

ARTYKUŁ PRZEGLĄDOWY

Znaczenie biostymulatorów w adaptacji słonecznika (*Helianthus annuus* L.) do warunków stresowych

Importance of biostimulants in sunflower (*Helianthus annuus* L.) adaptation to stress

Kinga Matysiak^{1*}, Jakub Zube², Monika Michel³

Streszczenie

Słonecznik zwyczajny (*Helianthus annuus* L.) jest uprawiany w zróżnicowanych warunkach klimatycznych i charakteryzuje się wrażliwością na czynniki stresu abiotycznego, w tym głównie suszę, zasolenie, wysokie lub niskie temperatury oraz zanieczyszczenie metalami ciężkimi. Czynniki te, występujące zwłaszcza w krytycznych fazach rozwoju – kwitnienia i nalewania niełupki – prowadzą do zaburzeń fizjologicznych i metabolicznych, skutkując obniżeniem plonowania oraz jakości oleju. W ostatnich latach obserwuje się rosnące zainteresowanie wykorzystaniem egzogennie stosowanych biostymulatorów jako narzędzi wspomagających odporność słonecznika na niekorzystne warunki środowiskowe. Celem pracy był przegląd dostępnej literatury dotyczącej wpływu biostymulatorów na fizjologię i efektywność plonowania słonecznika w warunkach stresu abiotycznego. Uwzględniono działanie takich substancji, jak kwas salicylowy, kwas askorbinowy, jasmoniany, aminokwasy, tiamina, glicynobetaina oraz preparaty wieloskładnikowe. Analizowane związki wykazują zdolność do aktywacji mechanizmów obronnych, poprawy gospodarki wodnej, stabilizacji strukturalnej komórek oraz regulacji szlaków hormonalnych i enzymatycznych. Ich zastosowanie skutkuje zwiększoną tolerancją roślin na stres, poprawą parametrów morfologicznych i jakościowych oraz korzystnym wpływem na skład chemiczny nasion. Mimo rosnącej liczby badań, nadal brakuje jednoznacznych danych dotyczących optymalnych dawek, terminów aplikacji i mechanizmów molekularnych działania biostymulatorów. Dalsze badania, uwzględniające interakcje genotyp–środowisko–technologia, są niezbędne do pełnego wykorzystania potencjału biostymulacji w zrównoważonej uprawie słonecznika w warunkach zmian klimatycznych.

Słowa kluczowe: stres abiotyczny, susza, zasolenie, temperatura, zmiany klimatu

Abstract

Common sunflower (*Helianthus annuus* L.), as a key oilseed crop cultivated across diverse climatic zones, is exposed to a wide range of abiotic stresses, including drought, salinity, extreme temperatures, and heavy metal contamination. These stressors, particularly when occurring during critical developmental stages – such as flowering and seed filling – lead to physiological and metabolic disturbances, ultimately resulting in yield reduction and diminished oil quality. In recent years, there has been growing interest in the use of exogenously applied biostimulants as a strategy to enhance sunflower resilience under adverse environmental conditions. The objective of this study was to review the available literature on the effects of biostimulants on physiology and yield performance of sunflower under abiotic stress. The review focused on substances such as salicylic acid, ascorbic acid, jasmonates, amino acids, thiamine, glycine betaine, and multi-component formulations. These compounds have been shown to activate plant defense mechanisms, improve water balance, stabilize cellular structures, and regulate hormonal and enzymatic pathways. Their application enhances stress tolerance, improves morphological and quality traits, and positively influences seed chemical composition. Despite the increasing volume of research, there remains a lack of conclusive data regarding optimal dosages, application timing, and molecular mechanisms of biostimulant action. Further studies accounting for genotype–environment–technology interactions are essential for the full exploitation of biostimulant potential in the sustainable cultivation of sunflower under changing climate conditions.

Keywords: abiotic stress, drought, salinity, temperature, climate change

¹Instytut Ochrony Roślin – Państwowy Instytut Badawczy
ul. Władysława Węgorka 20, 60-318 Poznań

²BDI-Agro, ul. Koronowska 16, 86-022 Kotomierz

³Instytut Ochrony Roślin – Państwowy Instytut Badawczy
Terenowa Stacja Doświadczalna w Toruniu

ul. Pigwowa 16, 87-100 Toruń

*corresponding author: k.matysiak@iorpib.poznan.pl

Wstęp / Introduction

Słonecznik zwyczajny (*Helianthus annuus* L.) jest jedną z najważniejszych roślin oleistych uprawianych w zróżnicowanych warunkach agroekologicznych, obejmujących strefy klimatu umiarkowanego, subtropikalnego oraz tropikalnego. Największy potencjał rynkowy słonecznika związany jest z jego wykorzystaniem w konsumpcji, głównie jako surowca do produkcji wysokiej jakości oleju. Znaczenie gospodarcze słonecznika wykracza poza produkcję oleju spożywczego, bowiem w wielu krajach europejskich rozwija się również przetwórstwo nasion na cele energetyczne (biopaliwa). Słonecznik charakteryzuje się wysoką produktywnością i niskimi wymaganiami uprawowymi, co czyni go konkurencyjną rośliną w płodozmianie, jednak pomimo znacznego potencjału plonotwórczego, z powodu ograniczeń technologicznych, takich jak duża wrażliwość na niskie pH gleby, konieczność odpowiedniego nawożenia, ryzyko chorób i szkodników oraz wymagania co do głębokości siewu i rozstawy roślin, w wielu krajach wykorzystuje się zaledwie 30–50% jego możliwości genetycznych. Zastosowanie intensywnych technologii uprawy, w tym nawożenia mineralnego, biostymulatorów oraz ochrony roślin, jest kluczowe dla zwiększenia efektywności fotosyntezy i pełniejszego wykorzystania potencjału produkcyjnego tej rośliny uprawnej. W optymalizacji wykorzystania potencjału plonotwórczego słonecznika istotną rolę przypisuje się chemicznym regulatorom wzrostu i rozwoju roślin (retardanty), które mogą znacznie wspomóc procesy fizjologiczne i zwiększyć efektywność produkcji (Yeremenko i Karyatka 2017; Jajor i wsp. 2020; Domaratskiy i wsp. 2021; Matysiak 2024).

Postęp w hodowli zwiększył konkurencyjność słonecznika względem innych roślin oleistych, jednak jego uprawa wciąż silnie zależy od warunków klimatycznych (Rondanini i wsp. 2006; Andrianasolo i wsp. 2016). W obliczu zmian klimatu, roślina ta coraz częściej narażona jest na stresy abiotyczne, szczególnie wysokie temperatury i susze, które najbardziej ograniczają plonowanie w fazie kwitnienia i dojrzewania niełupek (van der Merwe i wsp. 2015; Cojocar i wsp. 2023; Ghaffari i wsp. 2023). Niepożądane warunki w tych fazach zakłócają procesy fizjologiczne i biochemiczne, prowadząc do obniżenia plonu i jakości oleju (Oguz i wsp. 2022). Zmiany te dotyczą głównie syntezy lipidów oraz proporcji kwasów tłuszczowych, zwłaszcza linolowego i oleinowego, co podkreśla znaczenie genotypu i jego interakcji ze środowiskiem (Cojocar i wsp. 2023; Ghaffari i wsp. 2023). Bardzo ważne pozostaje monitorowanie warunków agrometeorologicznych oraz dobór odmian odpornych na stres w fazie generatywnej.

Stres abiotyczny / Abiotic stress

Współczesne rolnictwo staje wobec coraz poważniejszych wyzwań związanych z występowaniem stresów abiotycznych,

takich jak susza, zasolenie gleby, ekstremalne temperatury, promieniowanie UV czy obecność metali ciężkich. Czynniki te, działając na różnych etapach rozwoju roślin, wpływają negatywnie zarówno na wzrost, jak i morfologię oraz fizjologię organizmu roślinnego, co w konsekwencji prowadzi do znacznych strat plonów i obniżenia jakości surowca. Sytuacja ta staje się szczególnie alarmująca w kontekście postępujących zmian klimatycznych oraz intensyfikującej się działalności człowieka, które dodatkowo zwiększają ryzyko i częstotliwość występowania niekorzystnych warunków środowiskowych (Zandalinas i wsp. 2021). W odpowiedzi na te zmiany rośliny wykształciły szereg złożonych mechanizmów adaptacyjnych, obejmujących zarówno modyfikacje morfologiczne, jak i reakcje fizjologiczne oraz biochemiczne. Spośród wszystkich czynników stresogennych, to właśnie susza stanowi najpoważniejsze zagrożenie dla wzrostu i produktywności roślin uprawnych na całym świecie, a przewidywane ocieplenie klimatu może jeszcze bardziej nasilać to zjawisko. Badania naukowe w sposób szczególny koncentrują się na metodach zwiększania odporności upraw na deficyt wody i wysokie temperatury, a jednym z kierunków jest modyfikacja cech morfologicznych roślin. Dominującą rolę w adaptacji do suszy odgrywa bowiem budowa liści, a zwłaszcza ich cechy anatomiczne, takie jak wielkość i rozmieszczenie aparatów szparkowych. Rośliny przystosowane do suszy wytwarzają mniejsze, ale gęściej rozmieszczone aparaty, co pozwala na skuteczniejsze ograniczanie transpiracji (Bertolino i wsp. 2019; Earley i wsp. 2022, 2023; Caine i wsp. 2023).

Słonecznik zwyczajny, choć należy do roślin szybko adaptujących się do lokalnych warunków, wykazuje szczególną wrażliwość na stres cieplny występujący w fazie kwitnienia i dojrzewania, co przekłada się nie tylko na spadek plonu, ale również na obniżenie zawartości oleju i zmiany w profilu kwasów tłuszczowych (Rondanini i wsp. 2006; Andrianasolo i wsp. 2016; Earley i wsp. 2022, 2023). Rośliny w fazie kielkowania wykazują szczególną wrażliwość na działanie czynników stresowych, takich jak niska temperatura, susza czy zasolenie. Czynniki te mogą prowadzić do nierównomiernego kielkowania nasion, co skutkuje opóźnionymi wschodami. Z tego względu nadzające znaczenie ma dokładne poznanie krytycznych faz rozwojowych słonecznika oraz odpowiednie dostosowanie terminu siewu (Andrade i wsp. 2011; Ahmed i wsp. 2014). Warunki meteorologiczne wpływają także na jakość nasion, zwłaszcza na ich skład chemiczny i zawartość tłuszczu. Zaobserwowano, że chłodniejsze warunki sprzyjają zwiększeniu syntezy kwasu linolowego oraz ogólnej zawartości oleju w nasionach, natomiast stopień nasycenia kwasów tłuszczowych wykazuje mniejszą podatność na wpływ środowiska i w większym stopniu zależy od cech genotypowych rośliny. Susza wpływa również na rozwój systemu korzeniowego i masę nadziemnych organów rośliny, a masa korzeniowa stanowi ważny wskaźnik odporności na warunki suszowe, dlatego cennym źródłem genów w hodowli odmian od-

pornych na suszę stają się dzikie gatunki słonecznika, tj. *H. mollis*, *H. tuberosus* czy *H. agrophyllus*, o nieco innej morfologii, które wykazują naturalną/pierwotną odporność na niedobór wody (Cojocar i wsp. 2023). W literaturze naukowej opisano metodę oceny tolerancji słonecznika na suszę opartą na dwóch wskaźnikach zaproponowanych przez Pekcana i wsp. (2016): wskaźniku tolerancji względnej (RTI), określającym zdolność rośliny do utrzymania biomasy w warunkach deficytu wody oraz wskaźniku uszkodzeń (DI), oceniającym stopień uszkodzeń organów roślinnych. Wysoka wartość RTI i niska wartość DI świadczą o większej odporności odmiany na stres wodny.

Zawartość oleju w nasionach słonecznika waha się zwykle w przedziale 37–42%, jednak w przypadku wystąpienia stresu wodnego w fazie kwitnienia może dojść do znacznego obniżenia tego poziomu z powodu nierównomiernego wypełniania nasion. Wykazano, że odpowiednie nawadnianie aż do etapu formowania nasion może podnieść zawartość oleju nawet powyżej 40% (Mostafa i Afify 2022). Słonecznik, w zależności od długości sezonu wegetacyjnego i strefy klimatycznej, potrzebuje od 600 do 1000 mm opadów, a jego zapotrzebowanie na wodę jest najwyższe w okresie kwitnienia, kiedy to ewapotranspiracja może osiągać 12–15 mm dziennie (FAOStat 2023).

Oprócz suszy, coraz większym zagrożeniem dla upraw, zwłaszcza w klimacie śródziemnomorskim, staje się zasolenie gleby, prowadzące do zakłócenia bilansu wodnego w liściach oraz akumulacji toksycznych jonów, co w efekcie przyspiesza starzenie i obumieranie roślin (Jouyban 2012; El-Ramady i wsp. 2024). Na poziomie fizjologicznym stres solny uruchamia mechanizmy ochronne, takie jak zwiększona synteza kwasu abscysynowego (ABA), który poprzez zamykanie aparatów szparkowych ogranicza transpirację, ale jednocześnie hamuje fotosyntezę i prowadzi do fotoinhibicji oraz stresu oksydacyjnego (Jouyban 2012; El-Ramady i wsp. 2024). Negatywny wpływ zasolenia na plon słonecznika został już dobrze udokumentowany, jednak jego oddziaływanie na jakość oleju wciąż nie zostało dostatecznie poznane. Nieliczne badania w tym temacie wykazały, że w warunkach stresu solnego, szczególnie jeśli towarzyszy mu deficyt wody w fazie dojrzwania, dochodzi do istotnych przekształceń w składzie kwasów tłuszczowych (Di Caterina i wsp. 2007). Jednocześnie zaobserwowano, że zasolenie wpływa także na zawartość tokoferoli – obniżając poziom δ -tokoferolu i kwasu linolowego, a zwiększając stężenia kwasów linolenowego, palmitynowego i stearynowego oraz α - i γ -tokoferoli, co potwierdzają m.in. badania Noreen i wsp. (2009).

W obliczu wzrastającej presji środowiskowej wywołanej zmianami klimatycznymi oraz nasileniem się stresów abiotycznych, wdrożenie kompleksowych strategii łagodzących ich skutki, stanowi priorytetowy kierunek w agrotechnice. Działania te obejmują zarówno dobór i hodowlę genotypów wykazujących zwiększoną tolerancję na czynniki

stresowe, jak i zastosowanie technologii wspomagających odporność roślin w warunkach stresu, takich jak stosowanie biostymulatorów/osmoprotektantów, priming nasion oraz odpowiednią aplikację składników pokarmowych. Biostymulatory stosowane w krytycznych fazach rozwojowych mogą modulować fizjologię stresu poprzez aktywację mechanizmów obronnych, takich jak np. wzrost aktywności enzymatycznej czy poprawę efektywności procesów metabolicznych, co przekłada się na zwiększoną tolerancję organizmu roślinnego na niekorzystne warunki środowiskowe. Osmoprotektanty wspomagają roślinę w utrzymaniu homeostazy komórkowej – stabilizują struktury białkowe i lipidowe, ograniczają denaturację makrocząsteczek oraz zwiększają aktywność metaboliczną w warunkach stresu osmotycznego, zarówno w przypadku niedoboru wody, jak i zasolenia gleb (Jabeen i Ahmad 2012; Sala i wsp. 2012; Bouriou i wsp. 2020; Godoy i wsp. 2021). Warto podkreślić, że w wielu regionach świata coraz częściej zagospodarowuje się tereny marginalne – czyli obszary o słabych glebach i ograniczonym dostępie do wody. W takich warunkach niezbędne jest połączenie osiągnięć hodowli roślin z nowoczesnymi praktykami agronomicznymi. Tylko zintegrowane podejście, które uwzględnia wzajemne relacje między genotypem, środowiskiem, a technologią uprawy może zapewnić stabilność produkcji biomasy i jakość plonów, a tym samym umożliwić trwałą uprawę słonecznika w warunkach zmian klimatycznych (Fahad i wsp. 2017; Shah i wsp. 2018; Khan i wsp. 2020; Damalas i Koutroubas 2022).

Biostymulatory / Biostimulants

Biostymulatory to zróżnicowana grupa substancji nieodżywczych oraz mikroorganizmów, których działanie polega na stymulowaniu naturalnych procesów fizjologicznych w roślinach, prowadząc do poprawy wzrostu, rozwoju, jakości plonu oraz tolerancji na stres abiotyczny. Mechanizmy działania biostymulatorów są wielopłaszczyznowe i często zależne od ich pochodzenia chemicznego lub biologicznego. Wykazano, że związki te mogą stymulować ekspresję genów związanych z pobieraniem i metabolizmem składników mineralnych, wpływać na biosyntezę fitohormonów (auksyny, cytokininy, gibereliny) oraz modyfikować morfologię i funkcjonowanie systemu korzeniowego i innych organów (Brown i Saa 2015). Rezultatem działania biostymulatorów są m.in. zwiększenie biomasy nadziemnej i podziemnej, poprawa gospodarki wodnej, intensyfikacja fotosyntezy, zwiększone pobieranie i wykorzystanie składników mineralnych, a w rezultacie poprawa cech ilościowych i jakościowych plonu, takich jak zawartość cukrów, pigmentów, związków aromatycznych czy wartość odżywcza. Efekty te są szczególnie wyraźne w warunkach stresu abiotycznego, gdzie biostymulatory pozwalają na ograni-

czenie strat metabolicznych i redystrybucję asymilatów do organów plonotwórczych. Biorąc pod uwagę rosnące ograniczenia w stosowaniu nawozów mineralnych i pestycydów oraz potrzebę zwiększenia efektywności produkcji rolniczej, biostymulatory roślinne stanowią istotny element strategii zrównoważonego rolnictwa (Calvo i wsp. 2014; Roupael i Colla 2020).

Kwas salicylowy i kwas askorbinowy / Salicylic acid and ascorbic acid

Kwas salicylowy (SA) jest naturalnie występującym, endogennym regulatorem wzrostu roślin, który odgrywa istotną rolę w regulacji procesów fizjologicznych i biochemicznych roślin. Jest endogennym fitohormonem syntetyzowanym z udziałem fenyloalaninowej amoniakolizacji i syntazy izochorismatowej i wykazuje obiecujące działanie w zwiększaniu tolerancji słonecznika na stresy abiotyczne. Działa jako cząsteczka sygnałowa, wpływając na szeroki zakres procesów, takich jak kiełkowanie nasion, aktywność enzymatyczna, fotosynteza, wzrost oraz plonowanie, a także odporność na stresy abiotyczne, w tym zasolenie i suszę. Kwas salicylowy łagodzi negatywne skutki stresów, głównie poprzez zwiększenie poziomu innych regulatorów wzrostu (Khan i wsp. 2022; Li i wsp. 2022). Na znacznych obszarach występuje zanieczyszczenie gleb metalami ciężkimi, które wynika z działalności przemysłowej i niewłaściwego zarządzania zasobami gleb, co prowadzi do ich degradacji i długotrwałej toksyczności, wpływając negatywnie nie tylko na rośliny i mikroorganizmy, ale również na strukturę, pH i zawartość materii organicznej (Kucharski i wsp. 2001). Przykładem niekorzystnego wpływu metali zawartych w glebie na rośliny słonecznika są badania El-Tayeb i wsp. (2006), którzy udowodnili, że stres miedziowy (Cu) hamuje wzrost korzeni, łodyg i liści tego gatunku, jednak egzogenne zastosowanie SA może znacznie poprawić wzrost roślin poprzez indukcję syntezy substancji organicznych, takich jak cukry i aminokwasy. Podobnych spostrzeżeń dokonano także w przypadku kwasu askorbinowego (AA), powszechnie znanego jako witamina C, która pełni rolę przeciwutleniacza i bierze udział w biosyntezie hormonów, takich jak gibereliny i etylen. Choć istnieje wiele badań dotyczących wpływu AA na rośliny uprawne, jego działanie na rośliny słonecznika jest wciąż słabo udokumentowane. W badaniach Mostafa i wsp. (2021) prowadzonych w warunkach suszy, która znacznie obniża zdolność kiełkowania oraz wzrost i biomasę siewek słonecznika wykazano, że zaprawianie nasion SA oraz AA zwiększa zdolność kiełkowania oraz wigor siewek w warunkach stresowych. Stymulacja wzrostu pędów i korzeni może wynikać z intensyfikacji podziałów komórkowych, szczególnie w wierzchołkach korzeni i utrzymania równowagi hormonalnej (homeostazy), w tym głównie poziomów auksyn i cytokinin. Badania prowadzone przez Ahmeda i wsp. (2014) potwierdzają, że SA

i AA wykazują pozytywny wpływ na kiełkowanie słonecznika w warunkach stresowych (stres solny), co wskazuje na potencjał tych kwasów w rolnictwie, choć w przypadku obu związków konieczne są dalsze badania.

Kwas salicylowy znacząco poprawia wzrost słonecznika poprzez regulację osmotyczną, akumulację osmotolitów, poprawia gospodarkę wodną w roślinie, redukuje aktywność reaktywnych form tlenu i chroni fotosystem II, co znajduje odzwierciedlenie w wielkości koszyczków kwiatowych, wielkości niełupki i jakości oleju (Noreen i wsp. 2009). Niemniej jednak wciąż dostępnych jest zbyt mało danych dotyczących liczby aplikacji SA, dawek oraz faz wzrostu, by możliwe było sformułowanie precyzyjnych zaleceń dla uzyskania maksymalnych efektów plonotwórczych. Udowodniono, że niekorzystny wpływ zasolenia gleby na wzrost słonecznika, może być złagodzony opryskiem SA w stężeniu 1,14 mM, wykonanym w fazie wzrostu wegetatywnego. Ponadto stwierdzono, że zastosowanie kwasu salicylowego łącznie z bakteriami PGPR (*Azospirillum*, *Pseudomonas*) w warunkach stresu solnego zwiększa zawartość karotenoidów, proliny i kwasu abscysynowego (ABA).

Kwas salicylowy również istotnie poprawia wzrost słonecznika w warunkach suszy, szczególnie, gdy zastosowany jest w fazach krytycznych (kiełkowanie, kwitnienie, wypełnianie niełupki). Zapobiega on zmniejszeniu turgoru komórek, hamuje mobilizację skrobi i zmiany w translokacji węglowodanów (Koutroubas i wsp. 2014). Wiadomo, że deficyt wody prowadzi do zahamowania wydłużenia się komórek i mniejszej masy nasion (Keipp i wsp. 2020), ale SA, stosowany w stężeniu 0,724 mM w fazach wegetatywnej i kwitnienia, poprawia parametry fizjologiczne i morfologiczne, takie jak powierzchnia liścia, zawartość wody, średnica główki, liczba i masa niełupki oraz plon oleju (Hussain i wsp. 2009). Zaprawianie nasion kwasem salicylowym w połączeniu z PGPR znacznie zwiększa masę roślin oraz zawartość związków odżywczych powodując jednoczesny spadek wskaźników stresu oksydacyjnego w roślinie – poziomu proliny i malonodialdehydu (MDA) (Ahmed i wsp. 2014; Khan i wsp. 2018). W innych badaniach nad działaniem SA na rośliny słonecznika uzyskano również zwiększenie zawartości chlorofilu, cukrów i aminokwasów (Abdallah i wsp. 2020; Siddique i wsp. 2020).

Do jednych z najbardziej szkodliwych pierwiastków dla roślin należy miedź (Cu), która hamuje wzrost korzeni, zaburza fotosyntezę, powoduje stres oksydacyjny, uszkadza błony komórkowe i enzymy uczestniczące w metabolizmie. W badaniach przeprowadzonych przez El-Tayeb i wsp. (2006) na roślinach słonecznika rosnących w warunkach wysokiej zawartości Cu w glebie wykazano, że SA zastosowany w stężeniu 0,5 mM znacząco obniżał poziom peroksydacji lipidów, a jednocześnie zwiększał poziom cukrów, białek i aminokwasów w roślinach oraz indukował syntezę nowych polipeptydów. W innych badaniach, SA zmniejszał kumulację w kwiatostanach innych szkodliwych

pierwiastków: kadmu (Cd), cynku (Zn) i arsenu (As) (Xiu-Zhen 2012).

W badaniach Kaya i Yigit (2014) oraz Damalas i Koutoubas (2022) wykazano również skuteczność SA na stres chłodu (pędy słonecznika przechowywano w temperaturze 4°C) oraz stres herbicydowy. Udowodniono, że SA stosowany w stężeniach 25 i 50 µM znacząco poprawia żywotność wierzchołków pędów słonecznika rosnącego w niskich temperaturach. Natomiast w warunkach stresu herbicydowego, SA zastosowany w stężeniu 11–72 mM łagodził wpływ fluorochloridonu zwiększając zawartość chlorofilu, karotenoidów i uwodnienie roślin, jednocześnie obniżając wskaźnik poziomu uszkodzeń oksydacyjnych w komórkach roślinnych (dialdehyd malonowy) oraz pozostałości herbicydu.

Kwas jasmonowy i jasmonian metylu / Jasmonic acid and methyl jasmonate

W ostatnich latach wiele doniesień naukowych związanych jest z badaniem efektów biologicznych działania kwasu jasmonowego (JA) i jasmonianu metylu (Me-Ja) na różne rośliny uprawne. Jasmoniany (m.in. JA i Me-Ja) są pochodnymi kwasu linolenowego. Powszechnie występują w królestwie roślin i uznawane są za hormony roślinne. Odgrywają dużą rolę w odpowiedzi rośliny na różnego rodzaju stresy biotyczne (szkodniki, patogeny) i abiotyczne (głównie susza). Wykazano, że jasmoniany korzystnie wpływają na wzrost i rozwój roślin, głównie poprzez udział w zawiązywaniu się kwiatów i owoców, ale znaczącą rolę odgrywają także w kiełkowaniu nasion i tworzeniu korzeni. Opinie badaczy na temat skuteczności jasmonianów stosowanych nalistnie w przeciwdziałaniu stresom nie są zgodne, co może wynikać z niejednorodnej odpowiedzi poszczególnych gatunków roślin na ich działanie. Obecne badania nad wpływem tej grupy związków na rośliny skupiają się na reakcjach i odpowiedzi roślin na ich egzogenną aplikację (Monzón i wsp. 2012; Wasternack i Hause 2013). Istnieje niewiele badań dotyczących stosowania jasmonianów w uprawie słonecznika, choć na podkreślenie zasługuje fakt, że obecność kwasu jasmonowego wykryto w nasionach słonecznika. Badania prowadzone przez Corbineau (1988) udowodniły, że jasmonian metylu aplikowany na nasiona oraz siewki słonecznika wykazuje działanie podobne do działania kwasu abscysynowego (ABA), a więc hamuje pobieranie tlenu podczas procesu kiełkowania, co powoduje znaczne zahamowanie wzrostu siewek oraz biosyntezę chlorofilu w liściach. Monzón i wsp. (2012) zwrócili uwagę, że słonecznik jest uprawą, w której często dochodzi do wylegania korzeniowego i podjęli próbę wyjaśnienia wpływu kwasu jasmonowego dodanego do podłoża na proces wydłużania komórek korzenia. Udowodnili, że kwas jasmonowy hamował wydłużanie się i podziały komórek korzenia słonecznika.

Aminokwasy i tiamina / Aminoacids and thiamine

Dolistne stosowanie aminokwasów w uprawie słonecznika wykazuje korzystne działanie przejawiające się intensyfikacją wykorzystania światła, wody i składników mineralnych w procesach fizjologicznych. Dodatkowo, aminokwasy wykazują właściwości antyoksydacyjne oraz wpływają na poprawę metabolizmu i przyswajania składników odżywczych przez roślinę (Tejada i Gonzales 2003). Ernst i wsp. (2016) badali wpływ dolistnego preparatu zawierającego podstawowe aminokwasy (Glu, Gly, His, Arg, Thr, Ala, Pro, Cys, Tyr, Val, Met, Lys, Ile, Leu, Phe, Trp) na rośliny słonecznika. Aminokwasy stosowano dwukrotnie, tj. w fazie 2 do 4 liści oraz 20 dni po pierwszej aplikacji. Wykazano, że zastosowany kompleks aminokwasowy pozytywnie wpływa na wydajność produkcyjną słonecznika, tj. parametry plonotwórcze (m.in. masę 1000 nasion), plon nasion oraz zawartość oleju w nasionach. Na podstawie tych badań wspomniani autorzy stwierdzili, że dolistne stosowanie aminokwasów może stanowić narzędzie w technologii uprawy słonecznika. Badania nad wpływem egzogennych aminokwasów w słoneczniku prowadzili również Kheybari i wsp. (2013), którzy udowodnili, że aminokwasy aplikowane w warunkach stresu suszy przyczyniły się do istotnego zwiększenia średnicy kwiatostanu słonecznika, co bezpośrednio przekładało się na plonowanie.

Tiamina (witamina B1), obok wcześniej omówionego kwasu askorbinowego, postrzegana jest jako jeden z obiecujących związków o potencjalnym zastosowaniu w uprawie słonecznika. Związek ten zwiększa aktywność enzymów antyoksydacyjnych, takich jak peroksydaza i katalaza, co ogranicza uszkodzenia wywołane przez reaktywne formy tlenu, wspomaga gospodarkę wodną oraz podnosi poziom osmoprotektantów, tym samym poprawiając tolerancję roślin na suszę (Kausar i wsp. 2023). Ponadto wpływa na sygnalizację hormonów roślinnych, szczególnie w warunkach stresu środowiskowego (stresu solnego). Korzenie niektórych gatunków roślin wykazują zdolność syntezy tiaminy, podczas gdy inne są tej zdolności pozbawione. Wykazano, że w określonych warunkach glebowych i środowiskowych pobieranie tiaminy przez korzenie lub liście może korzystnie wpływać na wzrost roślin narażonych na stres wywołany zasoleniem. Wyniki badań wskazują, że tiamina łagodzi negatywne skutki zasolenia u słonecznika poprzez poprawę stabilności błon komórkowych oraz regulację stężenia jonów K^+/Na^+ , co jest wynikiem zwiększonego pobierania potasu. Zaobserwowane efekty, takie jak poprawa wzrostu i bilansu wodnego u roślin poddanych stresowi solnemu sugerują, że endogenna biosynteza tiaminy może być w takich warunkach niewystarczająca. W związku z tym absorpcja egzogennej tiaminy, zarówno przez części nadziemne, jak i korzeniowe może przynosić wymierne korzyści fizjologiczne (Sayed i Gadallah 2002; El-Ramady i wsp. 2024).

Inne substancje / Other substances

Efekty działania niektórych fitohormonów stosowanych zewnętrznie na roślinę są przedmiotem wielu prac. Badacze są zgodni, co do tezy, że preparaty oparte na fitohormonach mogą stanowić istotny element nowoczesnej ochrony roślin, nie tylko poprzez wpływ na procesy metaboliczne roślin w celu optymalizacji ich wzrostu i rozwoju, ale również dostrzega się ich znaczącą rolę w odporności na stresy abiotyczne (zasolenie, susza czy skrajne temperatury). Związki te modulują liczne procesy fizjologiczne i biochemiczne, w tym fotosyntezę, biosyntezę chlorofilu, pobieranie składników odżywczych, metabolizm antyoksydacyjny, a także syntezę białek, które pośrednio lub bezpośrednio wpływają na mechanizmy tolerancji stresu (Swain i wsp. 2023; Zhang i wsp. 2024; Jiang i wsp. 2025).

W uprawie słonecznika zwyczajnego, najważniejszym czynnikiem warunkującym plon jest liczba i masa niełupkek. W praktyce rolniczej obserwuje się jednak znaczny udział pustych niełupkek w środkowej i wewnętrznej części kłoszyczka, a przyczyną tego zjawiska jest nierównomierna dystrybucja fotoasymilatów. Badania przeprowadzone przez Beltrano i wsp. (1994) wykazały, że dolistna aplikacja kwasu giberelinowego (GA) oraz benzyloadeniny (BA) może istotnie poprawić translokację asymilatów, prowadząc do redukcji pustych niełupkek i zwiększenia ich liczby oraz masy we wszystkich strefach kwiatostanu. Stosowanie GA 40 dni po wschodach oraz BA 60 dni po wschodach wpłynęło na wzrost plonu nasion o 25% i równomierne wypełnienie niełupkek. Korzystne działanie dolistnej aplikacji GA na słonecznik potwierdza również Hernández (1996), który wykazał, że regulator stosowany egzogenne, skutecznie stymuluje elongację pędów oraz rozwój kwiatostanu, natomiast BA przez zwiększenie aktywności merystemów i poprawę gospodarki hormonalnej, intensyfikuje rozwój organów generatywnych słonecznika.

W ostatnich latach, coraz więcej uwagi poświęca się wykorzystaniu kwasu 5-aminolewulinowego (ALA), który uchodzi za jeden z najbardziej perspektywicznych regulatorów wzrostu roślin w warunkach stresu abiotycznego. Choć mechanizmy jego działania nie są w pełni poznane, wiadomo, że ALA podwyższa zawartość chlorofilu, wspomaga aktywność enzymów antyoksydacyjnych i reguluje gospodarkę mineralną roślin. Kwas 5-aminolewulinowy wykazuje również zdolność do stabilizacji równowagi jonowej poprzez poprawę stosunku K^+/Na^+ , co jest istotne dla utrzymania potencjału osmotycznego i prawidłowej pracy aparatów szparkowych. Jego aplikacja aktywuje także mechanizmy obronne roślin zwiększając aktywność enzymów, takich jak katalaza, peroksydaza i dysmutaza ponadtlenkowa (Rhaman i wsp. 2021; Sher i wsp. 2024). Udowodniono, że jego stosowanie na rośliny słonecznika w warunkach stresu solnego, przyczynia się do poprawy morfologii roślin – zwiększenia długości pędów, średnicy łodygi, suchej

masy oraz liczby liści – co bezpośrednio przekłada się na wyższy plon (Lalarukh i wsp. 2023). Jednak mimo obiecujących efektów fizjologicznych, nadal istnieją poważne luki w wiedzy dotyczące działania ALA na poziomie molekularnym. Nie są w pełni poznane ścieżki sygnalizacyjne ani zestaw genów aktywowanych lub wyciszanych podczas jego działania. Wydaje się jednak, że manipulacja ekspresją genów biosyntezy ALA może w przyszłości stanowić narzędzie biotechnologiczne zwiększające tolerancję roślin na stres środowiskowy (Zhang i wsp. 2024; Jiang i wsp. 2025).

Wśród substancji, które wpływają na zwiększenie tolerancji słonecznika na stresy abiotyczne wymienia się także glicynobetainę (GB) (Hussain i wsp. 2009; Siddique i wsp. 2020). Zaobserwowano, że jednym z ważnych mechanizmów adaptacyjnych obserwowanych u roślin słonecznika poddanych stresowi suszy jest wzrost zawartości wolnej proliny oraz endogennej GB w liściach. Uzyskane rezultaty skłoniły badaczy do kolejnych etapów eksperymentalnych, w których główną rolę pełniła aplikacja nalistna GB. Udowodniono, że egzogenne podanie tej substancji intensyfikuje reakcje obronne rośliny, co potwierdza udział GB w mechanizmach osmoregulacyjnych. Uzyskane wyniki wskazują jednak, że aktywność GB jest mocno zależna od fazy rozwojowej słonecznika w momencie aplikacji. Aplikacja wykonana w fazie kwitnienia była korzystniejsza od zastosowania w fazie wegetatywnej. Autorzy potwierdzają, że dla maksymalizacji korzyści fizjologicznych i produkcyjnych, faza kwitnienia jest optymalnym terminem stosowania GB w celu ochrony roślin przed suszą. Hussain i wsp. (2009) oraz Siddique i wsp. (2020) podkreślają jednak, że mimo wielu pozytywnych efektów działania GB na słonecznik, nie zaobserwowano istotnego wpływu tej substancji na zwiększenie zawartości oleju w nasionach.

Preparaty wieloskładnikowe / Multi-ingredient products

Źródła literaturowe podają także przykłady badań z wykorzystaniem preparatów wieloskładnikowych w stymulacji wzrostu i ochronie przed stresem słonecznika. Wpływ takich preparatów podanych dolistnie w fazie 6–8 liści właściwych oceniał Domaratskiy (2021) w warunkach polowych. Pierwszy z produktów składał się z mikroelementów w formie łatwo przyswajalnych chelatów (Fe, Mg, Mn, Mo, Cu, B), bakterii z rodzaju *Bacillus subtilis* oraz *Pseudomonas* spp. oraz auksyn, cytokinin, giberelin, betainy, a także kwasów humusowych, fulwowych i wolnych aminokwasów. Podstawą drugiego preparatu był ekstrakt z brunatnic *Ascophyllum nodosum*. Doświadczenia wykazały duży wpływ badanych substancji na dynamikę wzrostu roślin, zwiększenie powierzchni asymilacyjnej oraz istotny wzrost zawartości chlorofilu w liściach.

Podsumowanie / Summary

Stosowanie biostymulatorów w uprawie słonecznika stanowi obiecującą strategię łagodzenia skutków stresów abiotycznych, takich jak np. susza i zasolenie. Związki te, aplikowane w odpowiednich fazach fenologicznych, mogą zwiększać odporność roślin poprzez aktywację mechanizmów obronnych, poprawę efektywności fotosyntezy oraz utrzymanie homeostazy komórkowej. Biostymulatory wspomagają także rozwój systemu korzeniowego, zwiększając zdolność roślin do pobierania wody i składników mineralnych w warunkach ograniczonej dostępności. Mimo

licznych pozytywnych efektów, zakres wiedzy na temat skuteczności i mechanizmów działania biostymulatorów u słonecznika nadal pozostaje niepełny. W szczególności brakuje kompleksowych badań dotyczących interakcji między genotypem, rodzajem biostymulatora, fazą rozwoju rośliny, a specyficznymi czynnikami stresowymi. W związku z tym konieczne są dalsze badania, szczególnie w warunkach polowych, które umożliwią opracowanie zoptymalizowanych strategii aplikacyjnych oraz identyfikację najbardziej efektywnych substancji wspierających odporność słonecznika.

Literatura / References

- Abdallah M.M.S., Bakry B.A., El-Bassiouny H.M.S., El-Monem A.A.A. 2020. Growth, yield and biochemical impact of anti-transpirants on sunflower plant grown under water deficit. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 23 (4): 454–466. DOI: 10.3923/pjbs.2020.454.466
- Ahmed F., Baloch D.M., Sadiq S.A., Ahmed S.S., Hanan A., Taran S.A., Ahmed N., Hassan M.J. 2014. Plant growth regulators induced drought tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids. *The Journal of Animal & Plant Sciences* 24 (3): 886–890.
- Andrade A., Castillo P., Vigliocco A., Alemano A., Abdala G. 2011. Sunflower responses to drought stress during early development. W: *Sunflowers: Cultivation, Nutrition, and Biodiesel Uses* (V.C. Hughes, red.). Science Publishers. ISBN 978-1-61761-309-8.
- Andrianasolo F.N., Debaeke P., Champolivier L., Maza E., Maury P. 2016. Analysis and modelling of the factors controlling seed oil content in sunflower: a review. *OCL – Oilseeds and fats Crops and Lipids* 23 (2): D206. DOI: 10.1051/ocl/2016004
- Beltrano J., Caldiz D.O., Barreyro R., Vallduvi G.S., Bezus R. 1994. Effects of foliar applied gibberellic acid and benzyladenine upon yield components in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Growth Regulation* 15: 101–106. DOI: 10.1007/BF00024097
- Bertolino L.T., Caine R.S., Gray J.E. 2019. Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Frontiers in Plant Science* 10: 225. DOI: 10.3389/fpls.2019.00225
- Bourioung M., Ezzaza K., Bouabid R., Alaoui-Mhamdi M., Bungau S., Bourgeade P., Alaoui-Sossé L., Alaoui-Sossé B., Aleya L. 2020. Influence of hydro- and osmo-priming on sunflower seeds to break dormancy and improve crop performance under water stress. *Environmental Science and Pollution Research* 27 (12): 13215–13226. DOI: 10.1007/s11356-020-07893-3
- Brown P., Saa S. 2015. Biostimulants in agriculture. *Frontiers in Plant Science* 6: 671. DOI: 10.3389/fpls.2015.00671
- Caine R.S., Harrison E.L., Sloan J., Flis P.M., Fischer S., Khan M.S., Nguyen P.T., Nguyen L.T., Gray J.E., Croft H. 2023. The influences of stomatal size and density on rice abiotic stress resilience. *New Phytologist* 237 (6): 2180–2195. DOI: 10.1111/nph.18704
- Calvo P., Nelson L., Kloepper J.W. 2014. Agricultural uses of plant biostimulants. *Plant and Soil* 383 (1): 3–41. DOI: 10.1007/s11104-014-2131-8
- Cojocaru F., Joița-Păcureanu M., Negoită M., Mihai L., Popescu G., Ciornei L., Ion V., Anton G.F., Rîșnoveanu L., Oprea D., Bran A., Sava E. 2023. The impact of climatic conditions on oil content and quality in sunflower. *Romanian Agricultural Research* 40 (40): 1–9. DOI: 10.59665/rar4024
- Corbineau F., Rudnicki R.M., Come D. 1988. The effects of methyl jasmonate on sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed germination and seedling development. *Plant Growth Regulation* 7: 157–169. DOI: 10.1007/BF00028238
- Damalas C.A., Koutroubas S.D. 2022. Exogenous application of salicylic acid for regulation of sunflower growth under abiotic stress: a systematic review. *Biologia* 77 (7): 1685–1697. DOI: 10.1007/s11756-022-01020-y
- Di Caterina R., Giuliani M.M., Rotunno T., De Caro A., Flagella Z. 2007. Influence of salt stress on seed yield and oil quality of two sunflower hybrids. *Annals of Applied Biology* 151 (2): 145–154. DOI: 10.1111/j.1744-7348.2007.00165.x
- Domaratskiy Y. 2021. Leaf area formation and photosynthetic activity of sunflower plants depending on fertilizers and growth regulators. *Journal of Ecological Engineering* 22 (6): 99–105. DOI: 10.12911/22998993/137361
- Earley A.M., Nolting K.M., Burke J.M. 2023. Leaf traits predict performance under varying levels of drought stress in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *bioRxiv* The preprint server for biology. DOI: 10.1101/2023.03.06.531401
- Earley A.M., Temme A.A., Cotter C.R., Burke J.M. 2022. Genomic regions associate with major axes of variation driven by gas exchange and leaf construction traits in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.). *The Plant Journal* 111 (5): 1425–1438. DOI: 10.1111/tj.15900
- El-Ramady H., Prokisch J., Mansour H., Bayoumi Y.A., Shalaby T.A., Veres S., Brevik E.C. 2024. Review of crop response to soil salinity stress: Possible approaches from leaching to nano-management. *Soil Systems* 8 (1): 11. DOI: 10.3390/soilsystems8010011
- El-Tayeb M.A., El-Enany A.E., Ahmed N.L. 2006. Salicylic acid-induced adaptive response to copper stress in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant Growth Regulation* 50 (2): 191–199. DOI: 10.1007/s10725-006-9118-2
- Ernst D., Kovar M., Černý I. 2016. Effect of two different plant growth regulators on production traits of sunflower. *Journal of Central European Agriculture* 17 (4): 998–1012. DOI: 10.5513/JCEA01/17.4.1804

- Fahad S., Bajwa A.A., Nazir U., Anjum S.A., Farooq A., Zohaib A., Sadia S., Nasim W., Adkins S., Saud S., Ihsan M.Z., Alharby H., Wu C., Wang D., Huang J. 2017. Crop production under drought and heat stress: plant responses and management options. *Frontiers in Plant Science* 8: 1147. DOI: 10.3389/fpls.2017.01147
- FAOStat 2023. <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL> [dostęp: 10.04.2025].
- Ghaffari M., Gholizadeh A., Rauf S., Shariati F. 2023. Drought-stress induced changes of fatty acid composition affecting sunflower grain yield and oil quality. *Food Science & Nutrition* 11 (12): 7718–7731. DOI: 10.1002/fsn3.3690
- Godoy F., Olivos-Hernández K., Stange C., Handford M. 2021. Abiotic stress in crop species: improving tolerance by applying plant metabolites. *Plants* 10 (2): 186. DOI: 10.3390/plants10020186
- Hernández L.F. 1996. Morphogenesis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) as affected by exogenous application of plant growth regulators. *Agroscientia* 13 (1): 3–11.
- Hussain M.A.M.M., Malik M.A., Farooq M., Khan M.B., Akram M., Saleem M.F. 2009. Exogenous glycinebetaine and salicylic acid application improves water relations, allometry and quality of hybrid sunflower under water deficit conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science* 195 (2): 98–109. DOI: 10.1111/j.1439-037X.2008.00354.x
- Jabeen N.U.S.R.A.T., Ahmad R.A.F.I.Q. 2012. Improvement in growth and leaf water relation parameters of sunflower and safflower plants with foliar application of nutrient solutions under salt stress. *Pakistan Journal of Botany* 44 (4): 1341–1345.
- Jajor E., Strażyński P., Mrówczyński M. (red.). 2020. *Metodyka integrowanej ochrony słonecznika dla doradców*. Instytut Ochrony Roślin – Państwowy Instytut Badawczy, Poznań, 42 ss. ISBN 978-83-64655-61-6.
- Jiang Y., Li M., Qian Y., Rong H., Xie T., Wang S., Cao Y. 2025. Analysis of the transcriptome provides insights into the photosynthetic response of maize to salt stress by 5-aminolevulinic acid. *International Journal of Molecular Sciences* 26 (2): 786. DOI: 10.3390/ijms26020786
- Jouyban Z. 2012. The effects of salt stress on plant growth. *Technical Journal of Engineering and Applied Sciences* 2 (1): 7–10.
- Kausar A., Zahra N., Zahra H., Hafeez M.B., Zafer S., Shahzadi A., Prasad P.V. 2023. Alleviation of drought stress through foliar application of thiamine in two varieties of pea (*Pisum sativum* L.). *Plant Signaling and Behavior* 18 (1): 2186045. DOI: 10.1080/15592324.2023.2186045
- Kaya A., Yigit E. 2014. The physiological and biochemical effects of salicylic acid on sunflowers (*Helianthus annuus*) exposed to flurochloridone. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 106: 232–238. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2014.04.041
- Keipp K., Hütsch B.W., Ehlers K., Schubert S. 2020. Drought stress in sunflower causes inhibition of seed filling due to reduced cell-extension growth. *Journal of Agronomy and Crop Science* 206 (5): 517–528. DOI: 10.1111/jac.12400
- Khan N., Ali S., Zandi P., Mehmood A., Ullah S., Ikram M., Shahid I.M.A., Babar M.A. 2020. Role of sugars, amino acids and organic acids in improving plant abiotic stress tolerance. *Pakistan Journal of Botany* 52 (2): 355–363. DOI: 10.30848/PJB2020-2(24)
- Khan M.I.R., Poor P., Janda T. 2022. Salicylic acid: A versatile signaling molecule in plants. *Journal of Plant Growth Regulation* 41 (5): 1887–1890. DOI: 10.1007/s00344-022-10692-4
- Kheybari M., Daneshian J., Rahmani H.A., Seyfzadeh S., Khiavi M. 2013. Response of sunflower head characteristics to PGPR and amino acid application under water stress conditions. *International Journal of Agronomy and Plant Production* 4 (8): 1760–1765.
- Koutroubas S.D., Vassiliou G., Damalas C.A. 2014. Sunflower morphology and yield as affected by foliar applications of plant growth regulators. *International Journal of Plant Production* 8 (2): 215–229.
- Kucharski J., Hlasko A., Wyszowska J. 2001. Wpływ zanieczyszczenia gleby miedzią na jej właściwości fizykochemiczne i na aktywność enzymów glebowych. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* 476: 173–180.
- Lalarukh I., Zahra N., Shahzadi A., Hafeez M.B., Shaheen S., Kausar A., Raza A. 2023. Role of aminolevulinic acid in mediating salinity stress tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 23 (4): 5345–5359. DOI: 10.1007/s42729-023-01406-0
- Li A., Xue S., Liu L. 2022. Action of salicylic acid on plant growth. *Frontiers in Plant Science* 13: 878076. DOI: 10.3389/fpls.2022.878076
- Matysiak K. 2024. Regulatory wzrostu i rozwoju w uprawie słonecznika zwyczajnego (*Helianthus annuus* L.). [Plant growth regulators application in sunflower (*Helianthus annuus* L.)]. *Progress in Plant Protection* 64 (2): 63–69. DOI: 10.14199/ppp-2024-006
- Monzón G.C., Pinedo M., Lamattina L., De La Canal L. 2012. Sunflower root growth regulation: the role of jasmonic acid and its relation with auxins. *Plant Growth Regulation* 66: 129–136. DOI: 10.1007/s10725-011-9636-4
- Mostafa H., Afify M.T. 2022. Influence of water stress on engineering characteristics and oil content of sunflower seeds. *Scientific Reports* 12: 12418. DOI: 10.1038/s41598-022-16271-7
- Mostafa H., El-Ansary M., Awad M., Husein N. 2021. Water stress management for sunflower under heavy soil conditions. *Agricultural Engineering International: CIGR Journal* 23 (2): 76–84.
- Noreen S., Ashraf M., Hussain M., Jamil A. 2009. Exogenous application of salicylic acid enhances antioxidative capacity in salt stressed sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants. *Pakistan Journal of Botany* 41 (1): 473–479.
- Oguz M.C., Aycan M., Oguz E., Poyraz I., Yildiz M. 2022. Drought stress tolerance in plants: Interplay of molecular, biochemical and physiological responses in important development stages. *Physiologia* 2 (4): 180–197. DOI: 10.3390/physiologia2040015
- Pekcan V., Evci G., Yilmaz M.I., Nalcayi A.B., Erdal Ş.Ç., Cicek N., Arslan O., Ekmekci Y., Kaya Y. 2016. Effects of drought stress on sunflower stems and roots. *International Journal of Advances in Agricultural & Environmental Engineering* 3 (1): 96–103. DOI: 10.15242/IJAAEE.AE0216102
- Rhaman M.S., Imran S., Karim M.M., Chakroborty J., Mahamud M.A., Sarker P., Hasanuzzaman M. 2021. 5-aminolevulinic acid-mediated plant adaptive responses to abiotic stress. *Plant Cell Reports* 40 (8): 1451–1469. DOI: 10.1007/s00299-021-02690-9
- Rondanini D., Mantese A., Savin R., Hall A.J. 2006. Responses of sunflower yield and grain quality to alternating day/night high temperature regimes during grain filling: effects of timing, duration and intensity of exposure to stress. *Field Crops Research* 96 (1): 48–62. DOI: 10.1016/j.fcr.2005.05.006
- Rouphael Y., Colla G. 2020. Biostimulants in agriculture. *Frontiers in Plant Science* 11: 40. DOI: 10.3389/fpls.2020.00040

- Sala C.A., Bulos M., Altieri E., Ramos M.L. 2012. Sunflower: improving crop productivity and abiotic stress tolerance. s. 1203–1249. W: Improving Crop Resistance to Abiotic Stress (R. Tuteja, N. Tuteja, S.S. Gill, A.F. Tiburcio, red.). Wiley-Blackwell. VCH Verlag GmbH & Co, KGaA, Weinheim, Germany, 1534 ss. ISBN 978-3-527-63293-0.
- Sayed S., Gadallah M. 2002. Effects of shoot and root application of thiamin on salt-stressed sunflower plants. *Plant Growth Regulation* 36: 71–80. DOI: 10.1023/A:1014784831387
- Shah T., Xu J., Zou X., Cheng Y., Nasir M., Zhang X. 2018. Omics approaches for engineering wheat production under abiotic stresses. *International Journal of Molecular Sciences* 19 (8): 2390. DOI: 10.3390/ijms19082390
- Sher A., Nawaz A., Ul-Allah S., Sattar A., Ijaz M., Qayyum A., Manaf A. 2024. Foliar application of 5-aminolevulinic acid improves the salt tolerance in sunflower (*Helianthus annuus* L.) by enhancing the morphological attributes and antioxidant defense mechanism. *Acta Physiologiae Plantarum* 46 (3): 24. DOI: 10.1007/s11738-024-03647-7
- Siddique M.S., Qadir G., Gill S.M., Sultan T., Ahmed Z.I., Hayat R. 2020. Bio-invigoration of rhizobacteria supplemented with exogenous salicylic acid and glycine betaine enhanced drought tolerance in sunflower. *International Journal of Agriculture and Biology* 23 (5): 869–881. DOI: 10.17957/IJAB/15.1364
- Swain R., Sahoo S., Behera M., Rout G.R. 2023. Instigating prevalent abiotic stress resilience in crop by exogenous application of phytohormones and nutrient. *Frontiers in Plant Sciences* 14: 1104874. DOI: 10.3389/fpls.2023.1104874
- Tejada M., Gonzales J.L. 2003. Influence of foliar fertilization with amino acids and humic acids on productivity and quality of *Asparagus*. *Biological Agriculture and Horticulture* 21 (3): 277–291. DOI: 10.1080/01448765.2003.9755270
- van der Merwe R., Labuschagne M.T., Herselman L., Hugo A. 2015. Effect of heat stress on seed yield components and oil composition in high-and mid-oleic sunflower hybrids. *South African Journal of Plant and Soil* 32 (3): 121–128. DOI: 10.1080/02571862.2015.1018354
- Wasternack C., Hause B. 2013. Jasmonates: biosynthesis, perception, signal transduction and action in plant stress response, growth and development. An update to the 2007 review in *Annals of Botany*. *Annals of Botany* 111 (6): 1021–1058. DOI: 10.1093/aob/mct067
- Xiu-Zhen H.A.O., Dong-Mei Z.H.O.U., Dan-Dan L.I. 2012. Growth, cadmium and zinc accumulation of ornamental sunflower (*Helianthus annuus* L.) in contaminated soil with different amendments. *Pedosphere* 22 (5): 631–639. DOI: 10.1016/S1002-0160(12)60048-4
- Yeremenko O., Kalytko V. 2017. Productivity of sunflower hybrids (*Helianthus annuus* L.) under the effect of AKM plant growth regulator in the conditions low moisture of southern Steppe of Ukraine. *Agricultural Science and Practice* 4 (1): 11–19. DOI: 10.9790/2380-0909015964
- Zandalinas S.I., Sengupta S., Fritsch F.B., Azad R.K., Nechushtai R., Mittler R. 2021. The impact of multifactorial stress combination on plant growth and survival. *New Phytology* 230 (3): 1034–1048. DOI: 10.1111/nph.17232
- Zhang Z., Yuan L., Dang J., Zhang Y., Wen Y., Du Y., Hu X. 2024. 5-aminolevulinic acid improves cold resistance through regulation of SIMYB4/SIMYB88-SIGSTU43 module to scavenge reactive oxygen species in tomato. *Horticulture Research* 11 (3): uhae026. DOI: 10.1093/hr/uhae026