

Wykorzystanie związków fosforowych w leśnictwie

The use of phosphates in forestry

Miłosz Tkaczyk^{1*}, Katarzyna A. Kubiak¹, Jacek Sawicki², Justyna A. Nowakowska³, Tomasz Oszako¹

¹Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ochrony Lasu, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-90 Raszyn; ²Kazgod Sp. z o.o., ul. Wierzbowa 7, 05-870 Błonie; ³Instytut Badawczy Leśnictwa, Laboratorium Biologii Molekularnej, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

*Tel. +48 22 7150610, fax +48 22 7150557, e-mail: M.Tkaczyk@ibles.waw.pl

Abstract. Phosphite preparations are now an important alternative in plant protection against new, invasive pathogens of the genus *Phytophthora* and/or *Pythium*. It is crucial to intervene when alien, invasive oomycetes are carried to plantations or forest stands and attack fine roots via zoospores. The aim of this paper was to demonstrate the possibility of phosphite application to induce resistance to tree pathogens. Phosphate-based fertilizers have been used successfully in nurseries, where application is relatively easy by means of foliar sprays. The traditional fungicides, which are effective in combating fungi, however, fail to control oomycetes. Instead, they mask the disease, which in turn causes serious damage to seedlings after they have been planted in a suitable environment. Moreover, the number of effective fungicides available for forest plant protection has continued to decrease in the last decade. The effectiveness of the chemicals is reduced due to their frequent use and their similarity in terms of the active compound or the mechanism of action. Given the low diversity of active compounds, it is necessary to monitor the development of resistance of pathogens to fungicides by means of molecular biology (sequencing and quantitative PCR). Minimizing the undesired side effects of chemicals on both, mycorrhizal fungi and pathogens can be achieved by strict adherence to rigorous security measures and, where possible, frequently changing the active compounds to alternatives such as phosphites. The significance of phosphate and phosphite uptake by trees is still a matter of debate, especially under field conditions. Nevertheless, phosphites are environmentally friendly compounds, which constitute an alternative or complement to the traditional chemicals (in accordance with the Directive on Integrated Plant management).

Keywords: Pathogens, plant protection, fertilizers

1. Wstęp

Do niedawna sądzono, że fosforyny oddziałują toksycznie tylko w bezpośrednim kontakcie z patogenami (np. rodzaju *Phytophthora*), a zatem należy je stosować bezpośrednio w miejscu infekcji, i w stosunkowo wysokim stężeniu (Fenn, Coffey 1984; 1985). Szczegółowe badania wykazały jednak, że nie ma związku między stężeniem fosforynu a jego skutecznością, a zastosowanie wysokiego stężenia było całkowicie nietoksyczne dla grzybów (Smillie et al. 1989a). Dalsze badania ujawniły, że stosowanie fosforynów wpływa na zmniejszenie zarodnikowania organizmów rodzaju *Phytophthora*. W wyniku ich działania zmniejszają się ściany komórkowe roślin i ilość supresorów maskujących rozwój choroby. Efektem tych badań było powstanie wielu nawozów na bazie fosforynów (Lovatt 1990). Badania

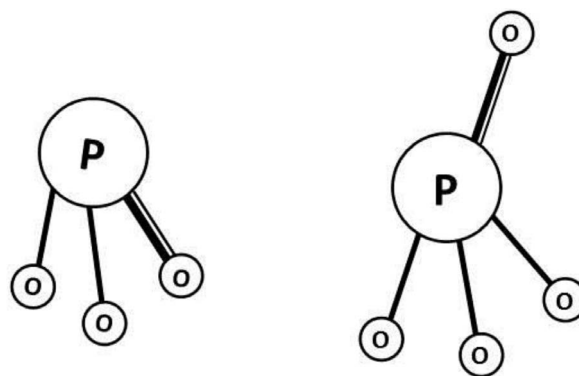
na temat stosowania nawozów w celu zmniejszenia częstości występowania zamierania drzew zostały przeprowadzone w Niemczech w latach 2006–2009 przez Junga (2008). W Polsce w 2009 roku Instytut Sadownictwa i Kwiaciarstwa w Skierniewicach prowadził prace badawcze nad możliwością wykorzystania do ochrony roślin nawozu Actifos, zawierającego w swoim składzie fosforyny w formie amonowej (Orlikowski 2004, 2006; Korzeniowski, Orlikowski 2008; Muszyńska, Orlikowski 2010). Podobne prace prowadzono również w Instytucie Badawczym Leśnictwa (Tkaczyk et al. 2014).

Celem niniejszego opracowania jest próba podsumowania wyników badań nad fosforynami w trzech aspektach: jako nawozów, fungicydów i biostymulatorów (odporności), i wskazanie możliwości ich zastosowania w leśnictwie, np. w kontekście dyrektywy UE o integrowanej ochronie roślin.

Wpłynęło: 28.07.2015 r., recenzowano: 19.08.2015 r., zaakceptowano: 21.08.2015 r.

2. Fosforyny stosowane jako nawóz

Fosforyny, jako sole kwasu fosforowego H_3PO_3 (ortofosforowego III), różnią się od kwasu fosforowego H_3PO_4 (ortofosforowego V) jednym atomem tlenu mniej (ryc. 1). Różnica ta sprawia, że fosforyny mają większą mobilność w glebie i tkankach roślinnych niż fosforany oraz większą możliwość wnikania do roślin poprzez liście, łodygi i korzenie, a dzięki temu są łatwiej pobierane i transportowane za pośrednictwem ksylemu i floemu (Guest, Grant 1991). Zdania na temat wykorzystywania przez rośliny fosforynów jako źródła fosforu są podzielone. Thao i Yamakawa (2010) przytaczają badania MacIntire i innych (1950), które wykazały, że fosforyny są źródłem fosforu. Thao i inni (2008) sprawdzali przydatność fosforynu jako nawozu w uprawach szpinaku. Wykazali, że w sytuacji, kiedy dostarczano roślinom obie formy fosforową i fosforynową w wystarczających dawkach, to nie obserwowano symptomów braku fosforu. Kiedy natomiast źródło fosforu zastąpiono wyłącznie fosforynami, to doprowadziło to do ograniczenia wzrostu szpinaku. Podobną zależność zaobserwowano w uprawach komatsuny – *Brassica rapa* var. *perviridis* (Thao et al. 2008; Thao, Yamakawa 2009; Thao, Yamakawa 2010). Inni badacze potwierdzili, że fosforyn nie może być podawany jako źródło fosforu w kulturach tkankowych batatów (Hirosse et al. 2012). W badaniach Moor i innych (2009) zastosowanie fosforynów, jako nawozu do truskawek, nie wpłynęło na wzrost roślin lub na zwiększenie owocowania. Ávila i inni (2012b) na przykładzie kukurydzy udowodnili, że stosowanie nawożenia fosforynami przyczynia się do ograniczenia możliwości pobierania przez roślinę fosforu w czystej formie, niezależnie od stopnia odżywienia fosforem. Zastąpienie $\frac{1}{4}$ dawki nawożenia fosforem przez fosforyn doprowadziło do zmniejszenia produkcji biomasy rośliny wykazującej niedobór fosforu. Efektu tego nie zaobserwowano w wariacie, gdy rośliny były prawidłowo odżywione. Podobne badania nad wpływem nawożenia dolistnego fosforynami na wzrost kukurydzy prowadzili Schroetter i inni (2006), którzy udowodnili, iż niedostateczne zaopatrzenie roślin w fosfor doprowadziło do ich skarłowacenia, a nawet do zamierania. Efekt ten był o wiele mniejszy, kiedy rośliny były prawidłowo odżywione wszystkimi niezbędnymi składnikami odżywczymi. W badaniach Ratjena i Gerendása (2009) cukinie, które wykazywały niedobór fosforu, zostały poważnie uszkodzone w wariacie, w którym zastosowano nawożenie fosforynami. Inne badania nad wpływem nawożenia fosforynami na plon biomasy fasoli zwyczajnej (Ávila et al. 2012a) pokazały, że w momencie kiedy fosforyn dodano w niewielkich ilościach, nie zaobserwowano znaczących zmian biomasy roślin, natomiast zwiększenie dawki preparatu spowodowało jej znaczące zmniejszenie. Badania te prowadzono zarówno na roślinach dobrze, jak i słabo odżywionych fosforem. W wariacie niedoboru fosforu w roślinach zastosowano dolistne nawożenie, które doprowadziło do ich uszkodzenia (Ávila et al. 2012a). Generalnie, uważa się,



Rycina 1. Struktura chemiczna jonów fosforynowego (po lewej) i fosforowego (po prawej), zmodyfikowano za Guest, Grant (1991)

Figure 1. The Phosphite ionic compound (left) and the phosphate ionic compound (right), modified by Guest, Grant (1991)

że fosforyny są bardzo stabilnym związkiem chemicznym i nie ulegają przemianom do fosforanów, które mogą być wykorzystane przez roślinę jako źródło pokarmu (Ouimet, Coffey 1989). Wynika to z pojedynczego wiązania pomiędzy węglem i fosforem, które jest odporne na hydrolizę i nie ulega biodegradacji (Othake et al. 1996; Kelderer et al. 2006). Dotychczas nie znaleziono enzymu roślinnego będącego w stanie utlenić fosforyny do formy fosforowej, chociaż z korzeni awokado wyizolowano bakterie, które mają możliwość utlenienia fosforynów w tkankach roślinnych (Brunings et al. 2012). Bakterie o podobnych właściwościach zlokalizowano również w glebie (Stöven et al. 2007), zalicza się do nich gatunki, takie jak: *Escherichia coli*, *Klebsiella aerogenes*, *Agrobacterium tumefaciens* i bakterie z rodzajów *Pseudomonas* i *Rhizobium*. Jednak proces ten jest zależny od wielu czynników środowiskowych: temperatury, wilgotności gleby i pH, natomiast okres utleniania się fosforynów może zachodzić od kilku tygodni do nawet roku (McDonald et al. 2001a).

3. Fosforyny stosowane jako fungicyd

W latach 70. XX wieku zaczęto zwracać większą uwagę na fosforyny jako potencjalne środki do ochrony roślin (Barchietto et al. 1989; Martin et al. 1998; McDonald et al. 2001b). Wówczas francuska firma Rhône-Poulenc Agrochimie wprowadziła na rynek nowy fungicyd służący do ochrony roślin przed mączniakiem rzekomym i chorobami powodowanymi przez organizmy rodzaju *Phytophthora* (Fenn, Coffey 1987; Landschoot, Cook 2005; Ann et al. 2009; Wojdyła et al. 2010; Wojdyła et al. 2011). Był to środek zawierający jako substancję aktywną fosetyl glinowy. O działaniu preparatów zawierających w swoim składzie fosforyny przeciwko Oomycetes (rodzaje *Phytophthora*, *Pythium*, *Peronospora*, *Bremia* i *Plasmopara*) donosiło wielu autorów (Pankhurst et al. 1998; Aberton et al. 1999; Dobrowolski et al. 2008; Amiri et al. 2009; Ann et al. 2009;

Hardy 2009; Wilkinson et al. 2001a). Ouimette i Coffey (1989) zaobserwowali działanie pięciu różnych związków mających w składzie fosforu na 34 izolaty, dziewięciu różnych gatunków z rodzaju *Phytophthora* w warunkach *in vitro*, natomiast Wilkinson i inni (2001b) w tych samych warunkach badali oddziaływanie fosforu potasu na 71 izolatów *Phytophthora cinnamomi*. Wrażliwość patogenów na fosforu rosła wraz ze zwiększeniem stężenia preparatu, chociaż niektóre izolaty słabo reagowały na zwiększanie dawek. Ograniczenie rozwoju *Phytophthora plurivora* i *P. cinnamomi* dzięki zastosowaniu fosforu w warunkach *in vitro* opisali Fenn i Coffey (1984). Mechanizm ten polega na ograniczeniu wzrostu komórek patogenu i ograniczeniu zarodnikowania (Griffith et al. 1990; Niere et al. 1990; Soulié et al. 1995; Davis, Grant 1996; Jackson et al. 2000; Matheron 2000; Wilkinson et al. 2001c). Coffey i Joseph (1985) zauważyli wpływ preparatów fosforu na wzrost i rozwój *P. plurivora* i *P. cinnamomi*, m.in. poprzez znaczne zahamowanie przyrostów grzybni, ograniczenie formowania oospor (nawet do 97%), czy 2–3-krotne zmniejszenie liczby wytwarzanych zoosporangiów oraz zmniejszenie o połowę produkcji chlamidospor. Zjawisko to jest związane z zakłóceniem przez fosforu metabolizmu patogenów (Griffith et al. 1990; McDonald et al. 2001). Smillie i inni (1989b), testując działanie fosforu przeciwko *P. cinnamomi* na łubinie, *P. nicotianae* na tytoniu oraz *P. palmivora* na melonowcu właściwym (papaja), również stwierdzili, że odpowiednie stężenie fosforu może ochronić rośliny przed tymi patogenami.

4. Fosforu stosowane jako biostymulator (odporności i wzrostu)

Pscheidt i Ocamb (2013) zauważyli, że stężenia fosforu w roślinach, które ochroniły się przed infekcją były niższe od tych, które były niezbędne do zahamowania wzrostu patogenów w warunkach *in vitro* i dlatego postawili hipotezę, że istnieją roślinne systemy obronne, współdziałające z fosforu w celu ograniczenia rozwoju patogenów. Ich aktywacja następuje w momencie kontaktu z patogenami. Fosforu, oprócz bezpośredniego wpływu na wzrost i rozwój patogenów, ograniczają wytwarzanie supresorów maskujących obecność czynników chorobotwórczych i w ten sposób przyspieszają reakcje obronne roślin (Yamada et al. 1989). Natomiast kontakt tkanek roślinnych z patogenami w obecności fosforu wywołuje reakcje obronne, np. syntezę fitoaleksyn w komórkach roślinnych (Guest, Bompeix 1990). Zarówno reakcja rośliny odpornej, jak i podatnej na infekcję jest podobna, a różnica polega jedynie na szybkości tworzenia się fitoaleksyn. Mechanizmy odporności danego gatunku są dziedziczne, a po przezwyciężeniu infekcji stopniowo zanikają. Ilość wytwarzanych fitoaleksyn zależy od wieku rośliny, temperatury otoczenia, zawartości tlenu w powietrzu i ilości inokulum (ryc. 2).

Kolejnymi procesami zachodzącymi w zainfekowanych komórkach w obecności fosforu są: biosynteza etylenu, zwiększenie odporności rośliny na warunki stresowe, wzrost aktywności liazy fenyloalaninowej oraz biosynteza ligniny (Guest, Bompeix 1990). Roślina jest w stanie odizolować porażone komórki (w których powstały fitoaleksyny) od pozostałych, co w konsekwencji prowadzi do ograniczenia rozprzestrzeniania się choroby (Daniel, Guest 2006; Singh et al. 2003).

5. Możliwości zastosowania nawozów fosforu w leśnictwie

Początkowo wyniki badań z wykorzystaniem fosforu nie były tak dobre jak w przypadku zastosowania kwasu fosforowego (MacIntire et al. 1950). Do lat 80. XX wieku badania na temat stosowania kwasu fosforowego jako nawozu w rolnictwie zostały porzucone na rzecz wyjaśnienia jego wpływu na poprawę wzrostu i zdrowotności roślin.

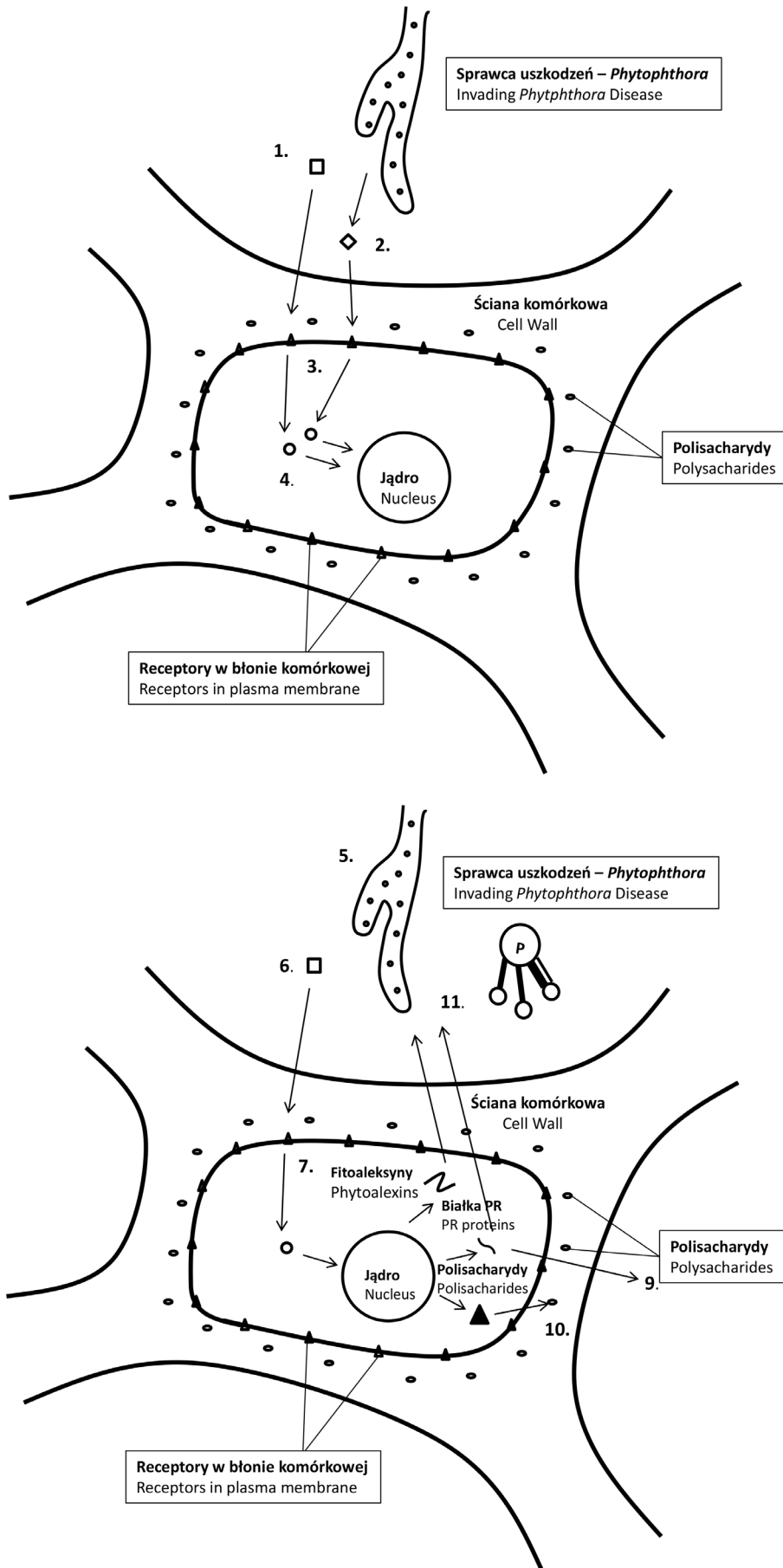
Ze względu na opisane powyżej właściwości fosforu, związki te są bardzo pomocne w ograniczaniu skutków działania patogenów atakujących drobne korzenie roślin. Dodatkowo, w sytuacji ograniczonej liczby środków ochrony roślin dopuszczonych obecnie do stosowania w leśnictwie, wykorzystanie fosforu stało się alternatywą w ramach integrowanej ochrony roślin. Instytut Badawczy Leśnictwa w ramach projektu badawczego dla Lasów Państwowych wykonał z powodzeniem serię doświadczeń w szkółkach leśnych oraz prowadzi w ramach europejskiego programu Life+ eksperymentalne opryskiwania chorych fragmentów drzewostanów dębowych na terenie Płyty Krotoszyńskiej. Wstępne wyniki są zachęcające, a ich podsumowanie nastąpi w roku 2017, po zakończeniu analizy stanu koron i korzeni badanych drzew. W przypadku powodzenia fosforu będą szczególnie cennymi związkami do ochrony 60-letnich i starszych drzewostanów dębowych, zaatakowanych przez obce, inwazyjne, patogeniczne łęgniowce.

Konflikt interesów

Autorzy deklarują brak potencjalnych konfliktów.

Podziękowania i źródła finansowania

Praca została zrealizowana w ramach projektu badawczego Life 11 ENV/PL/459 PROJECT ACRONIM: HE-SOFF „Evaluation of the health state of forests and an effect of phosphate treatments with the use of photovoltaic SLE UAV”, finansowanego przez The European Community according to LIFE+ Program and by the National Fund for Environmental Protection and Water Management in Poland.



Rycina 2. Reakcja komórki roślinnej na obecność *Phytophthora* spp. bez fosforynów (a) i w obecności fosforynów (b) (Guest, Grant 1991):

1. Pewna liczba cząsteczek propagacyjnych patogenu rozpoznawana jest przez komórkę rośliny-gospodarza.
 2. Patogen z rodzaju *Phytophthora* maskuje swoją obecność poprzez wydzielanie supresorów.
 3. Sprawca choroby nie zostaje rozpoznany.
 4. Do jądra komórki dociera słaby sygnał o zagrożeniu, powodując opóźnienie reakcji obronnych.
 5. Rozwój patogenu zostaje zahamowany poprzez bezpośredni kontakt z fosforynami.
 6. Supresory maskujące obecność patogenu nie są produkowane w obecności fosforynów.
 7. Sprawca choroby zostaje rozpoznany przez komórkę roślinną.
 8. Jako mechanizmy obronne produkowane są fitoaleksyny i białka PR, które bezpośrednio oddziałują na patogeny.
 9. Powstałe białka alarmują o zagrożeniu zdrowe komórki.
 10. Polisacharydy wzmacniają ścianę komórkową.
 11. Patogeny wywołujące chorobę zostają ograniczone lub zwalczone przez system obronny rośliny.
- Figure 2. Reaction of a plant cell to *Phytophthora* spp., without phosphite (a) in the presence of phosphite (b) (Guest, Grant 1991):
1. Some molecules from the disease are recognised directly.
 2. *Phytophthora* disease masks its recognition with suppressors.
 3. Recognition fails at host-cell interface.
 4. Only a weak signal goes to cell nucleus, this delays the plants' defence response.
 5. Pathogen is affected by phosphite.
 6. Suppressors either under or not produced.
 7. Recognition of disease by plant cell.
 8. Phosphite encourages defensive molecules, such as phytoalexins and PR proteins, to attack the pathogen directly.
 9. Defensive molecules send alarm signals to cells that have not yet been attacked.
 10. Polysaccharides strengthen the cell wall adding additional protection.
 11. Pathogen is limited or killed by plant response.

Literatura

- Aberton M.J., Wilson B.A., Cahill D.M. 1999. The use of potassium phosphonate to control *Phytophthora cinnamomi* in native vegetation at Anlesea, Victoria. *Australasian Plant Pathology* 28: 225–234. DOI 10.1071/AP99037.
- Amiri A., Holb I.J., Schnabel G. 2009. A new selective medium for the recovery and enumeration of *Monilinia fructicola*, *M. fructigena*, and *M. laxa* from stone fruits. *Phytopathology* 99: 1199–1208. DOI 10.1094/PHYTO-99-10-1199.
- Ann P.J., Tsai J.N., Wong I.T., Hsieh T.F., Lin C.Y. 2009. A simple technique, concentration and application schedule from using neutralized phosphorous acid to control *Phytophthora* diseases. *Plant Pathology Bulletin* 18: 155–165.
- Ávila F.W., Faquin V., Da Silva Lobato A.K., Pereira Baliza D., Marques D.J., Dos Passos A.M.A., Alves Bastos D.E., Silva Guedes E.M. 2012a. Growth, phosphorus status, and nutritional aspect in common bean exposed to different soil phosphate levels and foliar applied phosphorus forms. *Scientific Research and Essays* 7: 2195–2204. DOI 10.5897/SRE11.1329.
- Ávila F.W., Faquin V., Ramos S.J., Pinheiro G.L., Marques D.J., Da Silva Lobato A.K., Ce Oliveira Neto C.F., Ávila P.A. 2012b. Effects of phosphite and phosphate supply in a weathered tropical soil on biomass yield, phosphorus status and nutrient concentrations in common bean. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 10: 312–317.
- Barchietto T., Saindrenan P., Bompeix G. 1989. Characterization of phosphonate uptake in two *Phytophthora* spp. and its inhibition by phosphate. *Archives of Microbiology* 151: 54–58. DOI 10.1007/BF00444669.
- Brunings A.M., Liu G., Simonne E.H., Zhang S., Li Y., Datnoff L.E. 2012. Are Phosphorous and Phosphoric Acid Equal Phosphorous Sources for Plant Growth? *Florida Cooperative Extension Service HS 1010*: 1–7.
- Coffey M.D., Joseph M.C. 1985. Effects of phosphorous acid and fosetyl-Al on the life cycle of *Phytophthora cinnamomi* and *P. citricola*. *Phytopathology* 75: 1042–1046. DOI 10.1094/Phyto-75-1042.
- Daniel R., Guest D. 2006. Defence responses induced by potassium phosphonate in *Phytophthora palmivora* – challenged *Arabidopsis thaliana*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 67: 194–201. DOI 10.1016/j.pmpp.2006.01.003.
- Davis A.J., Grant B.R. 1996. The effect of phosphonate on the sporulation of *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense*. *Australasian Plant Pathology* 25: 31–35. DOI 10.1071/AP96007.
- Dobrowolski M.P., Shearer B.L., Colquhoun I.J., O'Brien P.A., Hardy G.E.St.J. 2008. Selection for decreased sensitivity to phosphite in *Phytophthora cinnamomi* with prolonged use of fungicide. *Plant Pathology* 57: 928–936. DOI 10.1111/j.1365-3059.2008.01883.x.
- Fenn M.E., Coffey M.D. 1984. Studies on the *in vitro* and *in vivo* antifungal activity of fosetyl – Al and phosphorous acid. *Phytopathology* 74: 606–611. DOI 10.1094/Phyto-74-606.
- Fenn M. E., Coffey M. D. 1985. Further evidence for the direct mode of action of fosetyl-Al and phosphorous acid. *Phytopathology* 75: 1064–1068.
- Fenn M., Coffey M.D. 1987. Phosphonate fungicides for control of diseases caused by *Phytophthora*. *California Avocado Society, Yearbook* 71: 606–611.
- Griffith J.M., Smille R.H., Gran B.R. 1990. Alterations in nucleotide and pyrophosphate levels in *Phytophthora palmivora* following exposure to the antifungal potassium phosphonate (phosphite). *Journal of General Microbiology* 136: 1285–1291. DOI 10.1099/00221287-136-7-1285.
- Guest D.I., Bompeix G. 1990. The complex mode of action of phosphonates. *Australasian Plant Pathology* 19: 113–115. DOI 10.1071/AP9900113.
- Guest D., Grant B. 1991. The complex action of phosphonates as antifungal agents. *Biological Reviews* 66: 159–187. DOI 10.1111/j.1469-185X.1991.tb01139.x.
- Hardy G.E.St.J. 2009. Phosphite and its potential to control *P. cinnamomi* in natural plant communities and adjacent rehabilitated mine sites in Western Australia, “*Phytophthora* diseases of forest trees” IUFRO Working Party 7.02.09, Proceedings from the first international meeting on phytophthoras in forest and wild land ecosystems: 82–86.
- Hirosse E.H., Creste J.E., Custódio C.C., Machado-Neto N.B. 2012. *In vitro* growth of sweet potato fed with potassium phosphite. *Acta Scientiarum, Agronomy* 34: 85–91. DOI 10.4025/actasciagron.v34i1.10810.
- Jackson T.J., Burges T., Colquhoun I.J., Hardy G.E.St.J. 2000. Action of the fungicide phosphite on *Eucalyptus marginata* inoculated with *Phytophthora cinnamomi*. *Plant Pathology* 49: 147–154. DOI 10.1046/j.1365-3059.2000.00422.x.
- Jung T. 2008. Widespread *Phytophthora* infestations of nursery stock in Central Europe as major pathway of *Phytophthora* diseases of forests and semi-natural ecosystems. 3rd International Workshop *Phytophthora/Pythium* and related genera. 9th Congress of Plant Pathology, Turin, Italy, August 24-29.2008.
- Kelderer M., Matteazzi A., Casera C. 2006. Effects of the period of application of K-phosphite on residues on apple fruits, Eco-fruit – 12th International Conference on Cultivation Technique and Phytopathological Problems in Organic Fruit-Growing: Proceedings to the Conference from 31st January to 2nd February 2006 at Weinsberg/Germany: 225–227.
- Korzeniowski M., Orlikowski L.B. 2008. Ochrona różanecznika przed fytoftorozą (*Phytophthora* spp.), środkami zawierającymi fosetyl glinowy, propamokarb i fenamidon. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 529: 35–39.
- Landschoot P., Cook J. 2005. Sorting out the phosphonate products. *Golf Course Management* 11: 73–77.
- Lovatt C.J. 1990. Factors affecting fruit set/early fruit drop in avocado. *California Avocado Society Yearbooks* 74: 193–199.
- MacIntire W.H., Winterberg S.H., Gardi L.J., Sterges A.J., Clements L.B. 1950. Fertilizer evaluation of certain phosphorus, phosphorous and phosphoric materials by means of pot cultures. *Agronomy Journal* 42: 543–549.
- Martin H., Grant B.R., Stehmann C. 1998. Inhibition of inorganic pyrophosphatase by phosphonate – a site of action in *Phytophthora* spp.? *Pesticide Biochemistry and Physiology* 61: 65–77.
- Matheron M.E. 2000. Impact of azoxystrobin, dimethomorph, fluaziam, fosetyl-Al, and metalaxyl on growth, sporulation, and zoospore cyst germination of three *Phytophthora* spp. *Plant Disease* 84: 454–458. DOI 10.1094/PDIS.2000.84.4.454.
- McDonald A.E., Grant B.R., Plaxton W.C. 2001a. Phosphite (phosphorous acid): its relevance in the environment and agriculture, and influence on the plant phosphate starvation. *Journal of Plant Nutrition* 24: 1505–1519. DOI 10.1081/PLN-100106017.
- McDonald A.E., Nier J.O., Plaxton C. 2001b. Phosphite disturbs the acclimation of *Saccharomyces cerevisiae* to phosphate starvation. *Canadian Journal of Microbiology* 47: 969–978.
- Moor U., Pöldma P., Tõnutare T., Karp K., Starast M., Vool E. 2009. Effect of phosphite fertilization on growth, field and fruit com-

- position of strawberries. *Scientia Horticulturae* 119: 264–269. DOI 10.1016/j.scienta.2008.08.005.
- Muszyńska D., Orlikowski L.B. 2010. Wykorzystanie propamokarbu z fosfitem glinowym w ochronie cyprysika i pelargonii przed *Phytophthora cinnamomi* i *Pythium ultimum*. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 554: 113–118.
- Niere J.O., Griffith J.M., Grant B.R. 1990. ³¹P NMR studies on the effect of phosphite on *Phytophthora palmivora*. *Journal of General Microbiology* 136: 147–156. DOI 10.1099/00221287-136-1-147.
- Orlikowski L.B. 2004. Chemical control of Rhododendron twig blight caused by *Phytophthora ramorum*. *Journal of Plant Protection Research* 44(1): 41–46.
- Orlikowski L.B. 2006. Ochrona roślin ozdobnych w szkółkach pojemnikowych przed fitoforozą. *Progress in Plant Protection / Postępy w Ochronie Roślin* 46 (1): 358–365.
- Othake H., Wu H., Imazu K., Anbe Y., Kuroda A. 1996. Bacterial phosphonate degradation, phosphate oxidation and polyphosphate accumulation. *Resources. Conservation and Recycling* 18: 125–134. DOI 10.1016/S0921-3449(96)01173-1.
- Ouimette D.G., Coffey M.D. 1989. Phosphonate levels in avocado (*Persea americana*) seedlings and soil following treatment with fosetyl-Al or potassium phosphonate. *Plant Disease* 73: 212–215. DOI 10.1094/PD-73-0212.
- Pankhurst C.E., Hawke B.G., McDonald H.J. 1998. Role of root disease in the poor establishment of Medicago pastures after cereal cropping in South Australia. *Plant Pathology* 47: 749–758.
- Pscheidt J.W., Ocamb C.M. 2013. Fungicide theory of use and mode of action. *Pacific Northwest Plant Disease Management Handbook*.
- Ratjen A.M., Gerendás J. 2009. A critical assessment of the suitability of phosphite as a source of phosphorous. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 172: 821–828. DOI 10.1002/jpln.200800287.
- Schroetter S., Kreuzig R., Angeles-Wedler D., Schnug E. 2006. Effect of phosphite on phosphorus supply and growth of corn (*Zea mays*). *Landbauforschung Völkenrode* 56: 87–99.
- Singh V.K., Wood S.M., Knowles V.L., Plaxton W.C. 2003. Phosphite accelerates programmed cell death in phosphate-starved oilseed rape (*Brassica napus*) suspension cell cultures. *Planta* 218: 233–239. DOI 10.1007/s00425-003-1088-2.
- Smillie F., Peers S. H., Elderfield A. J., Bolton C., Flower R. J. 1989a. Differential regulation by glucocorticoids of intracellular lipocortin I, II and V in rat mixed peritoneal leukocytes. *British Journal of Pharmacology* 97, 425p.
- Smillie R., Grant B.R., Guest D. 1989b. The mode of action of phosphite: evidence for both direct and indirect modes of action on three *Phytophthora* spp. *In Plants Phytopathology* 79: 921–926.
- Soulié M.C., Malfatti P., Demandre C., Bompeix G., Monéger R. 1995. Phosphonate inhibition in the biosynthetic pathway of polyunsaturated long chain fatty acids of *Phytophthora capsici*. *Plant Science* 105: 53–61.
- Stöven K., Schroetter S., Panten K., Schnug E. 2007. Effect of phosphite on soil microbial enzyme activity and the feeding activity of soil mesofauna. *Landbauforschung Völkenrode* 2: 127–131.
- Thao H.T.B., Yamakawa T., Shibata K., Sarr P.S., Myint A.K. 2008. Growth responded of komatsuna (*Brassica rapa* var. *peruviridis*) to root and foliar application of phosphite. *Plant Soil* 308: 1–10.
- Thao H.T.B., Yamakawa T. 2009. Phosphite (phosphorous acid): fungicide, fertilizer or bio-stimulator? *Soil Science and Plant Nutrition* 55: 228–234. DOI 10.1111/j.1747-0765.2009.00365.x.
- Thao H.T.B., Yamakawa T. 2010. Phosphate absorption of intact komatsuna plants as influences by phosphate. *Soil Science and Plant Nutrition* 56: 228–234. DOI 10.1111/j.1747-0765.2009.00431.x.
- Tkaczyk M., Nowakowska J.A., Oszako T. 2014. Nawozy fosforynowe jako stymulatory wzrostu roślin w szkółkach leśnych. *Sylwan* 158(1): 3–9.
- Wilkinson C.J., Holmes J.M., Dell B., McComb J.A., Shearer B.L., Colquhoun I.J., Hardy G.E.StJ. 2001a. Effect of Phosphite on in planta zoospore production of *Phytophthora cinnamomi*. *Plant Pathology* 50: 587–593. DOI 10.1046/j.1365-3059.2001.00605.x.
- Wilkinson C.J., Holmes J.M., Tynan K.M., Colquhoun I.J., McComb J.A., Hardy G.E.StJ., Dell B. 2001b. Ability of phosphite applied in a glasshouse trial to control *Phytophthora cinnamomi* in five plant species native to Western Australia. *Australasian Plant Pathology* 30: 343–351. DOI 10.1071/AP01055.
- Wilkinson C.J., Shearer B.L., Jackson T.J., Hardy G.F.StJ. 2001c. Variation in sensitivity of Western Australian isolates of *Phytophthora cinnamomi* to phosphite in vitro. *Plant Pathology* 50: 83–89. DOI 10.1046/j.1365-3059.2001.00539.x.
- Wojdyła A., Wieczorek W., Świętosławski J. 2010. Nawóz do ochrony róż przed mączniakiem prawdziwym. *Progress in Plant Protection / Postępy w Ochronie Roślin* 50(1): 402–405.
- Wojdyła A., Wieczorek W., Świętosławski J. 2011. Nawóz powodujący obniżenie występowania szarej pleśni w roślinach ozdobnych. *Progress in Plant Protection / Postępy w Ochronie Roślin* 51 (3): 1212–1216.
- Yamada T., Hashimoto H., Shiraishi T., Oku H. 1989. Suppression of pisatin, phenylalanine ammonia-lyase mRNA, and chalcone synthase mRNA accumulation by a putative pathogenicity factor from the fungus *Mycosphaerella pinodes*. *Molecular Plant-Microbe Interaction* 2(5): 256–261. DOI 10.1094/MPMI-2-256.

Wkład autorów

M.T. – koncepcja i złożenie pracy, opracowanie tekstu artykułu, przygotowanie maszynopisu, przygotowanie rycin; K.K., J.A.N., T.O. – koncepcja i złożenie pracy, opracowanie tekstu artykułu; J.S. – przegląd literatury, opracowanie tekstu artykułu.

Wykorzystanie związków fosforowych w leśnictwie

The use of phosphates in forestry

Miłosz Tkaczyk^{1*} , Katarzyna A. Kubiak¹, Jacek Sawicki², Justyna A. Nowakowska³ , Tomasz Oszako¹ 

¹Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ochrony Lasu, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-90 Raszyn; ²Kazgod Sp. z o.o., ul. Wierzbowa 7, 05-870 Błonie; ³Instytut Badawczy Leśnictwa, Laboratorium Biologii Molekularnej, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

*Tel. +48 22 7150610, fax +48 22 7150557, e-mail: M.Tkaczyk@ibles.waw.pl

Abstract. Phosphite preparations are now an important alternative in plant protection against new, invasive pathogens of the genus *Phytophthora* and/or *Pythium*. It is crucial to intervene when alien, invasive oomycetes are carried to plantations or forest stands and attack fine roots via zoospores. The aim of this paper was to demonstrate the possibility of phosphite application to induce resistance to tree pathogens. Phosphate-based fertilizers have been used successfully in nurseries, where application is relatively easy by means of foliar sprays. The traditional fungicides, which are effective in combating fungi, however, fail to control oomycetes. Instead, they mask the disease, which in turn causes serious damage to seedlings after they have been planted in a suitable environment. Moreover, the number of effective fungicides available for forest plant protection has continued to decrease in the last decade. The effectiveness of the chemicals is reduced due to their frequent use and their similarity in terms of the active compound or the mechanism of action. Given the low diversity of active compounds, it is necessary to monitor the development of resistance of pathogens to fungicides by means of molecular biology (sequencing and quantitative PCR). Minimizing the undesired side effects of chemicals on both, mycorrhizal fungi and pathogens can be achieved by strict adherence to rigorous security measures and, where possible, frequently changing the active compounds to alternatives such as phosphites. The significance of phosphate and phosphite uptake by trees is still a matter of debate, especially under field conditions. Nevertheless, phosphites are environmentally friendly compounds, which constitute an alternative or complement to the traditional chemicals (in accordance with the Directive on Integrated Plant management).

Keywords: Pathogens, plant protection, fertilizers

1. Wstęp

Do niedawna sądzono, że fosforyny oddziałują toksycznie tylko w bezpośrednim kontakcie z patogenami (np. rodzaju *Phytophthora*), a zatem należy je stosować bezpośrednio w miejscu infekcji, i w stosunkowo wysokim stężeniu (Fenn, Coffey 1984; 1985). Szczegółowe badania wykazały jednak, że nie ma związku między stężeniem fosforynu a jego skutecznością, a zastosowanie wysokiego stężenia było całkowicie nietoksyczne dla grzybów (Smillie et al. 1989a). Dalsze badania ujawniły, że stosowanie fosforynów wpływa na zmniejszenie zarodnikowania organizmów rodzaju *Phytophthora*. W wyniku ich działania zmniejszają się ściany komórkowe roślin i ilość supresorów maskujących rozwój choroby. Efektem tych badań było powstanie wielu nawozów na bazie fosforynów (Lovatt 1990). Badania

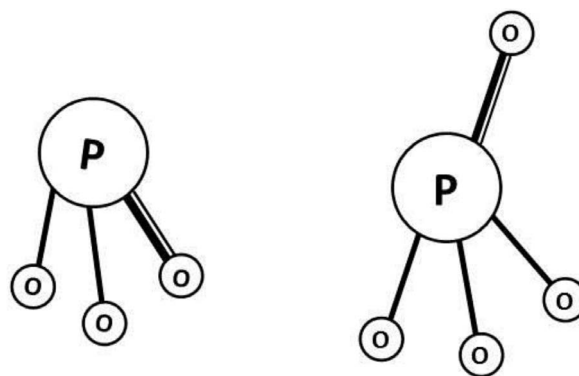
na temat stosowania nawozów w celu zmniejszenia częstości występowania zamierania drzew zostały przeprowadzone w Niemczech w latach 2006–2009 przez Junga (2008). W Polsce w 2009 roku Instytut Sadownictwa i Kwiaciarstwa w Skierniewicach prowadził prace badawcze nad możliwością wykorzystania do ochrony roślin nawozu Actifos, zawierającego w swoim składzie fosforyny w formie amonowej (Orlikowski 2004, 2006; Korzeniowski, Orlikowski 2008; Muszyńska, Orlikowski 2010). Podobne prace prowadzono również w Instytucie Badawczym Leśnictwa (Tkaczyk et al. 2014).

Celem niniejszego opracowania jest próba podsumowania wyników badań nad fosforynami w trzech aspektach: jako nawozów, fungicydów i biostymulatorów (odporności), i wskazanie możliwości ich zastosowania w leśnictwie, np. w kontekście dyrektywy UE o integrowanej ochronie roślin.

Wpłynęło: 28.07.2015 r., zrecenzowano: 19.08.2015 r., zaakceptowano: 21.08.2015 r.

2. Fosforyny stosowane jako nawóz

Fosforyny, jako sole kwasu fosforowego H_3PO_3 (ortofosforowego III), różnią się od kwasu fosforowego H_3PO_4 (ortofosforowego V) jednym atomem tlenu mniej (ryc. 1). Różnica ta sprawia, że fosforyny mają większą mobilność w glebie i tkankach roślinnych niż fosforany oraz większą możliwość wnikania do roślin poprzez liście, łodygi i korzenie, a dzięki temu są łatwiej pobierane i transportowane za pośrednictwem ksylemu i floemu (Guest, Grant 1991). Zdania na temat wykorzystywania przez rośliny fosforynów jako źródła fosforu są podzielone. Thao i Yamakawa (2010) przytaczają badania MacIntire i innych (1950), które wykazały, że fosforyny są źródłem fosforu. Thao i inni (2008) sprawdzali przydatność fosforynu jako nawozu w uprawach szpinaku. Wykazali, że w sytuacji, kiedy dostarczano roślinom obie formy fosforową i fosforynową w wystarczających dawkach, to nie obserwowano symptomów braku fosforu. Kiedy natomiast źródło fosforu zastąpiono wyłącznie fosforynami, to doprowadziło to do ograniczenia wzrostu szpinaku. Podobną zależność zaobserwowano w uprawach komatsuny – *Brassica rapa* var. *perviridis* (Thao et al. 2008; Thao, Yamakawa 2009; Thao, Yamakawa 2010). Inni badacze potwierdzili, że fosforyn nie może być podawany jako źródło fosforu w kulturach tkankowych batatów (Hirosse et al. 2012). W badaniach Moor i innych (2009) zastosowanie fosforynów, jako nawozu do truskawek, nie wpłynęło na wzrost roślin lub na zwiększenie owocowania. Ávila i inni (2012b) na przykładzie kukurydzy udowodnili, że stosowanie nawożenia fosforynami przyczynia się do ograniczenia możliwości pobierania przez roślinę fosforu w czystej formie, niezależnie od stopnia odżywienia fosforem. Zastąpienie $\frac{1}{4}$ dawki nawożenia fosforem przez fosforyn doprowadziło do zmniejszenia produkcji biomasy rośliny wykazującej niedobór fosforu. Efektu tego nie zaobserwowano w wariantach, gdy rośliny były prawidłowo odżywione. Podobne badania nad wpływem nawożenia dolistnego fosforynami na wzrost kukurydzy prowadzili Schroetter i inni (2006), którzy udowodnili, iż niedostateczne zaopatrzenie roślin w fosfor doprowadziło do ich skarłowacenia, a nawet do zamierania. Efekt ten był o wiele mniejszy, kiedy rośliny były prawidłowo odżywione wszystkimi niezbędnymi składnikami odżywczymi. W badaniach Ratjena i Gerendása (2009) cukinie, które wykazywały niedobór fosforu, zostały poważnie uszkodzone w wariantach, w których zastosowano nawożenia fosforynami. Inne badania nad wpływem nawożenia fosforynami na plon biomasy fasoli zwyczajnej (Ávila et al. 2012a) pokazały, że w momencie kiedy fosforyn dodano w niewielkich ilościach, nie zaobserwowano znaczących zmian biomasy roślin, natomiast zwiększenie dawki preparatu spowodowało jej znaczące zmniejszenie. Badania te prowadzono zarówno na roślinach dobrze, jak i słabo odżywionych fosforem. W wariantach niedoboru fosforu w roślinach zastosowano dolistne nawożenia, które doprowadziło do ich uszkodzenia (Ávila et al. 2012a). Generalnie, uważa się,



Rycina 1. Struktura chemiczna jonów fosforynowego (po lewej) i fosforowego (po prawej), zmodyfikowano za Guest, Grant (1991)

Figure 1. The Phosphite ionic compound (left) and the phosphate ionic compound (right), modified by Guest, Grant (1991)

że fosforyny są bardzo stabilnym związkiem chemicznym i nie ulegają przemianom do fosforanów, które mogą być wykorzystane przez roślinę jako źródło pokarmu (Ouimet, Coffey 1989). Wynika to z pojedynczego wiązania pomiędzy węglem i fosforem, które jest odporne na hydrolizę i nie ulega biodegradacji (Othake et al. 1996; Kelderer et al. 2006). Dotychczas nie znaleziono enzymu roślinnego będącego w stanie utlenić fosforyny do formy fosforowej, chociaż z korzeni awokado wyizolowano bakterie, które mają możliwość utlenienia fosforynów w tkankach roślinnych (Brunings et al. 2012). Bakterie o podobnych właściwościach zlokalizowano również w glebie (Stöven et al. 2007), zalicza się do nich gatunki, takie jak: *Escherichia coli*, *Klebsiella aerogenes*, *Agrobacterium tumefaciens* i bakterie z rodzajów *Pseudomonas* i *Rhizobium*. Jednak proces ten jest zależny od wielu czynników środowiskowych: temperatury, wilgotności gleby i pH, natomiast okres utleniania się fosforynów może zachodzić od kilku tygodni do nawet roku (McDonald et al. 2001a).

3. Fosforyny stosowane jako fungicyd

W latach 70. XX wieku zaczęto zwracać większą uwagę na fosforyny jako potencjalne środki do ochrony roślin (Barchietto et al. 1989; Martin et al. 1998; McDonald et al. 2001b). Wówczas francuska firma Rhône-Poulenc Agrochimie wprowadziła na rynek nowy fungicyd służący do ochrony roślin przed mączniakiem rzekomym i chorobami powodowanymi przez organizmy rodzaju *Phytophthora* (Fenn, Coffey 1987; Landschoot, Cook 2005; Ann et al. 2009; Wojdyła et al. 2010; Wojdyła et al. 2011). Był to środek zawierający jako substancję aktywną fosetyl glinowy. O działaniu preparatów zawierających w swoim składzie fosforyny przeciwko Oomycetes (rodzaje *Phytophthora*, *Pythium*, *Peronospora*, *Bremia* i *Plasmopara*) donosiło wielu autorów (Pankhurst et al. 1998; Aberton et al. 1999; Dobrowolski et al. 2008; Amiri et al. 2009; Ann et al. 2009;

Hardy 2009; Wilkinson et al. 2001a). Ouimette i Coffey (1989) zaobserwowali działanie pięciu różnych związków mających w składzie fosforu na 34 izolaty, dziewięciu różnych gatunków z rodzaju *Phytophthora* w warunkach *in vitro*, natomiast Wilkinson i inni (2001b) w tych samych warunkach badali oddziaływanie fosforu potasu na 71 izolatów *Phytophthora cinnamomi*. Wrażliwość patogenów na fosfor rośla wraz ze zwiększeniem stężenia preparatu, chociaż niektóre izolaty słabo reagowały na zwiększanie dawek. Ograniczenie rozwoju *Phytophthora plurivora* i *P. cinnamomi* dzięki zastosowaniu fosforu w warunkach *in vitro* opisali Fenn i Coffey (1984). Mechanizm ten polega na ograniczeniu wzrostu komórek patogenu i ograniczeniu zarodnikowania (Griffith et al. 1990; Niere et al. 1990; Soulié et al. 1995; Davis, Grant 1996; Jackson et al. 2000; Matheron 2000; Wilkinson et al. 2001c). Coffey i Joseph (1985) zauważyli wpływ preparatów fosforowych na wzrost i rozwój *P. plurivora* i *P. cinnamomi*, m.in. poprzez znaczne zahamowanie przyrostów grzybni, ograniczenie formowania oospor (nawet do 97%), czy 2–3-krotne zmniejszenie liczby wytwarzanych zoosporangiów oraz zmniejszenie o połowę produkcji chlamidospor. Zjawisko to jest związane z zakłóceniem przez fosforu metabolizmu patogenów (Griffith et al. 1990; McDonald et al. 2001). Smillie i inni (1989b), testując działanie fosforu przeciwko *P. cinnamomi* na łubinie, *P. nicotianae* na tytoniu oraz *P. palmivora* na melonowcu właściwym (papaja), również stwierdzili, że odpowiednie stężenie fosforu może ochronić rośliny przed tymi patogenami.

4. Fosfor stosowany jako biostymulator (odporności i wzrostu)

Pscheidt i Ocamb (2013) zauważyli, że stężenia fosforu w roślinach, które ochroniły się przed infekcją były niższe od tych, które były niezbędne do zahamowania wzrostu patogenów w warunkach *in vitro* i dlatego postawili hipotezę, że istnieją roślinne systemy obronne, współdziałające z fosforem w celu ograniczenia rozwoju patogenów. Ich aktywacja następuje w momencie kontaktu z patogenami. Fosfor, oprócz bezpośredniego wpływu na wzrost i rozwój patogenów, ograniczając wytwarzanie supresorów maskujących obecność czynników chorobotwórczych i w ten sposób przyspieszają reakcje obronne roślin (Yamada et al. 1989). Natomiast kontakt tkanek roślinnych z patogenami w obecności fosforu wywołuje reakcje obronne, np. syntezę fitoaleksyn w komórkach roślinnych (Guest, Bompeix 1990). Zarówno reakcja rośliny odpornej, jak i podatnej na infekcję jest podobna, a różnica polega jedynie na szybkości tworzenia się fitoaleksyn. Mechanizmy odporności danego gatunku są dziedziczne, a po przezwyciężeniu infekcji stopniowo zanikają. Ilość wytwarzanych fitoaleksyn zależy od wieku rośliny, temperatury otoczenia, zawartości tlenu w powietrzu i ilości inokulum (ryc. 2).

Kolejnymi procesami zachodzącymi w zainfekowanych komórkach w obecności fosforu są: biosynteza etylenu, zwiększenie odporności rośliny na warunki stresowe, wzrost aktywności liazy fenyloalaninowej oraz biosynteza ligniny (Guest, Bompeix 1990). Roślina jest w stanie odizolować porażone komórki (w których powstały fitoaleksyny) od pozostałych, co w konsekwencji prowadzi do ograniczenia rozprzestrzeniania się choroby (Daniel, Guest 2006; Singh et al. 2003).

5. Możliwości zastosowania nawozów fosforowych w leśnictwie

Początkowo wyniki badań z wykorzystaniem fosforu nie były tak dobre jak w przypadku zastosowania kwasu fosforowego (MacIntire et al. 1950). Do lat 80. XX wieku badania na temat stosowania kwasu fosforowego jako nawozu w rolnictwie zostały porzucone na rzecz wyjaśnienia jego wpływu na poprawę wzrostu i zdrowotności roślin.

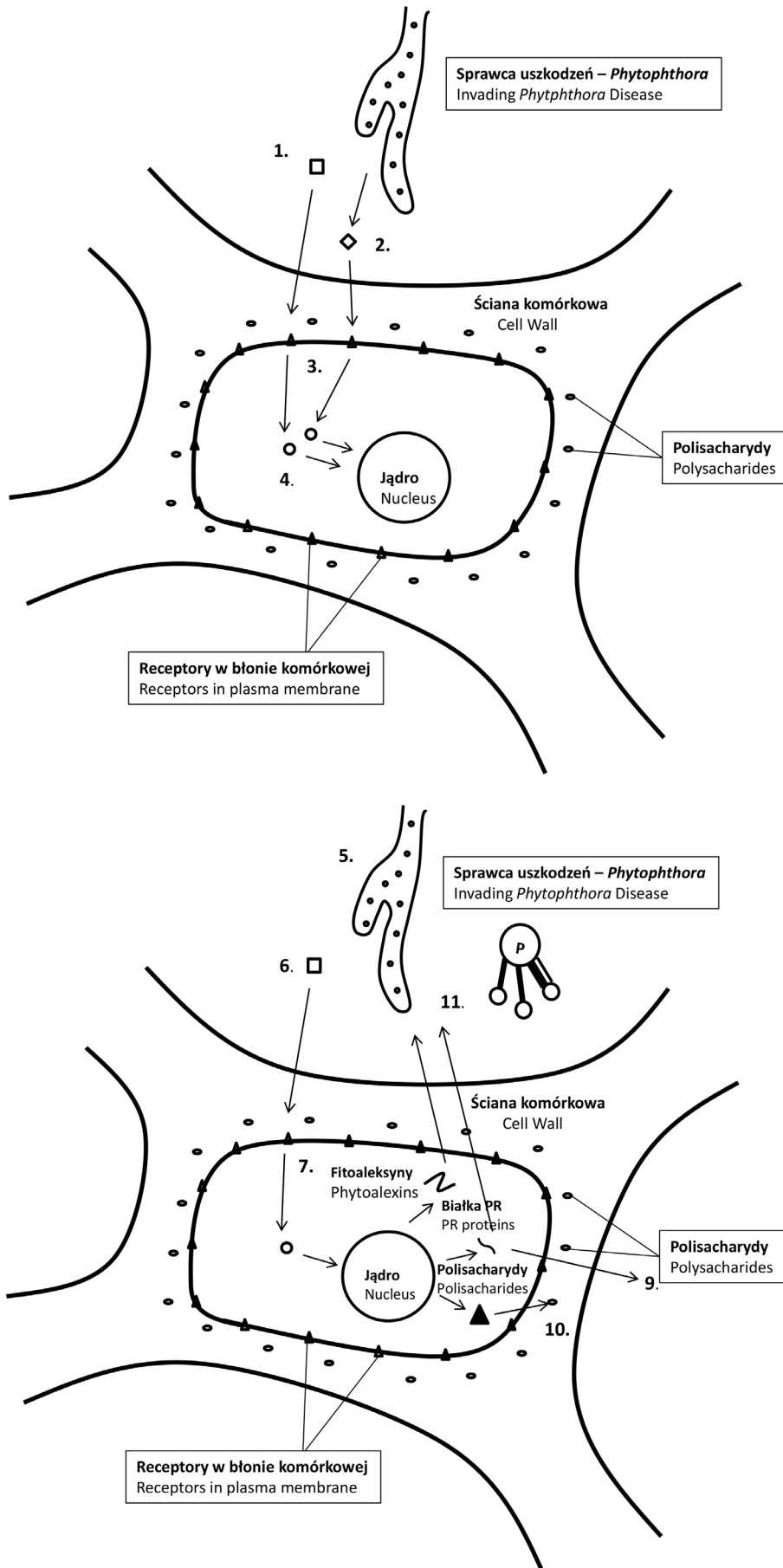
Ze względu na opisane powyżej właściwości fosforu, związki te są bardzo pomocne w ograniczaniu skutków działania patogenów atakujących drobne korzenie roślin. Dodatkowo, w sytuacji ograniczonej liczby środków ochrony roślin dopuszczonych obecnie do stosowania w leśnictwie, wykorzystanie fosforu stało się alternatywą w ramach integrowanej ochrony roślin. Instytut Badawczy Leśnictwa w ramach projektu badawczego dla Lasów Państwowych wykonał z powodzeniem serię doświadczeń w szkółkach leśnych oraz prowadzi w ramach europejskiego programu Life+ eksperymentalne opryskiwania chorych fragmentów drzewostanów dębowych na terenie Płyty Krotoszyńskiej. Wstępne wyniki są zachęcające, a ich podsumowanie nastąpi w roku 2017, po zakończeniu analizy stanu koron i korzeni badanych drzew. W przypadku powodzenia fosforu będą szczególnie cennymi związkami do ochrony 60-letnich i starszych drzewostanów dębowych, zaatakowanych przez obce, inwazyjne, patogeniczne łęgniowce.

Konflikt interesów

Autorzy deklarują brak potencjalnych konfliktów.

Podziękowania i źródła finansowania

Praca została zrealizowana w ramach projektu badawczego Life 11 ENV/PL/459 PROJECT ACRONIM: HE-SOFF „Evaluation of the health state of forests and an effect of phosphate treatments with the use of photovoltaic SLE UAV”, finansowanego przez The European Community according to LIFE+ Program and by the National Fund for Environmental Protection and Water Management in Poland.



Rycina 2. Reakcja komórki roślinnej na obecność *Phytophthora* spp. bez fosforynów (a) i w obecności fosforynów (b) (Guest, Grant 1991):

1. Pewna liczba cząsteczek propagacyjnych patogenu rozpoznawana jest przez komórkę rośliny-gospodarza.
 2. Patogen z rodzaju *Phytophthora* maskuje swoją obecność poprzez wydzielanie supresorów.
 3. Sprawca choroby nie zostaje rozpoznany.
 4. Do jądra komórki dociera słaby sygnał o zagrożeniu, powodując opóźnienie reakcji obronnych.
 5. Rozwój patogenu zostaje zahamowany poprzez bezpośredni kontakt z fosforynami.
 6. Supresory maskujące obecność patogenu nie są produkowane w obecności fosforynów.
 7. Sprawca choroby zostaje rozpoznany przez komórkę roślinną.
 8. Jako mechanizmy obronne produkowane są fitoaleksyny i białka PR, które bezpośrednio oddziałują na patogeny.
 9. Powstałe białka alarmują o zagrożeniu zdrowe komórki.
 10. Polisacharydy wzmacniają ścianę komórkową.
 11. Patogeny wywołujące chorobę zostają ograniczone lub zwalczone przez system obronny rośliny.
- Figure 2. Reaction of a plant cell to *Phytophthora* spp., without phosphite (a) in the presence of phosphite (b) (Guest, Grant 1991):
1. Some molecules from the disease are recognised directly.
 2. *Phytophthora* disease masks its recognition with suppressors.
 3. Recognition fails at host-cell interface.
 4. Only a weak signal goes to cell nucleus, this delays the plants' defence response.
 5. Pathogen is affected by phosphite.
 6. Suppressors either under or not produced.
 7. Recognition of disease by plant cell.
 8. Phosphite encourages defensive molecules, such as phytoalexins and PR proteins, to attack the pathogen directly.
 9. Defensive molecules send alarm signals to cells that have not yet been attacked.
 10. Polysaccharides strengthen the cell wall adding additional protection.
 11. Pathogen is limited or killed by plant response.

Literatura

- Aberton M.J., Wilson B.A., Cahill D.M. 1999. The use of potassium phosphonate to control *Phytophthora cinnamomi* in native vegetation at Anlesea, Victoria. *Australasian Plant Pathology* 28: 225–234. DOI 10.1071/AP99037.
- Amiri A., Holb I.J., Schnabel G. 2009. A new selective medium for the recovery and enumeration of *Monilinia fructicola*, *M. fructigena*, and *M. laxa* from stone fruits. *Phytopathology* 99: 1199–1208. DOI 10.1094/PHYTO-99-10-1199.
- Ann P.J., Tsai J.N., Wong I.T., Hsieh T.F., Lin C.Y. 2009. A simple technique, concentration and application schedule from using neutralized phosphorous acid to control *Phytophthora* diseases. *Plant Pathology Bulletin* 18: 155–165.
- Ávila F.W., Faquin V., Da Silva Lobato A.K., Pereira Baliza D., Marques D.J., Dos Passos A.M.A., Alves Bastos D.E., Silva Guedes E.M. 2012a. Growth, phosphorus status, and nutritional aspect in common bean exposed to different soil phosphate levels and foliar applied phosphorus forms. *Scientific Research and Essays* 7: 2195–2204. DOI 10.5897/SRE11.1329.
- Ávila F.W., Faquin V., Ramos S.J., Pinheiro G.L., Marques D.J., Da Silva Lobato A.K., Ce Oliveira Neto C.F., Ávila P.A. 2012b. Effects of phosphite and phosphate supply in a weathered tropical soil on biomass yield, phosphorus status and nutrient concentrations in common bean. *Journal of Food, Agriculture & Environment* 10: 312–317.
- Barchietto T., Saindrenan P., Bompeix G. 1989. Characterization of phosphonate uptake in two *Phytophthora* spp. and its inhibition by phosphate. *Archives of Microbiology* 151: 54–58. DOI 10.1007/BF00444669.
- Brunings A.M., Liu G., Simonne E.H., Zhang S., Li Y., Datnoff L.E. 2012. Are Phosphorous and Phosphoric Acid Equal Phosphorous Sources for Plant Growth? *Florida Cooperative Extension Service HS 1010*: 1–7.
- Coffey M.D., Joseph M.C. 1985. Effects of phosphorous acid and fosetyl-Al on the life cycle of *Phytophthora cinnamomi* and *P. citricola*. *Phytopathology* 75: 1042–1046. DOI 10.1094/Phyto-75-1042.
- Daniel R., Guest D. 2006. Defence responses induced by potassium phosphonate in *Phytophthora palmivora* – challenged *Arabidopsis thaliana*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 67: 194–201. DOI 10.1016/j.pmpp.2006.01.003.
- Davis A.J., Grant B.R. 1996. The effect of phosphonate on the sporulation of *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense*. *Australasian Plant Pathology* 25: 31–35. DOI 10.1071/AP96007.
- Dobrowolski M.P., Shearer B.L., Colquhoun I.J., O'Brien P.A., Hardy G.E.St.J. 2008. Selection for decreased sensitivity to phosphite in *Phytophthora cinnamomi* with prolonged use of fungicide. *Plant Pathology* 57: 928–936. DOI 10.1111/j.1365-3059.2008.01883.x.
- Fenn M.E., Coffey M.D. 1984. Studies on the *in vitro* and *in vivo* antifungal activity of fosetyl – Al and phosphorous acid. *Phytopathology* 74: 606–611. DOI 10.1094/Phyto-74-606.
- Fenn M. E., Coffey M. D. 1985. Further evidence for the direct mode of action of fosetyl-Al and phosphorous acid. *Phytopathology* 75: 1064–1068.
- Fenn M., Coffey M.D. 1987. Phosphonate fungicides for control of diseases caused by *Phytophthora*. *California Avocado Society, Yearbook* 71: 606–611.
- Griffith J.M., Smille R.H., Gran B.R. 1990. Alterations in nucleotide and pyrophosphate levels in *Phytophthora palmivora* following exposure to the antifungal potassium phosphonate (phosphite). *Journal of General Microbiology* 136: 1285–1291. DOI 10.1099/00221287-136-7-1285.
- Guest D.I., Bompeix G. 1990. The complex mode of action of phosphonates. *Australasian Plant Pathology* 19: 113–115. DOI 10.1071/AP9900113.
- Guest D., Grant B. 1991. The complex action of phosphonates as antifungal agents. *Biological Reviews* 66: 159–187. DOI 10.1111/j.1469-185X.1991.tb01139.x.
- Hardy G.E.St.J. 2009. Phosphite and its potential to control *P. cinnamomi* in natural plant communities and adjacent rehabilitated mine sites in Western Australia, “*Phytophthora* diseases of forest trees” IUFRO Working Party 7.02.09, Proceedings from the first international meeting on phytophthoras in forest and wild land ecosystems: 82–86.
- Hirosse E.H., Creste J.E., Custódio C.C., Machado-Neto N.B. 2012. *In vitro* growth of sweet potato fed with potassium phosphite. *Acta Scientiarum, Agronomy* 34: 85–91. DOI 10.4025/actasciagron.v34i1.10810.
- Jackson T.J., Burges T., Colquhoun I.J., Hardy G.E.St.J. 2000. Action of the fungicide phosphite on *Eucalyptus marginata* inoculated with *Phytophthora cinnamomi*. *Plant Pathology* 49: 147–154. DOI 10.1046/j.1365-3059.2000.00422.x.
- Jung T. 2008. Widespread *Phytophthora* infestations of nursery stock in Central Europe as major pathway of *Phytophthora* diseases of forests and semi-natural ecosystems. 3rd International Workshop *Phytophthora/Pythium* and related genera. 9th Congress of Plant Pathology, Turin, Italy, August 24-29.2008.
- Kelderer M., Matteazzi A., Casera C. 2006. Effects of the period of application of K-phosphite on residues on apple fruits, Eco-fruit – 12th International Conference on Cultivation Technique and Phytopathological Problems in Organic Fruit-Growing: Proceedings to the Conference from 31st January to 2nd February 2006 at Weinsberg/Germany: 225–227.
- Korzeniowski M., Orlikowski L.B. 2008. Ochrona różanecznika przed fytoftorozą (*Phytophthora* spp.), środkami zawierającymi fosetyl glinowy, propamokarb i fenamidon. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 529: 35–39.
- Landschoot P., Cook J. 2005. Sorting out the phosphonate products. *Golf Course Management* 11: 73–77.
- Lovatt C.J. 1990. Factors affecting fruit set/early fruit drop in avocado. *California Avocado Society Yearbooks* 74: 193–199.
- MacIntire W.H., Winterberg S.H., Gardi L.J., Sterges A.J., Clements L.B. 1950. Fertilizer evaluation of certain phosphorus, phosphorous and phosphoric materials by means of pot cultures. *Agronomy Journal* 42: 543–549.
- Martin H., Grant B.R., Stehmann C. 1998. Inhibition of inorganic pyrophosphatase by phosphonate – a site of action in *Phytophthora* spp.? *Pesticide Biochemistry and Physiology* 61: 65–77.
- Matheron M.E. 2000. Impact of azoxystrobin, dimethomorph, fluaziam, fosetyl-Al, and metalaxyl on growth, sporulation, and zoospore cyst germination of three *Phytophthora* spp. *Plant Disease* 84: 454–458. DOI 10.1094/PDIS.2000.84.4.454.
- McDonald A.E., Grant B.R., Plaxton W.C. 2001a. Phosphite (phosphorous acid): its relevance in the environment and agriculture, and influence on the plant phosphate starvation. *Journal of Plant Nutrition* 24: 1505–1519. DOI 10.1081/PLN-100106017.
- McDonald A.E., Nier J.O., Plaxton C. 2001b. Phosphite disturbs the acclimation of *Saccharomyces cerevisiae* to phosphate starvation. *Canadian Journal of Microbiology* 47: 969–978.
- Moor U., Pöldma P., Tõnutare T., Karp K., Starast M., Vool E. 2009. Effect of phosphite fertilization on growth, field and fruit com-

- position of strawberries. *Scientia Horticulturae* 119: 264–269. DOI 10.1016/j.scienta.2008.08.005.
- Muszyńska D., Orlikowski L.B. 2010. Wykorzystanie propamokarbu z fosfitem glinowym w ochronie cyprysika i pelargonii przed *Phytophthora cinnamomi* i *Pythium ultimum*. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 554: 113–118.
- Niere J.O., Griffith J.M., Grant B.R. 1990. ³¹P NMR studies on the effect of phosphite on *Phytophthora palmivora*. *Journal of General Microbiology* 136: 147–156. DOI 10.1099/00221287-136-1-147.
- Orlikowski L.B. 2004. Chemical control of Rhododendron twig blight caused by *Phytophthora ramorum*. *Journal of Plant Protection Research* 44(1): 41–46.
- Orlikowski L.B. 2006. Ochrona roślin ozdobnych w szkółkach pojemnikowych przed fytoftorozą. *Progress in Plant Protection / Postępy w Ochronie Roślin* 46 (1): 358–365.
- Othake H., Wu H., Imazu K., Anbe Y., Kuroda A. 1996. Bacterial phosphonate degradation, phosphate oxidation and polyphosphate accumulation. *Resources. Conservation and Recycling* 18: 125–134. DOI 10.1016/S0921-3449(96)01173-1.
- Ouimette D.G., Coffey M.D. 1989. Phosphonate levels in avocado (*Persea americana*) seedlings and soil following treatment with fosetyl-Al or potassium phosphonate. *Plant Disease* 73: 212–215. DOI 10.1094/PD-73-0212.
- Pankhurst C.E., Hawke B.G., McDonald H.J. 1998. Role of root disease in the poor establishment of Medicago pastures after cereal cropping in South Australia. *Plant Pathology* 47: 749–758.
- Pscheidt J.W., Ocamb C.M. 2013. Fungicide theory of use and mode of action. *Pacific Northwest Plant Disease Management Handbook*.
- Ratjen A.M., Gerendás J. 2009. A critical assessment of the suitability of phosphite as a source of phosphorous. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 172: 821–828. DOI 10.1002/jpln.200800287.
- Schroetter S., Kreuzig R., Angeles-Wedler D., Schnug E. 2006. Effect of phosphite on phosphorus supply and growth of corn (*Zea mays*). *Landbauforschung Völkenrode* 56: 87–99.
- Singh V.K., Wood S.M., Knowles V.L., Plaxton W.C. 2003. Phosphite accelerates programmed cell death in phosphate-starved oilseed rape (*Brassica napus*) suspension cell cultures. *Planta* 218: 233–239. DOI 10.1007/s00425-003-1088-2.
- Smillie F., Peers S. H., Elderfield A. J., Bolton C., Flower R. J. 1989a. Differential regulation by glucocorticoids of intracellular lipocortin I, II and V in rat mixed peritoneal leukocytes. *British Journal of Pharmacology* 97, 425p.
- Smillie R., Grant B.R., Guest D. 1989b. The mode of action of phosphite: evidence for both direct and indirect modes of action on three *Phytophthora* spp. *In Plants Phytopathology* 79: 921–926.
- Soulié M.C., Malfatti P., Demandre C., Bompeix G., Monéger R. 1995. Phosphonate inhibition in the biosynthetic pathway of polyunsaturated long chain fatty acids of *Phytophthora capsici*. *Plant Science* 105: 53–61.
- Stöven K., Schroetter S., Panten K., Schnug E. 2007. Effect of phosphite on soil microbial enzyme activity and the feeding activity of soil mesofauna. *Landbauforschung Völkenrode* 2: 127–131.
- Thao H.T.B., Yamakawa T., Shibata K., Sarr P.S., Myint A.K. 2008. Growth responded of komatsuna (*Brassica rapa* var. *peruviridis*) to root and foliar application of phosphite. *Plant Soil* 308: 1–10.
- Thao H.T.B., Yamakawa T. 2009. Phosphite (phosphorous acid): fungicide, fertilizer or bio-stimulator? *Soil Science and Plant Nutrition* 55: 228–234. DOI 10.1111/j.1747-0765.2009.00365.x.
- Thao H.T.B., Yamakawa T. 2010. Phosphate absorption of intact komatsuna plants as influences by phosphate. *Soil Science and Plant Nutrition* 56: 228–234. DOI 10.1111/j.1747-0765.2009.00431.x.
- Tkaczyk M., Nowakowska J.A., Oszako T. 2014. Nawozy fosforynowe jako stymulatory wzrostu roślin w szkółkach leśnych. *Sylwan* 158(1): 3–9.
- Wilkinson C.J., Holmes J.M., Dell B., McComb J.A., Shearer B.L., Colquhoun I.J., Hardy G.E.StJ. 2001a. Effect of Phosphite on in planta zoospore production of *Phytophthora cinnamomi*. *Plant Pathology* 50: 587–593. DOI 10.1046/j.1365-3059.2001.00605.x.
- Wilkinson C.J., Holmes J.M., Tynan K.M., Colquhoun I.J., McComb J.A., Hardy G.E.StJ., Dell B. 2001b. Ability of phosphite applied in a glasshouse trial to control *Phytophthora cinnamomi* in five plant species native to Western Australia. *Australasian Plant Pathology* 30: 343–351. DOI 10.1071/AP01055.
- Wilkinson C.J., Shearer B.L., Jackson T.J., Hardy G.F.StJ. 2001c. Variation in sensitivity of Western Australian isolates of *Phytophthora cinnamomi* to phosphite in vitro. *Plant Pathology* 50: 83–89. DOI 10.1046/j.1365-3059.2001.00539.x.
- Wojdyła A., Wieczorek W., Świętosławski J. 2010. Nawóz do ochrony róż przed mączniakiem prawdziwym. *Progress in Plant Protection / Postępy w Ochronie Roślin* 50(1): 402–405.
- Wojdyła A., Wieczorek W., Świętosławski J. 2011. Nawóz powodujący obniżenie występowania szarej pleśni w roślinach ozdobnych. *Progress in Plant Protection / Postępy w Ochronie Roślin* 51 (3): 1212–1216.
- Yamada T., Hashimoto H., Shiraishi T., Oku H. 1989. Suppression of pisatin, phenylalanine ammonia-lyase mRNA, and chalcone synthase mRNA accumulation by a putative pathogenicity factor from the fungus *Mycosphaerella pinodes*. *Molecular Plant-Microbe Interaction* 2(5): 256–261. DOI 10.1094/MPMI-2-256.

Wkład autorów

M.T. – koncepcja i złożenie pracy, opracowanie tekstu artykułu, przygotowanie maszynopisu, przygotowanie rycin; K.K., J.A.N., T.O. – koncepcja i złożenie pracy, opracowanie tekstu artykułu; J.S. – przegląd literatury, opracowanie tekstu artykułu.