

HORMETICKÁ ODPOVEĎ RASTLÍN NA IÓNY KOVŮV A POLOKOVŮV

**BEÁTA PIRSELOVÁ, ĽUDMILA GALUŠČÁKOVÁ
a LIBUŠA LENGYELOVÁ**

*Katedra botaniky a genetiky, Fakulta prírodných vied,
Univerzita Konštantína filozofa v Nitre, Nábřežie Mládeže
91, 949 74 Nitra
bpirselova@ukf.sk*

Došlo 2.8.17, prijaté 13.10.17.

Kľúčové slová: kovy, polokovy, rast, rastliny, stimulácia

Obsah

1. Úvod
2. Definícia hormézy
3. História hormézy chemických látok
4. Hormetická odpoveď rastlín na ióny kovov a polokovov
5. Faktory ovplyvňujúce stimulačný účinok kovov a polokovov u rastlín
6. Teórie vysvetľujúce stimulačný účinok kovov a polokovov u rastlín
7. Praktické aplikácie hormetického vplyvu kovov a polokovov u rastlín
8. Záver

1. Úvod

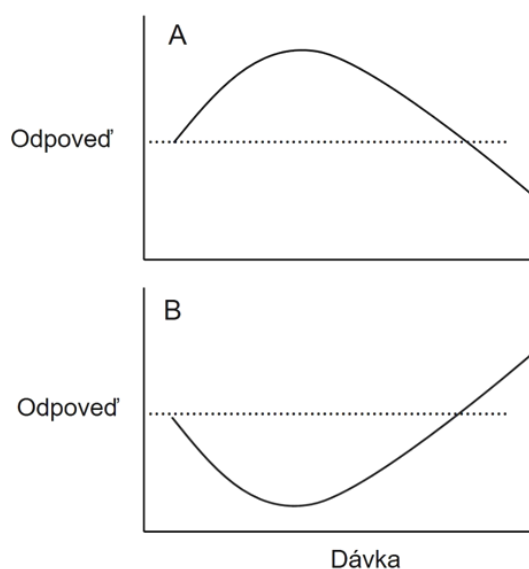
Stimulačný účinok nízkych dávok žiarenia a toxických chemických látok na rast a metabolizmus bol doteraz pozorovaný u všetkých organizmov. Vo všeobecnosti najviac študovanou oblasťou výskumu chemickej stimulácie bol výskum zameraný na testovanie vplyvu nízkych dávok chemikálií na rast rastlín a o niečo neskôr aj výskum zameraný na rast húb a baktérií. Do konca 19. storočia došlo v týchto dominantných oblastiach k značnej aktivite, a to najmä vďaka perspektívnemu využitiu na priemyselné a poľnohospodárske účely. V prípade výskumu rastlín došlo k výraznému záujmu o zvýšenie poľnohospodárskej produktivity, zatiaľ čo v prípade rastu a metabolizmu húb išlo o to, nájsť spôsoby, ako zlepšiť, zdokonaľiť a aplikovať proces fermentácie. Doterajšie štúdie potvrdili stimulačný účinok viacerých neesenciálnych prvkov a zlúčenín, vrátane alkoholu, organických rozpúšťadiel, ťažkých kovov, polokovov, fluóru, herbicídov a solí.

Cieľom prehľadného referátu je zhrnúť poznatky o stimulačnom účinku kovov a polokovov na rast a metabolizmus rastlín s dôrazom na najnovšie štúdie a teórie vysvetľujúce daný fenomén.

2. Definícia hormézy

Horméza predstavuje závislosť odpovede organizmu od dávky charakterizovanú stimuláciou nízkou dávkou a inhibíciou vysokou dávkou. Pojem „horméza“ (z gréckeho slova „hormo“) znamená „uviedenie do pohybu“ alebo „posilniť niečo“. Daná závislosť je typicky reprezentovaná krivkami tvaru obráteného písmena U (najčastejšia) a J, v závislosti od meranej veličiny (obr. 1). V prípade krivky obráteného U je meranou veličinou najmä rast, delenie buniek, pamäť a vek, v prípade obrátenej J krivky je meranou veličinou výskyt ochorenia, napr. tvorba nádorov, genotoxicita, atď. (cit.¹).

Podľa niektorých autorov² predstavuje horméza prechodný adaptačný kompenzačný mechanizmus, ktorým sa organizmy vyrovnávajú so stresom prostredníctvom interakcie stresora a receptora na plazmatickej membráne. Jedná sa v podstate o tzv. eustres – krátkodobé mierne pôsobenie stresu s pozitívnym účinkom na organizmy. Klasic-



Obr. 1. Závislosť odpovede organizmu od dávky žiarenia a chemických látok. A) tvar obráteného písmena U – nízka dávka vyvoláva stimuláciu, vysoká inhibíciu, B) tvar obráteného písmena J – nízka dávka vyvoláva zníženie rizika, vysoká zvýšenie¹

ký popis pojmu hormézy neskôr nahradil tzv. mechanistický, podľa ktorého horméza predstavuje adaptačnú odpoveď, ktorá „poskytuje kvantitatívny odhad biologickej plasticity“³. Viaceré vysvetlenia pojmu horméza však nakoniec viedli k nesprávnemu úsudku, že akýkoľvek stimulačný účinok stresora nízkej koncentrácie má adaptačný význam.

3. História hormézy chemických látok

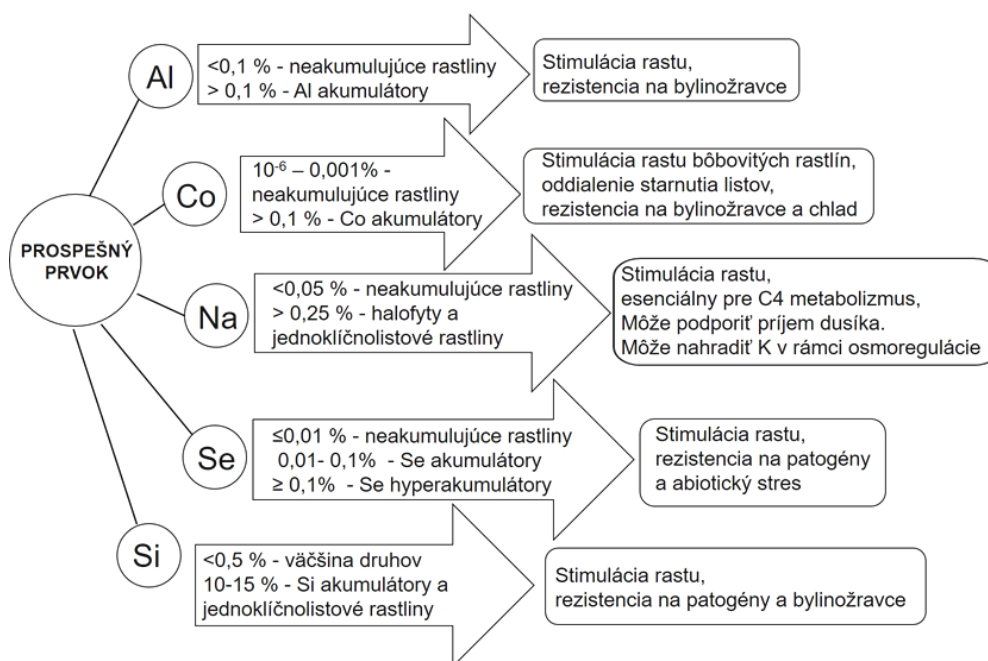
Škodlivý účinok vysokých koncentrácií rizikových prvkov je pomerne dobre preskúmaný, menej štúdií existuje o stimulačnom vplyve nízkych koncentrácií týchto látok. Už v 16. storočí Paracelsus poukázal na to, že toxicita látky závisí od dávky a že nízke dávky toxických látok môžu mať terapeutický účinok. Podobne Selye⁴ vo svojej stresovej teórii opisuje, že mierny stres (napr. krátke chladové ošetrenie, malé množstvo organizmu neprijateľných zlúčenín) u myši vyvolalo nešpecifický pozitívny účinok, nezávisle od použitej liečby („všeobecný adaptačný syndróm“). Stimulačný účinok arzenu na rast rastlín bol tiež pozorovaný už v roku 1931 (cit.⁵). Pozitívne účinky vyvolané nízkymi dávkami jedov boli ďalej skúmané v 19. storočí psychiatrom Rudolfom Arndtom, farmakológom Hugom Schulzom a bakteriológom Ferdinandom Hueppe. Tento jav bol zavedený do vedeckej literatúry pod názvom „zákon Arndt-Schulz“ alebo „Hueppeho pravidlo“. Neskôr Southam a Erlich⁶ zaviedli pojem „horméza“.

Jednu z prvých štúdií zameraných na skúmanie vplyvu nízkych dávok chemikálií na rast rastlín uverejnili Kah-

lenberg a True⁷. Študovali účinok rôznych katiónov a aniónov prvkov na rast koreňov lupiny (*Lupinus albus*), pričom poukázali na hormetický účinok medi, kobaltu, bóru a olova. Výsledky však neboli akceptované kôli spornej metodike experimentu (testovanie jednej koncentrácie, malý počet opakovaní). O niekoľko rokov neskôr boli predstavené výsledky rozsiahlej štúdie⁸, ktorá sa snažila vyhodnotiť toxické a stimulačné účinky 16 dávok rôznych zlúčenín (medi, zinku, olova, striebra a železa) na rast pšenice v umelej pôde (mletý kremeň) a v hydroponii. Zistenia boli pozoruhodné, nakoľko všetky testované chemikálie vykazovali typickú hormetickú krivku pre všetky sledované charakteristiky (rast stoniek, transpirácia, čerstvá hmotnosť a obsah sušiny) v kremennej pôde a všetky s výnimkou ZnSO₄ a CuSO₄ v živnom roztoku. Postupne bol potvrdený aj stimulačný účinok rôznych pesticídov, insekticídov a herbicídov¹. Stimulačný účinok prvkov však bol často hodnotený neberúc do úvahy esencialitu prvku pre organizmy a stimulačný účinok preto nemusel vždy zodpovedať typickému hormetickému prejavu v zmysle novších definícií.

4. Hormetická odpoveď rastlín na ióny kovov a polokovov

Pri hodnotení toxického a hormetického účinku prvkov pre rastliny je potrebné zohľadniť ich esencialitu (požiadavku na normálnu metabolickú funkciu organizmu). Kovy a polokovy možno z hľadiska významu pre



Obr. 2. Prehľad významu prospešných prvkov pri rôznych koncentráciách v sušine¹²

rastliny rozdeliť do skupín:

- prvky, ktoré sú pre rastlinu esenciálne (nevyhnutné) (K, Mg, Ca, Cu, Mn, Mo, Ni, Fe, Zn),
- prvky, ktoré majú prospešné metabolické účinky, ale neboli preukázané, že sú nevyhnutné (Na, Co, Se, Si, Al),
- prvky, ktoré sa vyskytujú vo veľkej miere v organizmoch, ale zdá sa, že sú len náhodnými kontaminantmi a nie je známy ich prospešný účinok pre organizmy (Sb, As, Ba, Be, Cd, Pb, Hg, Ag, Tl, Cr)^{11,12}.

S pribúdajúcimi poznatkami o význame prvkov pre rastliny sa postupne stierajú hranice medzi kategóriou esenciálnych a prospešných prvkov. V prípade niektorých látok potrebných v stopových množstvách (napr. Se, Si) môže byť ich esenciálnosť sporná. Tieto prvky nemusia byť esenciálne pre všetky rastliny, môžu však byť životne dôležité len pre niektoré konkrétne druhy¹². V prípade prospešných prvkov preto môže a nemusí mať stimulácia hormetický charakter, ktorý je v prípade týchto prvkov navyše vo veľkej miere závislý aj od koncentrácie daného prvku. Odlišne budú napr. reagovať na určité koncentrácie sodíka halofyty a inak glykofyty. Taktiež nie všetky prvky majú unikátnu úlohu z hľadiska metabolizmu, nakoľko môžu byť nahradené inými prvkami s podobným chemizmom (napr. Na, Rb/K, Se/S, Co/Ni, Si/C).

Prospešnosť prvkov je tiež čoraz viac posudzovaná aj z hľadiska schopnosti prvkov zvýšiť toleranciu rastlín na abiotický a biotický stres (obr. 2).

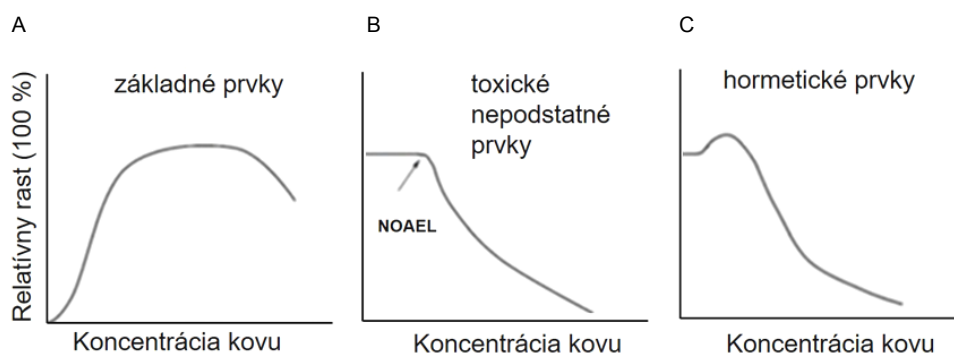
V rastlinnej toxikológii a fyziológii boli na základe esenciality prvkov definované tri rastové krivky (obr. 3). V prípade makro- a mikroživín esenciálnych pre rast a metabolizmus rastlín možno uvažovať o stimulácii až po dovŕšenie optima a následnej inhibícii vyššími dávkami. V prípade toxických neesenciálnych prvkov sa v rozsahu určitých koncentrácií prejavuje tolerancia na daný prvok. Typický hormetický model tvaru obráteného písmena „U“ (obr. 1a, 3c) sa prejavuje v prípade niektorých tzv.

„hormetických“ prvkov (neesenciálnych, toxických a stopových).

Všetky uvedené rastové krivky vyjadrujú podstatu hormézy – stimuláciu nízkymi koncentraciami kovu, avšak iba modely b a c (obr. 3) možno považovať za hormézu v zmysle adaptácie, ktorá zvyšuje životaschopnosť rastliny¹³. V tabuľke I sú zhrnuté štúdie o stimulačnom účinku neesenciálnych prvkov na rastliny, pričom nie sú zahrnuté prípady stimulácie v zmysle syntézy obranných molekúl a sekundárnych metabolitov. Najviac hormetických účinkov z radu neesenciálnych prvkov bolo zaznamenaných v prípade Cd, As, Pb a Cr.

5. Faktory ovplyvňujúce stimulačný účinok kovov a polokovov u rastlín

Rastové krivky vyjadrujúce hormetickú odpoveď rastlín na nízku dávku prvku nezohľadňujú časové hľadisko a rastlinný druh resp. odrodu, ktoré sú významné najmä pri skúmaní molekulárnych mechanizmov hormézy. Reakcia rastlín na ióny kovov a polokovov totiž závisí od schopnosti rastlín ich tolerovať, pričom tolerancia je variabilná v čase a je závislá od interných a externých faktorov¹³. Stimulačný účinok sa často prejavuje najmä u tolerantných druhov (odrôd) rastlín. Závislosť stimulačného účinku kovov od testovanej odrody a dĺžky pôsobenia stresora potvrdzujú napr. experimenty, v ktorých testovali vplyv 10^{-6} M– 10^{-4} M Cd na rast dvoch odrôd kukurice (*Zea mays* cv. Nongda 108 a Liyu 6)³⁰. Stimulačný účinok (predĺženie koreňov) nižších koncentrácií Cd (10^{-6} M a 10^{-5} M) sa prejavil u oboch testovaných odrôd počas prvých piatich dní experimentu. Po desiatich dňoch aplikácie sa stimulačný účinok zachoval v prípade odrody Liyu 6. Taktiež nízka koncentrácia ortuti stimulovala rast iba jedného (*Brassica oleracea*) zo štyroch testovaných druhov rastlín (*Brassica oleracea*, *Brassica rapa*, *Brassica napus* a *Spinacia oleracea*)⁴¹.



Obr. 3. Modely vplyvu koncentrácie kovov na rast rastlín¹³. A) stimulácia rastu zvyšovaním koncentrácie základných prvkov v deficitnom rozsahu, následne optimálny rast a zníženie rastu, ak dôjde k zníženiu koncentrácie; typické pre makro i mikro živiny; (B) dlhodobé, vysoké koncentrácie toxických a neesenciálnych prvkov potláčajú rast rastlín; (C) hormetická odpoveď vo forme krivky obráteného U – stimulácia rastu nízkymi koncentraciami neesenciálnych, toxických a stopových prvkov. NOAEL (no-observed-adverse-effect level – bez pozorovaného nepriaznivého účinku)

Tabuľka I

Prehľad štúdií vplyvu nízkych dávok neesenciálnych prvkov na rast a metabolizmus rastlín

Plodina	Koncentrácia prvku	Stimulácia	Lit.
<i>Citrus limon</i>	1 ppm As(V), As(III)	rast	14
<i>Triticum aestivum</i>	As(V)	rast	15
<i>Pisum sativum</i>			
<i>Solanum tuberosum</i>			
<i>Zea mays</i>	As(V)	rast	16
<i>Oryza sativa</i>	As(V)	rast	17
<i>Lycopersicon esculentum</i>	1, 2, 5 mg l ⁻¹ As(III)	rast	18
<i>Triticum aestivum</i>	5 mg kg ⁻¹ As(V)	klíčivosť, rast	19
<i>Triticum aestivum</i>	0–1 mg kg ⁻¹ As(III)	klíčivosť, rast	20
<i>Allium cepa</i>	0, 2; 0, 6; 0, 8 mg l ⁻¹ As(V)	rast	21
<i>Triticum aestivum</i>	< 60 mg kg ⁻¹ As(V)	výnos	22
<i>Triticum aestivum</i>	0–3,3·10 ⁻⁵ M-As(V)	klíčivosť, rast	23
<i>Oryza sativa</i>	< 6,7·10 ⁻⁶ M-As(III)	rast	24
<i>Pteris vittata</i>	50 mg kg ⁻¹ As(V)	rast	25
<i>Pinus pinaster</i>	10 ⁻⁶ –10 ⁻⁷ M-CdSO ₄	rast	26
<i>Vicia faba</i>	10 ⁻⁶ –10 ⁻⁷ M CdCl ₂	fotosyntéza	27
<i>Phaseolus vulgaris</i>	10 ⁻⁸ M-Cd(NO ₃) ₂	obsah chlorofylu	28
<i>Hordeum vulgare</i>	5·10 ⁻⁸ M-Cd(NO ₃) ₂	oddialenie senescencie obsah chlorofylu	29
<i>Zea mays</i> cv. Liyu č. 6	10 ⁻⁶ M a 10 ⁻⁵ M Cd(II)	rast	30
<i>Triticum aestivum</i>	< 3,3 mg kg ⁻¹ Cd(II)	rast	31
<i>Lonicera japonica</i>	< 10 ⁻⁸ M-Cd(II)	rast, obsah chlorofylu	32
<i>Glycine max</i>	50 mg kg ⁻¹ Cd	rast	33
<i>Zea mays</i>	0,5 ppm Cr(III)	rast obsah chlorofylu	34
<i>Phaseolus vulgaris</i>	10 ⁻⁶ M-Cr(III)	obsah sušiny	35
<i>Salsola kali</i>	17·10 ⁻⁶ a 34·10 ⁻⁶ M-Cr(VI)	rast	36
<i>Arabidopsis thaliana</i>	< 2·10 ⁻⁸ M-Cr(VI)	biomasa	37
<i>Helianthus annuus</i>	10 ⁻⁵ M-Cu(II)	rast, obsah sušiny	38
<i>Vicia faba</i>	10 ⁻⁵ M-Cu(II)	rast, obsah sušiny	39
<i>Brassica oleracea</i>	10 ⁻⁴ M-HgCl ₂	rast	40
<i>Lemna minor</i>	7,5·10 ⁻⁷ a 9,9·10 ⁻⁸ M-Hg(II)	biomasa	41
<i>Salvinia natans</i>			
<i>Zea mays</i>	5·10 ⁻³ M-Pb(NO ₃) ₂	respirácia	42
<i>Pisum sativum</i>	7,45·10 ⁻³ M-Pb(NO ₃) ₂	respirácia	42
<i>Hordeum vulgare</i>	10 ⁻⁷ M-Pb(NO ₃) ₂	oddialenie senescencie obsah chlorofylu	29
<i>Cucumis sativus</i>	8·10 ⁻⁶ –32·10 ⁻⁶ M-Pb(II)	klíčivosť	43
<i>Helianthus annuus</i>	7,2·10 ⁻⁵ M-Pb(II)	intenzita fotosyntézy	44
<i>Solanum tuberosum</i>	4,1·10 ⁻⁵ a 8,2·10 ⁻⁵ M-Sb(III)	rast, obsah chlorofylu	45

Ďalšie faktory, ktoré môžu ovplyvniť hormetický prejav kovov sú: nedostatok alebo toxicita iného iónu v rastovom médiu, ktoré sú determinované najmä adsorpciou iónov kovov na povrchu oxidov a ich dostupnosťou pre rastliny, interakciou iónov kovov na povrchu koreňov, interakciou iónov kovov vo vnútri buniek¹³ a rôznym stupňom translokácie prvkov z koreňov do výhonkov. Významnú úlohu v danom kontexte zohráva aj pH prostredia, charakter rastového média (živný roztok, pôdny substrát,...) a rastový potenciál rastlín. Pri zhodnotení stimulačného účinku stopových prvkov je tiež potrebné zohľadniť vyššie spomínanú esencionalitu prvku pre konkrétny rastlinný druh. Fenomén hormézy je teda multifaktoriálny, preto je ťažké porovnávať výsledky štúdií hodnotiace hormetický účinok kovov a polokovov na rastliny resp. iné organizmy.

6. Teórie vysvetľujúce stimulačný účinok kovov a polokovov u rastlín

Pri štúdiu stimulácie rastu a metabolizmu rastlín nízkymi dávkami prvkov a zlúčenín sa sleduje samotný mechanizmus, akým stimulácia prebieha a za akým účelom. Účel, ktorý sleduje stimulácia, sa do určitej miery líši v závislosti od významu prvkov pre rastliny. V prípade esenciálnych prvkov sleduje stimulácia zabezpečenie optimálnych podmienok pre rast. V prípade prospešných a neesenciálnych prvkov môže stimulácia zvyšovať životaschopnosť rastliny jednak za optimálnych podmienok pre rast (napr. oddialenie senescencie) a jednak v podmienkach pôsobenia rôznych stresorov (zvýšená obrana). Stimulácia v zmysle oddialenia senescencie bola doteraz pozorovaná napr. účinkom kobaltu u rôznych rastlín (aksamietnice, chryzantémy, adiant, ruža, vika)⁴⁶. Podobný účinok sa prejavil aj pri aplikácii mikromolárnych koncentrácií ťažkých kovov a herbicídov v listoch jačmeňa²⁹.

Doteraz nie sú objasnené mechanizmy, ktoré sa podieľajú na stimulácii kovmi a polokovmi u rastlín. Pozorovanie hormetického účinku vplyvom syntetických auxínov umožnilo vysloviť predpoklad, že hormetické prejavy sú dôsledkom indukcie rastlinných hormonálnych systémov (cit.^{47–49}).

Na vyvolaní hormetickej odpovede sa môžu podieľať aj nehormonálne mechanizmy, kedy pravdepodobne dochádza k priamej stimulácii rastlinného metabolizmu cez signálne dráhy nezávislé od fytohormónov. Príkladom je oddialenie senescencie listov jačmeňa znížením počtu a veľkosti plastoglobúl v chloroplastoch²⁹.

Mechanizmus stimulácie respirácie nízkou dávkou olova nie je tiež jasný. Predpokladá sa vyšší dopyt pre tvorbu ATP v procese oxidatívnej fosforylácie⁴³.

Positívny účinok Cr(III) na rast rastlín súvisí okrem stimulácie rastlinných hormónov tiež jeho interakciou s nukleovými kyselinami a indukciou syntézy polyamínov¹³.

Hormetický účinok prvkov je tiež vysvetľovaný na báze interakcie prvkov. Arzén napr. vykazuje chemickú podobnosť s fosforom a oba prvky vytvárajú oxyanióny,

ktoré súťažia o adsorpčné miesta na pozitívne nabitých pôdnych časticách. Pridanie arzenu do rastového média s nedostatkom fosforu môže zvýšiť jeho príjem rastlinou, čo sa prejaví stimuláciou rastu, resp. zvýšením úrody¹⁵. Podobný stimulačný účinok nízkych dávok kovov na príjem živín bol pozorovaný viacerými autormi^{50–53}. Uvedený mechanizmus však v prípade prospešných prvkov nie je možné zovšeobecniť a je limitovaný esenciálnosťou daného prvku pre rastlinu.

Stimulácia smerujúca ku zvýšeniu obrany rastlín je daná predovšetkým indukciou syntézy obranných molekúl (stresové bielkoviny), sekundárnych metabolitov, zmenou v aktivite antioxidantných enzýmov a znížením oxidačného stresu prostredníctvom inhibície lipidovej peroxidácie membrán^{12,33,47}.

Hormetický účinok sa nie vždy prejaví vo všetkých sledovaných znakoch. Môže sa napríklad prejavíť na výške rastliny, avšak nemusí sa prejavíť v iných parametroch. Uvedený jav je vysvetľovaný zmenou alokácie živín a morfológickými adaptáciami v podmienkach stresu⁵⁴.

Hormetické zmeny, ktoré sa prejavujú na raste rastlín v kontexte ekosystémov, sú pravdepodobne výsledkom kompetície medzi druhmi⁵⁵.

Veľmi málo štúdií existuje o molekulárnych mechanizmoch, ktoré vysvetľujú hormézu rastlín. Okrem aktivácie hormonálnych dráh boli potvrdené zmeny v transporte vápnika cez plazmatickú membránu buniek, čoho dôsledkom bol hormetický prejav syntetického auxínu v bavlníku a kukurici⁴⁷.

7. Praktické aplikácie hormetického vplyvu ťažkých kovov a polokovov u rastlín

V prípade nízkych dávok kovov a iných stresorov dochádza tiež k aktivácii obranných mechanizmov rastlín, ktoré zvyšujú odolnosť rastliny nielen voči samotnému kovu, ale aj potenciálne prítomnému inému stresoru (iný kov, patogén, sucho). Príkladom je zvýšenie odolnosti rastlín voči patogénom pri použití fungicídov a pesticídov na báze Cu, Cd, Hg, Cr a As. Ďalším príkladom je zvýšenie odolnosti rastlín voči suchu, chladu, vysokej teplote, zvýšenej koncentrácii solí a ťažkých kovov obohatením rastového média o prospešné prvky¹². Hoci aj niektoré stopové prvky, ako sú As, Hg a Cd, môžu byť silnými elicitorami aktivácie obranných mechanizmov rastlín voči rôznym typom stresorov, ich praktická aplikácia využíva fenomen hormézy je obmedzená kvôli obavám o životné prostredie a úzkemu rozmedziu medzi stimulačnými a toxickými koncentraciami. Pribúdajú však štúdie o možnom využití hormetického účinku týchto prvkov v oblasti fyto-remediácií. Niektoré rastliny (hyperakumulátory) dokážu toxické ióny tolerovať a akumulovať ich vo svojich výhonkoch, čo sa využíva pre dekontamináciu prostredia. Nízke koncentrácie toxických prvkov môžu mať nielen pozitívny vplyv na tvorbu biomasy týchto rastlín, ale dokážu podporiť transport týchto prvkov do výhonkov, čím sa zvyšuje účinnosť fyto-remediácie. Hormetický

účinkom kadmia sa prejavil napr. pri testovaní bioakumulačného potenciálu zemlezu³², slnečnice⁵⁶, laskavca⁵⁷ a ľulka⁵⁸.

8. Záver

Hypotéza hormézy bola od svojho vzniku podrobovaná kritike, nakoľko poznatky v danej oblasti nemožno všeobecne zhrnúť a aplikovať a nemožno nájsť univerzálne vysvetlenia na daný fenomén. Najvýznamnejšie obmedzenia teórie chemickej a radiačnej hormézy boli spôsobené najmä: (1) ťažkosťami pri replikácii vplyvu nízkej dávky na stimuláciu reakcií bez adekvátnej štúdie, najmä pokiaľ ide o primeraný počet a správne rozloženie dávky pod prahom toxicity; (2) miernym stupňom stimulácie dokonca za optimálnych podmienok, ktoré bolo ťažké odlišiť od normálnych; a (3) nedostatočným zhodnotením praktických a/alebo komerčných aplikácií v koncepciách stimulácie nízkou dávkou. Vysvetlenia fenoménu hormézy sa komplikujú tým, že výsledný efekt stimulácie závisí napr. od špeciácie aplikovanej chemikálie, dĺžky jej pôsobenia a tiež od schopnosti tolerovať aplikovanú dávku chemikálie rastlinou. Napriek tomu nemožno poprieť význam stimulačného účinku nízkych dávok chemikálií pre rastliny, ktoré našlo určité uplatnenie aj v praxi. Hlbšie biochemické a molekulárno-biologické analýzy môžu prispieť k objasneniu ďalších mechanizmov hormézy a rozšíriť možné praktické aplikácie.

Práca bola podporená výskumným zámerom Európskeho spoločenstva v rámci projektu: Vybudovanie výskumného centra „AgroBioTech“, projekt číslo 26220220180.

LITERATÚRA

- Calabrese E. J.: Arch. Toxicol. 83, 227 (2009).
- Calabrese E. J., Baldwin L. A.: Toxicol. Pathol. 27, 187 (1999).
- Calabrese E. J., Mattson M. P.: J. Cell Commun. Signal. 5, 25 (2011).
- Selye H. A.: Nature 138, 32 (1936).
- Albert W. H., Arndt C. H.: S. Car. Agr. Exp. Sta. 44th Ann. Rep. 1931, 47.
- Southam Ch. M., Ehrlich J.: Phytopathology 33, 517 (1943).
- Kahlenberg L., True R. H.: Bot. Gaz. 22, 81 (1896).
- Jensen G. H.: Bot. Gaz. 43, 11 (1907).
- Howitz K. T., Sinclair D. A.: Cell 3, 387 (2008).
- Duke S. O., Cedergreen N., Velini E. D., Belz R. G.: Outlooks Pest Manage. 1, 29 (2006).
- Mertz W.: Science 213, 1332 (1981).
- Kaur S., Kaur N., Siddique K. H. M., Nayyar H.: Arch. Agron. Soil Sci. 7, 905 (2016).
- Poschenrieder C., Cabot C., Martos S., Gallego B., Barceló J.: Plant Sci. 212, (2013).
- Liebig G. F., Bradford G. R., Vanslow A. P.: Soil Sci. 88, 342 (1959).
- Jacobs L. W., Keeney D. R., Walsh L. M.: Agron. J. 5, 588 (1970).
- Woolson E. A., Axley J. H., Kearney P. C.: Soil Sci. Soc. Am. Proc. 35, 101 (1971).
- Marin A. R., Masscheleyn P. H., Patrick W. H. Jr.: Plant Soil 139, 175 (1992).
- Burló F., Guijarro I., Carbonell-Barrachina A. A., Valero D., Martínez-Sánchez F.: J. Agric. Food Chem. 47, 1247 (1999).
- Zhang W. H., Cai Y., Tu C., Ma L. Q.: Sci. Total Environ. 300, 167 (2002).
- Li C. S., Feng Y., Shao L., Jiang X., Hou L., Hou X.: J. Environ. Sci. 19, 725 (2007).
- Singh S. K., Ghosh A. K.: Int. J. Environ. Eng. Manage. 1, 39 (2010).
- Liu Q. J., Zheng C. M., Hu C. X., Tan Q. L., Sun X. C., Su J.: Plant, Soil Environ. 1, 22 (2012).
- Mahdieh S., Ghaderian S. M., Karimi N.: J. Plant Nutr. 4, 651 (2013).
- Ren J. H., Sun H. J., Wang S. F., Luo J., Ma L. Q.: Chemosphere 117, 737 (2014).
- Han Y. H., Yang G. M., Fu J. W., Guan D. X., Chen Y., Ma L. Q.: Chemosphere 149, 366 (2016).
- Arduini I., Godbold D. L., Onnis A.: Physiol. Plant 92, 675 (1997).
- Karavaev V. A., Baulin A. M., Gordienko T. V., Dovydkov S. A., Tikhonov A. N.: Russ. J. Plant Physiol. 48, 38 (2001).
- Nyitrai P., Bóka K., Gáspár L., Sárvári É., Keresztes A.: Plant Biol. 6, 708 (2004).
- Mayer M., Nyitrai P., Keresztes Á.: Acta Biol. (Szeged) 1-2, 105 (2005).
- Wang M., Zou J., Duan X., Jiang W., Liu D.: Bioresour. Technol. 98, 82 (2007).
- Lin R., Wang X., Luo Y., Du W., Guo H., Yin D.: Chemosphere 69, 89 (2007).
- Jia L., He X., Chen W., Liu Z., Huang Y., Yu S.: Ecotoxicology 22, 476 (2013).
- Dobroviczka T., Piřselová B., Mészáros P., Blehová, A., Libantová J., Moravčíková J., Matušíková I.: Pak. J. Bot. 1, 105 (2013).
- El-Bassam N.: Kali-Briefe 14, 255 (1978).
- Bonet A., Poschenrieder C., Barcelo J.: J. Plant Nutr. 4, 403 (1991).
- Gardea-Torresdey J. L., De La Rosa G., Peralta-Videa J. R., Montes M., Cruz-Jiménez G., Cano-Aguilera I.: Arch. Environ. Contam. Toxicol. 48, 225 (2005).
- Castro R. O., Trujillo M. M., Bucio J. L., Cervantes C., Dubrovsky J.: J. Plant Sci. 172, 684 (2007).
- Jiang W., Liu D., Li H.: Sci. Total Environ. 256, 59 (2000).
- Wang C. R., Tian Y., Wang X. R., Yu H. X., Lu X. W., Wang C., Wang H.: Chemosphere 9, 965 (2010).
- Ling T., Fangke Y., Jun R.: Res. J. Phytochem. 4, 225 (2010).
- Sitarska M., Traczewska T., Stanicka-Totocka, A., Filyarovskaya V., Zamorska-Wojdyta D.: Environ.

- Prot. Eng. 1, 165 (2014).
42. Romanowska E., Igamberdiev A. U., Parys E., Gardeström P.: *Physiol. Plant.* 116, 148 (2002).
 43. Arata S., Giacco E., Agrone C., Lodi A.: *J. Biol. Res.* 1, 18, (2011).
 44. Wińska-Krysiak M., Koropacka K., Gawroński S.: *J. Elementology* 2, 491 (2015).
 45. Peško M., Molnárová M., Fargašová A.: *Acta Environ. Univ. Comenianae (Bratislava)* 1, 42 (2016).
 46. Mitra G. N.: *Regulation of Nutrient Uptake by Plants*. Springer, New Delhi 2015.
 47. Allender W. J., Cresswell G. C., Kaldor J., Kennedy I. R.: *J. Plant Nutr.* 20, 8195 (1997).
 48. Morré D. J.: *J. Appl. Toxicol.* 20, 157 (2000).
 49. Kovács-Bogdán E., Nyitrai P., Keresztes Á.: *Plant Signaling Behav.* 4, 354 (2010).
 50. Ohta D., Matoh T., Takahashi E.: *J. Plant Physiol.* 89, 1102 (1989).
 51. Carbonell-Barrachina A. A., Burló J. F., Burgos-Hernández A., López E., Mataix J.: *Sci. Hortic.* 71, 167 (1998).
 52. Zornoza P., Vazquez S., Esteban E., Fernandez-Pascual M., Carpena R.: *J. Plant Physiol. Biochem.* 40, 1003 (2002).
 53. Sahu G. K., Upadhyay S., Sahoo B. B.: *Physiol. Mol. Biol. Plants* 1, 21 (2012).
 54. Cedergreen N., Streibig J. C., Mathiassen S. K., Duke S. O.: *Dose-Response* 5, 150 (2007).
 55. Cedergreen N., Ritz C., Streibig J. C.: *Environ. Toxicol. Chem.* 24, 3166 (2005).
 56. De Maria S., Puschenreiter M., Rivelli A. R.: *Plant, Soil Environ.* 6, 254 (2013).
 57. Yuan M., He H. D., Xiao L., Zhong T., Liu H., Li S. B., Deng P. Y., Ye Z. H., Jing Y. X.: *Chemosphere* 103, 99 (2014).
 58. Zhang X. F., Xia H. P., Li Z. A., Zhuang P., Gao B.: *J. Hazard Mater.* 189, 414 (2011).
- B. Piršelová, E. Galuščáková, and L. Lengyelová**
(*Department of Botany and Genetics, Faculty of Natural Sciences, Constantine the Philosopher University in Nitra, Slovakia*): **Hormetic Response of Plants to Metals and Metalloids**
- The study of the impact of toxic substances on organisms is currently being given great attention, while the studies of the positive effect of low doses of these substances on the organisms (the so-called hormesis) also constantly appear. A typical hormetic response in plants is caused, in particular, by non-essential, toxic and trace elements. Although the knowledge about mechanisms of hormesis is growing, the phenomenon is not sufficiently explained so far. Some trace elements, such as arsenic, mercury and cadmium, can be powerful elicitors of activation of plant defence mechanisms against various types of stressors, but their practical application as hormesis agents is limited due to the fear for the environment and to the narrow range between stimulatory and toxic concentrations. More thorough biochemical, molecular and biological analyses can help clarify other mechanisms of hormesis, which may extend possible practical applications.
- Keywords: metals, metalloids, growth, plants, stimulation