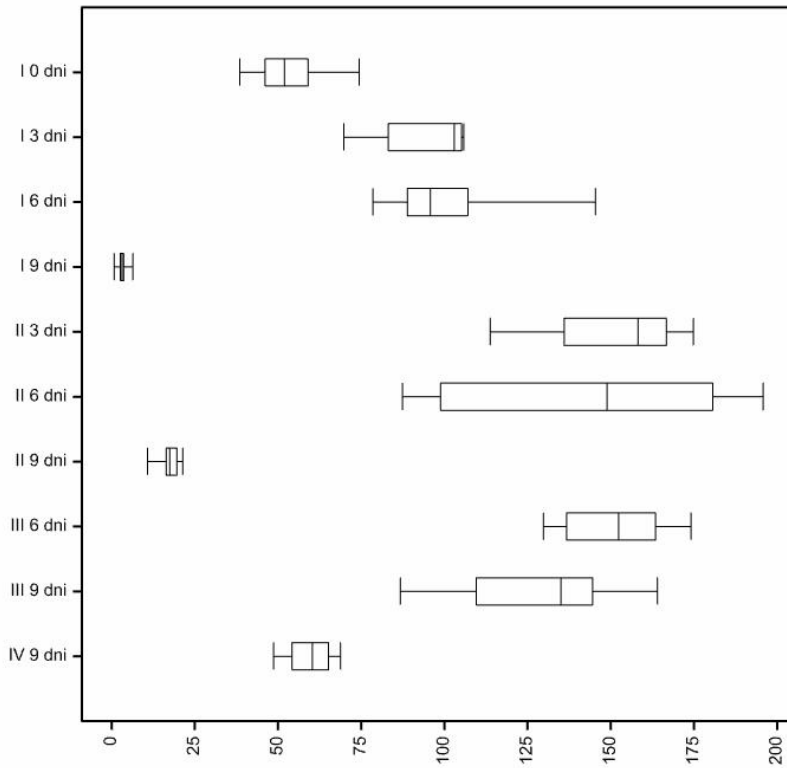
Ryc. 26. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie MAT (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



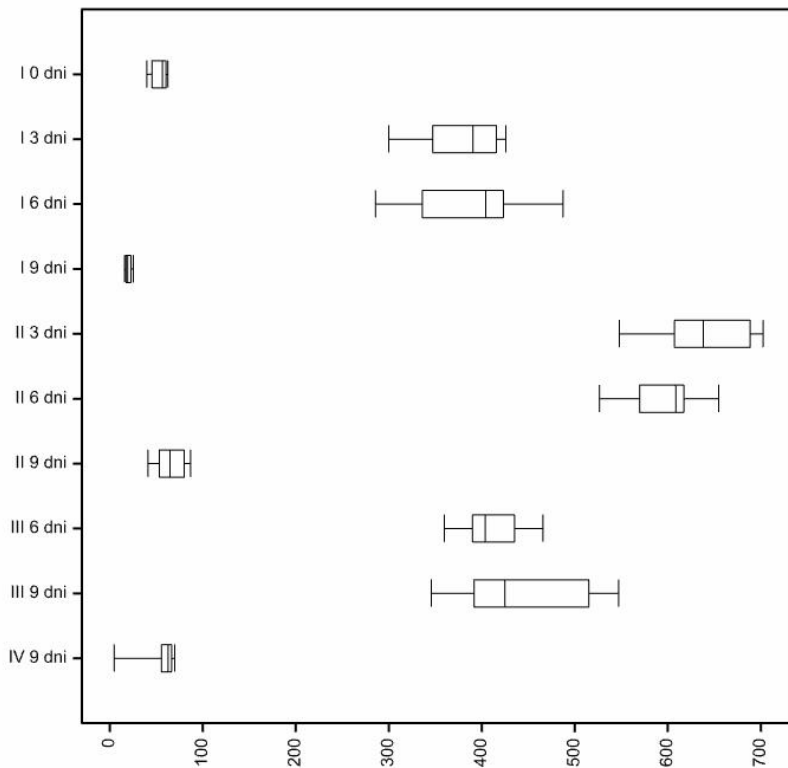
Ryc. 27. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie IND (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



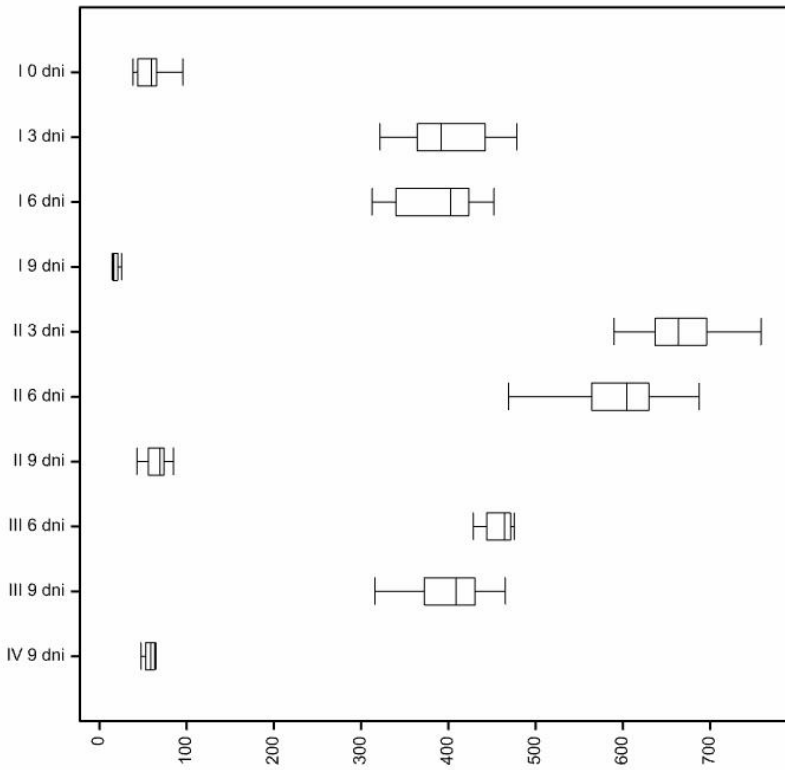
Ryc. 28. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie MAN (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



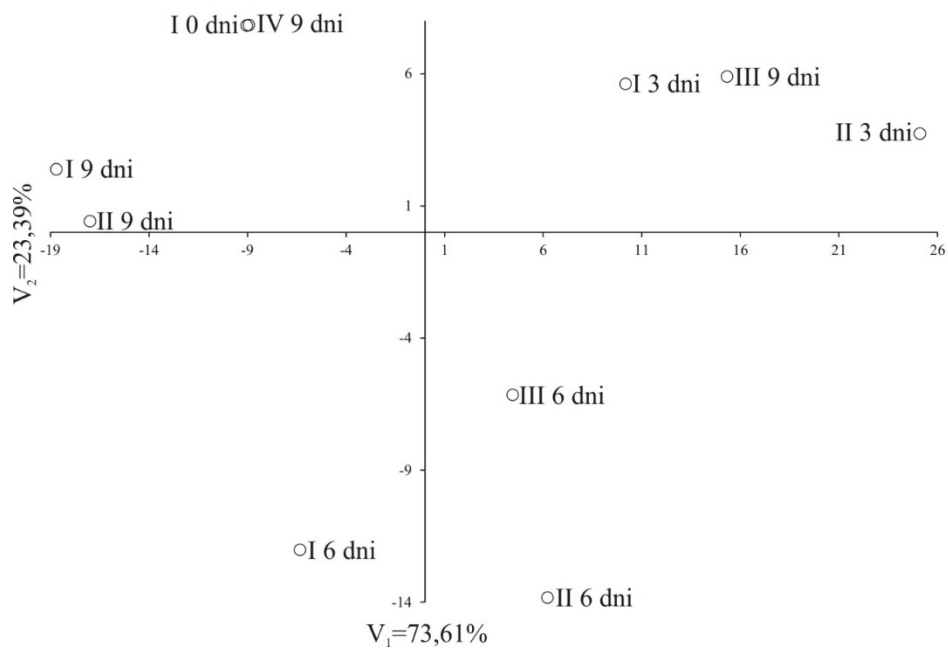
Ryc. 29. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie GAC (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



Ryc. 30. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie β -CAR (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



Ryc. 31. „Wykresy pudełkowe” obrazujące wydzielanie E- β -FAR (w $\text{ng}\cdot\text{h}^{-1}$) przez rośliny kukurydzy po aplikacji Z-J w dniu poprzedzającym dzień „0” (kombinacja I) oraz zjawisko „primingu” (kombinacja II, III, IV)



Ryc. 32. Rozmieszczenie kombinacji/dni w układzie pierwszych dwóch zmiennych kanonicznych dla Z-J