

ACTA AGROPHYSICA MONOGRAPHIAE



**WPŁYW ZLOKALIZOWANEGO NAWOŻENIA
ORAZ STANU ZAGĘSZCZENIA GLEBY
NA POBIERANIE WODY I SKŁADNIKÓW MINERALNYCH
PRZEZ KUKURYDZĘ**

Artur Nosalewicz

**Instytut Agrofizyki
im. Bohdana Dobrzańskiego PAN
w Lublinie**

2013 (3)

Redaktor Naczelny – Józef Horabik
Zastępca Redaktora Naczelnego – Grzegorz Józefaciuk
Sekretarz Redakcji – Wanda Woźniak
Redaktor Tematyczny – Jerzy Lipiec
Redaktor Statystyczny – Zofia Hanusz
Redaktor Języka Polskiego – Barbara Pietrasiewicz
Redaktor Języka Angielskiego – Tomasz Bylica

Rada Redakcyjna

Dorota Witrowa-Rajchert – Przewodnicząca

Andrey Alekseev, Rosja	Viliam Novák, Słowacja
Tadeusz Filipek, Polska	Josef Pecen, Czechy
Jarosław Frączek, Polska	Pedro Aguado Rodriguez, Hiszpania
Werner Herppich, Niemcy	István Seres, Węgry
Andrzej Lenart, Polska	Stanisław Skonecki, Polska
Janusz Olejnik, Polska	Jerzy Weres, Polska
Leonid Muravsky, Ukraina	Gerd Wessolek, Niemcy

Opiniowali do druku:

Witold Grzebisz
Tadeusz Kęsik

Adres redakcji

Instytut Agrofizyki im. Bohdana Dobrzańskiego PAN, Wydawnictwo
ul. Doświadczalna 4, 20-290 Lublin, tel. (81) 744-50-61, www.ipan.lublin.pl

Streszczenia i pełne teksty prac dostępne są na stronie internetowej czasopisma
www.acta-agrophysica-monographiae.org

Wersja pierwotna wszystkich zeszytów to wersja drukowana

©Copyright by Instytut Agrofizyki im. Bohdana Dobrzańskiego PAN, Lublin 2013

ISSN 2084-3429, ISBN 978-83-89969-14-9

Badania częściowo finansowane ze środków na naukę w latach 2007-2010
jako projekt badawczy N310 036 32/1951

Acta Agrophysica są do nabycia w dziale Wydawnictw Instytutu Agrofizyki PAN w Lublinie. Prenumeratę instytucjonalną można zamawiać w dziale Wydawnictw Instytutu Agrofizyki PAN w Lublinie oraz w oddziałach firmy Kolporter S.A. na terenie całego kraju. Informacje pod numerem infolinii 0801-205-555 lub na stronie internetowej <http://www.kolporter-spolka-akcyjna.com.pl/prenumerata.asp>

Wydanie I. Nakład 200 egz., ark. 8,1
Skład komputerowy: Wanda Woźniak
Druk: ALF-GRAF, ul. Abramowicka 6, 20-391 Lublin

SPIS TREŚCI

WYKAZ OZNACZEŃ	5
1. WSTĘP I CEL PRACY	7
2. WZROST I FUNKCJONOWANIE ROŚLIN W HETEROGENICZNYM OŚRODKU GLEBOWYM	9
2.1. Pobór wody przez korzenie roślin	9
2.2. Pobór składników mineralnych przez korzenie roślin	10
2.3. Heterogeniczność struktury gleby w obrębie pola uprawnego	14
2.4. Wpływ zagęszczenia gleby na wzrost i pobór wody przez korzenie roślin ...	15
2.5. Wpływ dostępności składników mineralnych na wzrost korzeni	16
3. OBIEKT I METODYKA BADAŃ	18
3.1. Obiekt i materiał badawczy	18
3.2. Metody pomiarowe	19
3.3. Model wzrostu roślin	24
3.4. Statystyczna analiza wyników	27
4. WYNIKI I DYSKUSJA	27
4.1. Właściwości gleby	27
4.2. Wpływ nierównomiernego rozmieszczenia nawozów i zagęszczenia gleby na wzrost części nadziemnych kukurydzy	28
4.3. Wzrost i rozmieszczenie korzeni	32
4.4. Długość i średnica korzeni	45
4.4.1. Parametryzacja rozkładu długości korzeni	54
4.5. Pobieranie azotu z gleby o nierównomiernym rozmieszczeniu azotu – analizy z wykorzystaniem modelu wzrostu roślin	60
4.6. Wpływu zagęszczenia gleby i nierównomiernego rozmieszczenia na- wózów na pobór wody	64
4.7. Zawartość makroelementów w częściach nadziemnych i korzeniach roślin	74
4.8. Kompensacyjny wzrost i pobór wody	88
5. PODSUMOWANIE I WNIOSKI	89
6. PIŚMIENNICTWO	92
7. STRESZCZENIE	99
8. SUMMARY.....	101

WYKAZ OZNACZEŃ

Gęstość gleby: **L** – $1,20 \text{ Mg}\cdot\text{m}^{-3}$, **S** – $1,40 \text{ Mg}\cdot\text{m}^{-3}$, **M** – $1,60 \text{ Mg}\cdot\text{m}^{-3}$,

DK – długość korzeni,

DPW – dobowy pobór wody,

JPW – jednostkowy pobór wody, pobór na jednostkę długości korzenia,

L, S, M – odpowiednio, gleba luźna, średnio i mocno zagęszczona,

L(N)/L – obiekt z glebą luźną w obu połowach kolumny glebowej, nawożenie połowy kolumny L(N),

S(N)/S – obiekt z glebą średnio zagęszczoną w obu połowach kolumny glebowej, nawożenie połowy kolumny S(N),

M(N)/M – obiekt z glebą mocno zagęszczoną w obu połowach kolumny glebowej, nawożenie połowy kolumny M(N),

L(N)/S – obiekt z glebą luźną i średnio zagęszczoną, nawożenie połowy kolumny z glebą luźną L(N),

L/S(N) – obiekt z glebą luźną i średnio zagęszczoną, nawożenie połowy kolumny z glebą średnio zagęszczoną S(N),

L(N)/M – obiekt z glebą luźną i mocno zagęszczoną, nawożenie połowy kolumny z glebą luźną L(N),

L/M(N) – obiekt z glebą luźną i mocno zagęszczoną, nawożenie połowy kolumny z glebą mocno zagęszczoną M(N),

S(N)/M – obiekt z glebą średnio i mocno zagęszczoną, nawożenie połowy kolumny z glebą średnio zagęszczoną S(N),

S/M(N) – obiekt z glebą średnio i mocno zagęszczoną, nawożenie połowy kolumny z glebą mocno zagęszczoną M(N),

L(N)/L(N) – obiekt z glebą luźną w obu połowach kolumny glebowej, nawożenie całej kolumny,

S(N)/S(N) – obiekt z glebą średnio zagęszczoną w obu połowach kolumny glebowej, nawożenie całej kolumny,

M(N)/M(N) – obiekt z glebą mocno zagęszczoną w obu połowach kolumny glebowej, nawożenie całej kolumny,

L(N)/S(N) – obiekt z glebą luźną i średnio zagęszczoną, nawożenie całej kolumny,

SMCZN – sucha masa części nadziemnych,

SMK – sucha masa korzeni.

1. WSTĘP I CEL PRACY

Powierzchnia korzeni roślin jest granicą, przez którą mineralne składniki odżywcze są włączane do świata ożywionego (Nissen 2002). Istotna rola poboru wody i składników mineralnych przez korzenie w funkcjonowaniu ekosystemów naturalnych i rolniczych wynika z ograniczonych zasobów ośrodka glebowego (Simunek i Hopmans 2009). Gleba jest złożonym ośrodkiem, którego fizyczne i chemiczne właściwości zmieniają się w przestrzeni i czasie. Zróżnicowana dostępność składników mineralnych i wody jest jednym z najistotniejszych i najczęściej występujących abiotycznych czynników charakteryzujących ośrodek glebowy (Jones i Ljung 2012). Wiele badań i analiz interakcji gleba – roślina przeprowadza się z założeniem homogeniczności gleby, nie odpowiadając na pytanie, jaki wpływ na funkcjonowanie roślin ma przestrzenne zróżnicowanie dostępności wody i składników mineralnych (Pierret i Moran 2012).

Wzrost i funkcjonowanie roślin jest związane z warunkami panującymi w glebie i nad jej powierzchnią, a sama roślina stanowi jedną z dróg transportu masy i energii między glebą a atmosferą. Nie jest możliwe przewidywanie wzrostu i plonowania roślin tylko na podstawie obserwacji części nadziemnych. Istotną funkcję systemu korzeniowego roślin uprawnych stanowi zapewnienie odpowiedniej ilości wody i składników mineralnych niezbędnych dla otrzymania plonu na oczekiwanym poziomie. Właściwy poziom plonowania powinien być możliwy do uzyskania w warunkach naturalnych wahań dostępności wody w sezonie wegetacyjnym. Dodatkową ważną funkcją korzeni roślin uprawnych jest ograniczanie zanieczyszczenia środowiska nawozami wypłukiwanymi do głębszych warstw gleby (Hopmans i Bristow 2002).

Wzrost i budowa systemu korzeniowego jest warunkowana genetycznie, ale podlega także silnej modyfikacji przez czynniki abiotyczne. Struktura systemu korzeniowego jest silnie uzależniona od stanu zagęszczenia gleby oraz ilości i rozmieszczenia składników mineralnych (Krouk i in. 2011). Zmiany struktury systemu korzeniowego w istotnym stopniu wpływają na wzrost całej rośliny poprzez wpływ na zdolności do pobierania wody i rozpuszczonych w niej składników mineralnych. Cechą charakterystyczną gleby – ośrodka wzrostu korzeni jest heterogeniczne rozmieszczenie składników pokarmowych. Naturalna dla ośrodka glebowego, składającego się z cząstek glebowych o różnej wielkości, gęstości fazy stałej i przypadkowym rozmieszczeniu, jest także przestrzenna zmienność gęstości. W warunkach pola uprawnego ta zmienność ulega amplifikacji. Wielokrotne przejazdy maszyn rolniczych zagęszczających glebę i zlokalizowane nawożenie modyfikują rozmieszczenie korzeni i wpływają na ich funkcjonowanie. Nierównomierne za-

gęszczenie gleby w obrębie systemu korzeniowego rośliny nawożonej w sposób zlokalizowany może wpływać na zdolności absorpcyjne korzeni. Wpływ ten może być uzależniony od stanu zagęszczenia obszaru nawożonego i nienawożonego.

Celem badań było określenie wpływu zlokalizowanego nawożenia i zagęszczenia gleby w obrębie systemu korzeniowego jednej rośliny na wzrost korzeni i części nadziemnych kukurydzy oraz pobieranie wody i rozpuszczonych w niej substancji mineralnych. Precyzyjne określenie zdolności roślin do pobierania wody i rozpuszczonych w niej składników mineralnych w warunkach nierównomiernego zagęszczenia i zlokalizowanego nawożenia gleby jest niezbędne przy opracowaniu zabiegów agrotechnicznych i technik nawożenia. Pozwoli to ograniczyć wymywanie mobilnych składników mineralnych ze strefy korzeniowej, a tym samym obniżyć koszty produkcji roślinnej i zmniejszyć ryzyko zanieczyszczenia środowiska. Wyniki badań w tym zakresie mają również istotne znaczenie przy opracowywaniu dokładniejszych modeli wzrostu i funkcjonowania roślin.

Zmiany w systemie korzeniowym roślin są głównym czynnikiem modyfikującym pobór składników mineralnych przez rośliny (Yan i in. 2011). Badania w tym zakresie prowadzone są często w kulturach hydroponicznych, w których nie są uwzględniane czynniki ograniczające wzrost korzeni, takie jak np. opór mechaniczny gleby, powierzchnia kontaktu między glebą a korzeniami. Struktura systemu korzeniowego jest silnie uzależniona zarówno od stopnia zagęszczenia gleby, jak i rozmieszczenia nawozów (Costa i in. 2010, Yu i in. 2012). Zmiany struktury właściwości gleby wywołane zwiększonym zagęszczeniem gleby skutkują zmianami grubości, rozmieszczenia przestrzennego i długości korzeni, co wpływa na ich zdolności absorpcyjne (Almeda i Villar 2012, Nosalewicz i Lipiec 2013, Zobel i in. 2007). Miejskowa, podwyższona dawka nawozów (wprowadzona np. nawożeniem startowym, rzędownym) może stymulować wzrost, przyczyniać się do zmiany morfologii i struktury korzeni, wpływając na pobieranie wody i rozpuszczonych w niej substancji mineralnych.

Przesłankami do podjęcia proponowanych badań są:

- zagrożenie dla środowiska, jakie niesie zagęszczenie i zmiana struktury gleby wynikające z przejazdów maszyn rolniczych,
- wzrost roli rolnictwa precyzyjnego, w którym istotne jest poznanie wymagań roślin w zależności od warunków panujących w danym obszarze pola,
- słabo poznane oddziaływanie czynników, warunkujących wzrost i funkcjonowanie korzeni, powiązanych z heterogenicznym ośrodkiem wzrostu, jakim jest gleba.

Badania dotyczące roślin uprawnych muszą wyprzedzać przewidywane zmiany w produkcji i technice rolniczej. Kukurydza jest rośliną, której powierzchnia

zasiewów i zbiory wzrosła w ciągu ostatnich 20 lat o 30% (Michalski 2012). Dal-
szy rozwój rolnictwa powinien spełniać kryteria zrównoważonej produkcji, za-
pewniać dbałość o zasoby środowiska ze szczególnym uwzględnieniem postępu-
jących zmian klimatycznych, które będą wpływać na dostępność wody dla roślin
(Kuś i in. 2009).

2. WZROST I FUNKCJONOWANIE ROŚLIN W HETEROGENICZNYM OŚRODKU GLEBOWYM

2.1. Pobór wody przez korzenie roślin

Jednym z głównych zadań korzeni jest pobranie dostatecznej ilości wody z gle-
by – ośrodka o dużej przestrzennej i czasowej zmienności jej dostępności do pod-
trzymania wzrostu i prawidłowego funkcjonowania rośliny. Układ, w którym woda
jest transportowana z gleby poprzez roślinę do atmosfery, nazywany jest systemem
gleba – roślina – atmosfera (SPAC – soil – plant – atmosphere continuum) (Philip
1966). Przepływ wody z gleby do korzeni, przez roślinę do atmosfery, zachodzi
ze spadkiem potencjału wody, z ośrodka o wyższym w kierunku niższego poten-
cjału wody. Woda łatwo dostępna dla roślin mieści się w zakresie pF 2,0-3,0
(98-980 hPa), woda trudnodostępna pF3,0-pF4,2 (98-1 550kPa). W zakresie pF
2-3,0 opróżniane z wody są pory o średnicy 30-3 μm a w zakresie pF 3,0-4,2
pory 3-0,2 μm (Skawina i in. 1999). Potencjał stopniowo obniża się w czasie
transportu wody z korzeni do ksylemu, liści oraz przestrzeni międzykomórkow-
ych i w powietrzu osiąga około -10MPa. Pobór wody przez korzeń wywołuje
spadek potencjału w jego otoczeniu i przepływ wody w glebie. Spadek przewodnic-
twa hydraulicznego gleby, ze spadkiem wilgotności gleby jest czynnikiem, który
ogranicza szybkość przepływu wody w glebie i jej pobór przez korzenie. Wykształ-
cając rozbudowany system korzeniowy o dużym zasięgu, rośliny zapewniają sobie
możliwie dużą powierzchnię kontaktu z roztworem glebowym.

Przepływ wody w roślinie można podzielić na trzy etapy:

- odcinek od komórek włosnikowych do ksylemu (transport radialny),
- transport długodystansowy w korzeniu i łodydze (transport osiowy),
- migracja wody w liściach.

Radialny transport wody w korzeniu z gleby do ksylemu odbywa się w apo-
placie (przez kapilary ścian komórkowych i przestwory międzykomórkowe),
symplacie (przez cytoplazmę komórek i na drodze osmozy z wakuoli do waku-
oli) i przez kanały wodne-akwaporyny. W przypadku kukurydzy apoplast jest
główną drogą transportu wody. Hydrofobowe pasemka Caspary'ego w płaszczy-

znach radialnych endodermy blokują przepływ w apoplaście i od granicy między korą pierwotną a walcem osiowym przepływ odbywa się przez komórki przepustowe lub w symplaście (Gliński i Lipiec 1990).

Strefa włosnikowa korzeni cechuje się efektywnym poborem wody (Ehlers i Goss 2003). Wykształcone włosniki nie zwiększają istotnie zasięgu systemu korzeniowego, ale zwiększają powierzchnię chłonną. Stosunek powierzchni włosników do powierzchni pozostałej części systemu korzeniowego wynosi od kilkuset do kilku tysięcy. Odcinek korzeni pokryty włosnikami cechuje się dodatkowo dobrymi właściwościami przewodzącymi dla radialnego przepływu wody. Nowe światło na rolę włosników rzucają badania z wykorzystaniem obrazowania z metodą rezonansu magnetycznego (Segal i in. 2008). Wskazują one na to, że włosniki zwiększają powierzchnię chłonną korzeni, ale nie o rzeczywistą powierzchnię włosników. Efektywna powierzchnia korzenia w strefie włosnikowej, biorąca udział w poborze wody i składników mineralnych, wyznaczona jest wierzchołkami włosników.

Kukurydza jest rośliną efektywnie wykorzystującą zasoby wodne. Potrzebuje od 270 do 400 dm³ wody na 1 kg suchej masy. Dla porównania współczynnik ten mieści się w zakresie 500-600 dla pszenicy i jęczmienia, a dla ziemniaka 400-600 dm³ H₂O·kg⁻¹ s.m. (Grzebisz 2008). Kolejną korzystną cechą kukurydzy jest duży zakres, w jakim może się zmieniać potencjał wody w korzeniu z niską minimalną wartością, wynoszącą 2,70 MPa, co umożliwia pobieranie wody o potencjale niedostępnym dla większości innych roślin uprawnych (Drozd i Nowak 2006).

2.2. Pobór składników mineralnych przez korzenie roślin

Nawożenie roślin uprawnych wiąże się z zanieczyszczeniem środowiska składnikami chemicznymi wypłukanymi z gleby poniżej głębokości ukorzenienia i zwiększoną emisją podtlenku azotu. Mimo, że nie jest możliwe osiągnięcie 100% efektywności nawożenia, to jednym z celów zrównoważonego rolnictwa jest ograniczenie zanieczyszczenia środowiska związanego z uprawą roli poprzez zwiększanie stopnia wykorzystania nawozów. Cel ten może być osiągnięty przez dostosowanie nawożenia do potrzeb roślin i warunków panujących w glebie (Chen i in. 2010).

Rośliny pobierają składniki mineralne z gleby poprzez: wymianę jonową dominującą w merystemie wierzchołkowym korzeni, przepływ masowy zachodzący w strefie wzrostu korzeni oraz przez dyfuzję w strefie włosnikowej (Grzebisz 2008). Zróżnicowanie stref poboru składników mineralnych jest rezultatem zmian w budowie i funkcjonowaniu korzeni w funkcji odległości od stożka wzrostu.

Wymiana kontaktowa to droga, którą roślina uzupełnia część zapotrzebowania na jony wapnia i magnezu. Poprzez przepływ masowy, wraz z pobieraną wodą, roślina przyjmuje jony magnezu, wapnia, azot azotanowy, siarkę i chlor w ilości determinowanej stężeniem tych składników w glebie jak i szybkością transpiracji. Fosfor, potas i azot amonowy przenikają do korzeni drogą dyfuzji, a natężenie strumienia jonów jest funkcją gradientu stężenia jonów w pobliżu korzenia, współczynnika dyfuzji efektywnej jonów i pojemności buforowej gleby względem jonu.

Pobór składników mineralnych przez rośliny stanowi wypadkową zasobności i warunków panujących w glebie, ale jest także determinowany zdolnością roślin do absorpcji tych substancji. Z tego powodu należy określić, czy pobór składników mineralnych jest kontrolowany przez ograniczone zasoby, czy przez ograniczone potrzeby (Hopmans i Bristow 2002). W praktyce zdecydowanie częściej obserwuje się ograniczenie wzrostu roślin małą zasobnością ośrodka glebowego warunkowaną ilością dostępnej wody. Mimo różnic w czasie reakcji i odmiennej reakcji dla różnych substancji wyróżnia się dwa główne sposoby przekazywania informacji pozwalającej roślinie na adaptację do zasobności gleby (Girin i in. 2010):

- rozpoznawanie i przekazywanie informacji o dostępności składników mineralnych w bezpośredniej bliskości korzeni,
- przekazywanie informacji do korzeni o ogólnym stanie odżywienia całej rośliny (Gojon i in. 2009).

Wzrost systemu korzeniowego zwiększający zasięg i powierzchnię absorpcji jest istotny w poborze składników mineralnych charakteryzujących się mniejszą mobilnością w glebie. Do składników takich zalicza się azot w formie amonowej, potas i fosfor. Mała mobilność tych składników i ich intensywne pobieranie powoduje wyczerpywanie zasobów w pobliżu powierzchni korzeni i konieczność dalszego ich wzrostu do obszarów dotychczas nieeksplorowanych.

Nawożenie kukurydzy zaleca się przeprowadzać w dawkach przedsięwnej i pogłówniej. Pierwsza dawka stosowana jest jednocześnie z siewem nasion z wykorzystaniem siewników punktowych z rzędowymi aplikatorami nawozów. Zapotrzebowanie kukurydzy na składniki mineralne uzależnione jest od prognozowanego plonu, plonu ziarna $6 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ wynosi ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$) 120-192 N, 48-60 P_2O_5 , 132-192 K_2O , 24-36 MgO, 18-24 S, 24-36 CaO (Grzebisz. 2012). Początkowy wzrost kukurydzy do fazy 6-7 liści to okres krytyczny pod względem zaspokojenia zapotrzebowania roślin na fosfor. Jego niedostatki w tym okresie mogą zahamować wzrost roślin i ograniczyć rozwój systemu korzeniowego, narażając roślinę na niedobory wody (Kruczek 2004). Nawożenie rzędowe zwiększające koncentrację składników mineralnych w bezpośrednim sąsiedztwie młodych korzeni może przeciwdziałać tym niekorzystnym zjawiskom. Zwiększona koncentracja nawo-

zów, występująca w nawożeniu zlokalizowanym, jest szczególnie ważna w przypadku składników mało mobilnych takich jak fosfor. Powolna dyfuzja powoduje, że pobieranie tego składnika z gleby może zachodzić tylko z niewielkiej objętości gleby w bezpośrednim otoczeniu korzeni (Michalski i Kowalik 2007).

Pobieranie makroelementów jest zależne zarówno od fazy wzrostu roślin jak i sposobu nawożenia (Grzebisz i in. 2008). Największą zawartość azotu, fosforu i potasu w roślinach stwierdzono w fazie 8 liścia, przy czym nawożenie rzędowe wpłynęło na zmniejszenie zawartości azotu, a zwiększenie zawartości fosforu w porównaniu do nawożenia rzutowego (Baran i in. 2011). Wyniki badań Kruczka (2004) wskazują na to, że zlokalizowanie nawozu w niespulchnionej przez agregat uprawowy zagęszczonej warstwie gleby było korzystne ze względu na zmniejszenie uzależnienia od wpływu opadów. W tym wariantcie aplikacji nawozów woda glebowa była łatwiej dostępna dla roślin na skutek podsiąku kapilarnego, co w rezultacie zwiększyło plon suchej masy w fazie 4-5 liści.

Składnikiem mineralnym determinującym wzrost i plon roślin w największym stopniu jest azot. W zależności od stanu natlenienia, kwasowości, wilgotności w glebach, dominować może forma azotanowa (NO_3^-) lub amonowa (NH_4^+) azotu (Grzebisz 2009). Stężenie jonów amonowych i azotanowych w glebie jest czynnikiem determinującym aktywne pobieranie tych składników przez wyspecjalizowane transportery białkowe. Bierne pobieranie jonów amonowych zachodzi przez kanały jonowe (Bandurska 2007). Azotany (NO_3^-) są głównym składnikiem mineralnym stymulującym wzrost i rozwój kukurydzy (Yan i in. 2011). W roślinie jony azotanowe mogą zostać poddane procesom redukcji do NH_4^+ i biosyntezie do aminokwasów, przemieszczeniu do liści, akumulacji w wakuoli lub usunięciu do apoplastu (Grzebisz 2009). Pobór N-NH_4 wymaga mniejszych nakładów energetycznych niż pobór N-NO_3 , ale asymilacja azotu amonowego w korzeniu wymaga energochłonnego procesu związanego z dostarczeniem ketokwasów z części nadziemnych. Pobieranie azotu w obu formach wiąże się ze zmianami pH w ryzosferze, które ulega obniżeniu z pobieraniem jonów amonowych, a podwyższeniu z pobieraniem azotu azotanowego. Z drugiej strony zmiany pH gleby modyfikują dostępność innych składników mineralnych. Amonowa forma azotu w dużych stężeniach może być toksyczna dla niektórych, wrażliwych roślin. W praktyce ograniczenie toksyczności tego związku osiąga się poprzez, między innymi, jednoczesne stosowanie obu form azotu, co daje dodatkowy efekt wzmocnienia wpływu stężenia azotu w glebie na wzrost plonu (Grzebisz 2008). Kukurydza pobiera około 19 g azotu na każdy metr kwadratowy powierzchni korzeni, w tym 79% z przepływem masowym, na pozostałe drogi poboru przypada: 1% na wymianę jonową i 20% na dyfuzję (Clarkson 1985).

Fosfor jest pobierany przez roślinę aktywnie, wbrew wielokrotnej różnicy stężeń w glebie i roślinie (Bandurska 2007). Niedobory fosforu w początkowych fazach wzrostu rośliny wywołują intensyfikację wzrostu korzeni, w szczególności strefy włośnikowej, kosztem zahamowania wzrostu części nadziemnych. Rośliny zwiększają ilość pobieranego fosforu, zakwaszając glebę poprzez wydzielanie kwaśnych związków organicznych i jonów wodorowych, przez co związane w glebie związki fosforu przekształcane są w łatwiej dostępne formy (Bandurska 2007). Kukurydza pobiera około 4g fosforu na metr kwadratowy powierzchni korzenia, w tym 96% drogą dyfuzji, 4% z przepływem masowym, a 2% przez wymianę jonową (Clarkson 1985).

Potas pełni w roślinie rolę regulatora gospodarki wodnej, wpływając na potencjał osmotyczny i aktywność aparatów szparkowych. Aktywuje wiele enzymów, bierze udział w procesie fotosyntezy i transporcie asymilatów (Fotyma i Mercik 1995). Kukurydza pobiera około 20 g potasu na metr kwadratowy powierzchni korzenia, w tym 80% drogą dyfuzji, 18% z przepływem masowym, a 2% przez wymianę jonową (Clarkson 1985). Poziom odpowiadający niedoborom potasu w glebie przyjmuje się dla zawartości potasu w suchej masie liści mniejszej od 1,2%. Zawartość powyżej 2,9% oznacza bardzo dobre odżywienie potasem. (Grzebisz 2009).

Wapń jest pobierany drogą apoplastyczną z przepływem masowym w formie Ca^{2+} . Optymalne stężenie wapnia w roślinie mieści się w zakresie 0,1-0,4% s.m. (Fotyma i Mercik 1995) i uzależnione jest od potrzeb rośliny, szybkości przyrostu masy, szybkości transpiracji, wilgotności gleby, zawartości w glebie Al^{3+} , Mn^{2+} i Na^{+} . Wapń pobierany jest głównie w strefie wierzchołkowej korzenia, najintensywniej w odległości do 5 mm od stożka wzrostu (Grzebisz 2008).

Magnez pobierany jest w formie Mg^{2+} z wodą i przez wymianę kontaktową na powierzchni korzeni młodych (Grzebisz, 2008). Efektywność poboru tego składnika zależy od zawartości potasu i jonów amonowych w roztworze glebowym. Optymalna zawartość magnezu mieści się w granicach 0,15-0,4% suchej masy (Fotyma i Mercik 1995). Kukurydza należy do grupy roślin wrażliwych na niedobory magnezu. Dostępność magnezu w początkowym okresie wzrostu tej rośliny jest krytyczna ze względu na jego rolę w tworzeniu systemu korzeniowego i pobieraniu składników mineralnych z gleby (Grzebisz 2012).

Zawartość składników mineralnych w kukurydzy zamieszczono w tabeli 1.

Tabela 1. Optymalna zawartość składników mineralnych w kukurydzy w okresie 24-45 i 45-80 dni od siewu (Schulte i Kelling 2011)

Table 1. Optimum nutrient concentration for maize 24-45 and 45-80 days after planting (Schulte and Kelling 2011)

Składniki mineralne Nutrients	Zakres właściwego odżywienia (% suchej masy) The range of optimum nutrition (% dry mass)	
	24-45	45-80
N	4,0-5,0	3,5-4,5
P	0,40-0,60	0,35-0,50
K	3,0-5,0	2,0-3,0
Ca	0,51-1,6	0,20-0,80
Mg	0,30-0,60	0,20-0,60

2.3. Heterogeniczność struktury gleby w obrębie pola uprawnego

Heterogeniczna struktura jest naturalną cechą ośrodka glebowego. Pory glebowe różniące się wielkością, kształtem i pochodzeniem, modyfikują przepływ wody i rozmieszczenie składników mineralnych w glebie. Gleba jest ośrodkiem charakteryzującym się dużą zmiennością właściwości fizycznych w czasie i przestrzeni. Znaczne zmiany zawartości składników mineralnych mogą występować na odległościach mniejszych niż centymetr (Atwell 1999). Ciągły pobór wody i składników mineralnych z tak zmiennego ośrodka jest osiągany dzięki adaptacji roślin objawiającej się zmianami w strukturze i funkcjonowaniu korzeni. Heterogeniczność ośrodka glebowego znajduje odzwierciedlenie w zróżnicowaniu cech morfologicznych roślin - nie ma dwóch takich samych roślin.

Na ogół nierównomiernie rozmieszczone składniki mineralne koncentrują się w przypowierzchniowej warstwie gleby, co wynika ze zwiększania zasobności gleby obumarłą fauną, florą, odchodami oraz nawożeniem. W warunkach naturalnych Jackson i Caldwell (1993) stwierdzili 11-12 krotne zmiany w stężeniu NO_3^- i NH_4^+ na odległości 0,5 m. Gęstość gleby jest czynnikiem determinującym dostępność składników mineralnych dla roślin poprzez wpływ m. in. na przewodnicztwo wodne i temperaturę gleby, opór mechaniczny dla wzrostu korzeni, ale także poprzez zmiany powierzchni kontaktu między glebą a korzeniami roślin. Zmiany gęstości w obrębie pola uprawnego mogą być wywołane przez przejazdy maszyn rolniczych, rodzaj i częstość zabiegów agrotechnicznych. W większości przypadków przejazdy sprzętu rolniczego dotyczą tylko fragmentów pola i powodują ich znaczne zagęszczenie. W uprawie pszenicy 13% powierzchni pola podlega 5-krotnemu zagęszczeniu kołami maszyn i narzędzi rolniczych, podczas gdy 15% jest wolna od śladów kół (Jurga 2008, Kozicz 1996). Nierównomierne zagęszczenie gleby w mniejszej skali występuje na granicy śladów kół i przylegającej gle-

by, przy czym różnice gęstości między tymi obszarami zwiększają się wraz ze wzrostem nacisku jednostkowego przejeżdżających kół. Nierównomierne zagęszczenie gleby wywiera istotny wpływ na wzrost i funkcjonowanie systemu korzeniowego roślin. Szczególnie ważne jest oddziaływanie gęstości gleby na początkowy wzrost korzeni, który ma istotny wpływ na wzrost roślin w późniejszych fazach fenologicznych (Gliński i Lipiec 1990, Lipiec i Nosalewicz 2001).

Zmiany właściwości gleby wynikające ze stosowania uprawy zerowej w porównaniu do uprawy tradycyjnej w warunkach klimatu umiarkowanego powodują obniżenie temperatury i wzrost stanu zagęszczenia wierzchniej warstwy gleby oraz akumulację składników mineralnych o małej mobilności (Chassot i Richner 2002). Zagęszczenie głębszych, niespulchnianych warstw gleby jest w znacznym stopniu skutkiem przeprowadzania zabiegów rolniczych wiosną i jesienią w czasie, gdy gleba jest wilgotna i podatna na zagęszczenie. Heterogeniczna struktura gleby stanowi czynnik, który może ograniczać pobór wody przez korzenie roślin oraz modyfikować ich rozmieszczenie. Skutkuje szybkim obniżeniem wilgotności gleby w bezpośrednim otoczeniu miejsc, gdzie koncentrują się korzenie i zmniejszeniem efektywności poboru wody przez korzenie (Amato i Ritchie 2002).

Wpływ nierównomiernego zagęszczenia gleby na wzrost i funkcjonowanie korzeni roślin jest w dalszym ciągu rozpoznany w niewielkim stopniu. Wiąże się to z pracochłonnymi i niełatwymi w analizie badaniami przestrzennego rozmieszczenia i funkcjonowania korzeni. Ocena wpływu sposobu uprawy, gęstości i struktury gleby na wzrost korzeni roślin w znacznej większości badań dotyczy zmienności w kierunku pionowym, w głąb profilu glebowego, rzadziej w kierunku poziomym (Chassot i in. 2001).

2.4. Wpływ zagęszczenia gleby na wzrost i pobór wody przez korzenie roślin

Większość roślin cechuje się eksponentialnym spadkiem długości i masy korzeni z głębokością. Może on być w istotnym stopniu modyfikowany przez stan zagęszczenia i warstwową strukturę gleby (Araki i Iijima 2005, Yu i in. 2007). Dłuższe korzenie w wierzchniej warstwie gleby ułatwiają zaopatrzenie rośliny w wodę. Głębsze warstwy gleby, zwykle uboższe w składniki mineralne, służą roślinom jako źródło wody w czasie suszy, a obecne tam korzenie mogą potencjalnie ograniczać wypłukiwanie nawozów do wód gruntowych. Penetrację korzeni roślin uprawnych do niżej położonych części profilu glebowego utrudniają zagęszczone, głębsze warstwy gleby powstałe w wyniku przejazdów maszyn rolniczych i zabiegów uprawowych (np. podeszwa płuzna) lub procesów naturalnych. Przyjmuje się, że zagęszczenie gleby wyraźnie ogranicza wzrost korzeni. Wartość oporu penetracyjnego wynosząca około 2 MPa jest wartością krytyczną, w warunkach braku porów glebowych (np. porów wytworzonych przez dżdżownice

lub korzenie roślin), które mogą być wykorzystane do nieograniczonego wzrostu korzeni (Bengough 2011).

Zmiany gęstości gleby warunkują modyfikację szeregu innych właściwości gleby takich jak: opór mechaniczny, natlenienie, przewodnictwo wodne, które mają istotny wpływ na wzrost i funkcjonowanie roślin. Badania nad wzrostem roślin w szerokim zakresie gęstości gleby wskazują na istnienie optymalnej gęstości. Gęstości niższe i wyższe od optimum powodują spadek plonu (Lipiec i Nosalewicz 2002, Lipiec i Hatano 2003). Porowata struktura trójfazowego ośrodka glebowego w znacznym stopniu determinuje ilość dostępnej wody. W glebie o niskiej gęstości mała powierzchnia kontaktu korzeni i gleby ogranicza pobieranie z niej wody i składników mineralnych. Ponadto zbyt mała gęstość gleby i powiązane z tym jej duże natlenienie powoduje utlenianie się metabolitów glebowych i obniżkę plonów.

Degradacja gleby poprzez jej zagęszczanie i związane z tym zagrożenie dla środowiska w wyniku zwiększonego wymywania nawozów oraz perspektywy wzrostu roli rolnictwa precyzyjnego wskazują na potrzebę dokładnego określenia zapotrzebowania roślin uprawnych na wodę i składniki mineralne. Postępujące zagęszczenie gleby zostało uznane przez Unię Europejską (European Commission COM (2002) 179 „Towards a Thematic Strategy for Soil Protection”) jako jeden z głównych czynników degradacji gleb. Wskazuje to na celowość inicjowania programów badawczych obejmujących zagadnienie zagęszczenia gleby.

2.5. Wpływ dostępności składników mineralnych na wzrost korzeni

Adaptacja roślin do heterogenicznego rozkładu składników mineralnych w glebie jest przedmiotem dużego zainteresowania w badaniach interakcji systemu korzeniowego i gleby (Shenoy i Kalagudi 2005, Tanaka i in. 2000, Yano i Kume 2005).

Alokacja biomasy systemu korzeniowego w glebie może być reakcją na zróżnicowane warunki panujące w zasięgu systemu korzeniowego rośliny. Korzenie roślin adoptują się do nierównomiernej zasobności gleby, aby maksymalizować pobór składników mineralnych (Tanaka i in. 2000). Nierównomierne rozmieszczenie składników mineralnych obserwuje się zarówno w warunkach naturalnych jak i na polach uprawnych. Zawartość składników mineralnych w glebie może się zmieniać w znacznym stopniu w zakresie długości charakterystycznych dla rozmiaru pól uprawnych, ale także na odległościach zbliżonych do zasięgu korzeni pojedynczej rośliny. Rośliny wykształciły szereg morfologicznych i fizjologicznych reakcji na zróżnicowanie zasobności gleby w składniki mineralne. Jedną z obserwowanych reakcji w glebie o podwyższonej zawartości jonów NO_3^- jest lokalny wzrost korzeni bocznych (Liu i in. 2010). Wytworzenie i utrzymanie korzeni bocznych, które są na ogół cienkie, pozwala roślinie szybko i efektywnie

(niewielkim nakładem zasobów własnych) korzystać z ograniczonych zasobów glebowych. Zróżnicowanie stężenia fosforanów w glebie na odległościach zbliżonych do zasięgu korzeni jednej rośliny może być 3-krotne, azotanów 12-krotne (Jackson i Caldwell 1993). Obserwowano nawet 100-krotne różnice zawartości azotu azotanowego na dystansie 4 metrów (Lark i in. 2004).

System korzeniowy ulega modyfikacji nie tylko w reakcji na rozmieszczenie składników mineralnych, ale także na ich dostępność. Jedną z cech regulujących dostępność składników mineralnych jest ich ruchliwość w glebie. Na podstawie tej cechy wyróżnia się trzy grupy składników mineralnych (Grzebisz 2008):

- rozpuszczalne i mobilne: azotany,
- rozpuszczalne i mało mobilne: potas i azot amonowy,
- słabo rozpuszczalne i mało mobilne: fosforany.

Niedobory składników mineralnych, ograniczające wzrost roślin, wywołują zmiany struktury systemu korzeniowego do formy, która ma zwiększyć efektywność poboru tych składników z obszarów, gdzie ich dostępność jest większa. Yano i Kume (2005) zaobserwowali wzmożony wzrost długości cienkich korzeni kukurydzy w glebie o miejscowej, podwyższonej zawartości fosforu. Mała masa tych korzeni zwiększa efektywność pobierania fosforu na jednostkę masy korzeni przy małym zużyciu produktów fotosyntezy (Fitter 1994). Zmienna zawartość składników mineralnych wywołuje w roślinie szereg reakcji, które modyfikują podział komórek i ich różnicowanie, wpływając na strukturę systemu korzeniowego (Lo'pez-Bucio i in. 2003). Niedobory azotu powodują z kolei penetrację przez korzenie głębszych warstw gleby. Intensywny wzrost korzeni drugiego i dalszych rzędów oraz włośników jest obserwowany w warunkach dobrego zaopatrzenia w azot i fosfor (Grzebisz 2008).

Kolejną z możliwych reakcji roślin na zróżnicowanie zasobności gleby w składniki pokarmowe są zmiany średnicy korzeni (Ryser 1998). Poziom tych zmian jest jednak na tyle nieduży, że trudny do dokładnego określenia aktualnie dostępnymi metodami analizy obrazu (Zobel i in. 2007). Niedobory fosforu w glebie wywołują zmiany struktury systemu korzeniowego poprzez zahamowanie wzrostu korzeni głównych, przy jednoczesnej stymulacji wzrostu korzeni bocznych. Może to skutkować skróceniem korzeni z określonego zakresu średnic, na korzyść korzeni grubszych bądź cieńszych, lub zmniejszeniem masy korzeni cienkich bez istotnego zmniejszenia ich długości (Zobel i in. 2006). Znaczny wpływ na pobieranie fosforu i potasu z gleby ma szybkość wzrostu długości i średnicy korzeni skutkujące przyrostem powierzchni absorpcyjnej (Grzebisz 2008, Shein 2011).

Ważnymi cechami roślin mającymi wpływ na pobór składników mineralnych z gleby są: długość i średnica korzeni, rozmieszczenie korzeni w profilu gleby oraz

fizjologiczne cechy korzeni (Chasot i Richner 2002). Wolniejszy wzrost korzeni w glebie zagęszczonej, wynikający ze zwiększonego oporu penetracji, skutkuje niedostatecznym odżywieniem roślin, w szczególności w mniej mobilne składniki mineralne, takie jak np. fosfor, poprzez zmniejszenie powierzchni kontaktu rośliny z glebą. Badania z podzielonym systemem korzeniowym i wpływem zróżnicowanej dostępności jonów amonowych (NH_4^+) wskazują, że wyższe stężenie tych jonów w większym stopniu stymuluje wytwarzanie nowych korzeni bocznych wyższych rzędów niż przyrost na długość korzeni już wytworzonych. Wpływ tych jonów jest lokalny, a korzeń reaguje bezpośrednio na ich stężenie (Lima i in. 2010). W warunkach zasobności gleby w jony NO_3^- obserwuje się raczej wzrost już istniejących korzeni bocznych, stymulowany przez wzrost stężenia auksyn w stożku wzrostu korzenia głównego (Jones i Ljung 2012). Bezpośredni wpływ gęstości gleby na wzrost korzeni jest trudny do określenia w badaniach polowych ze względu na obecność pionowo zorientowanych bioporów. W warunkach polowych pory glebowe są preferencyjnie przerastane przez korzenie roślin, co ułatwia im penetrację głębszych warstw gleby (Chasot i in. 2001).

Niska aktywność korzeni w początkowym okresie wzrostu kukurydzy (wynikająca częściowo z niekorzystnych warunków pogodowych w tym okresie) ograniczająca pobieranie jonów fosforu i azotu sprawia, że jest to jeden z najważniejszych okresów w całym przebiegu wegetacji kukurydzy (Kruczek i Sulewska 2005). Startowe nawożenie fosforanem amonu zwiększa zawartość fosforu i azotu w liściach i korzeniach, przy jednoczesnym obniżeniu zawartości potasu i wapnia w częściach nadziemnych.

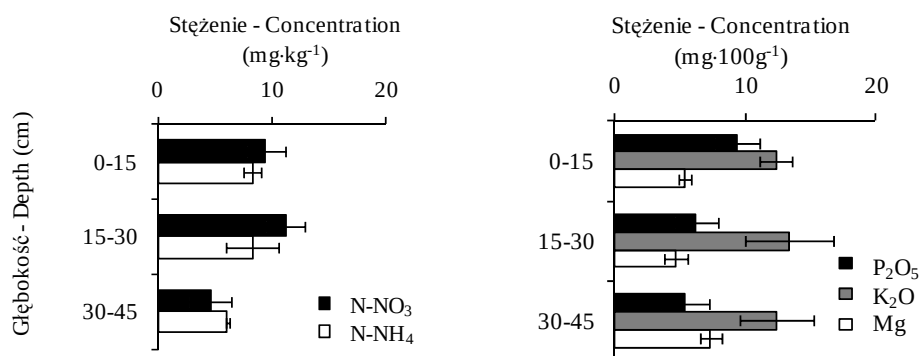
3. OBIEKT I METODYKA BADAŃ

3.1. Obiekt i materiał badawczy

Materiałem glebowym wykorzystanym w doświadczeniu fitotronowym była gleba płowa (Orthic Luvisol) wytworzona z utworów pyłowych, charakteryzująca się dużą podatnością na zagęszczenie (tab. 2). Glebę pobrano z pól uprawnych zlokalizowanych na południowo-wschodnim obrzeżu Lublina. Rośliną testową była kukurydza, mieszańiec trójliniowy FAO 240 SAN o dużym udziale w strukturze zasiewów (Runowski 2002). SAN to średnio wczesna odmiana kukurydzy łącząca zalety mieszańca ziarnowego i kiszonkowego (Adamczyk i Zagierski 2005). Jednocześnie z pobraniem gleby przeprowadzono oznaczenia zawartości azotu w formie azotanowej i amonowej, fosforanów, potasu i magnezu w glebie (rys. 1).

Tabela 2. Wybrane właściwości gleby
Table 2. Selected soil properties

Głębokość Depth (cm)	Frakcja – Fraction μm (%)			C_{tot}	C_{org}	pH
	<2	2-50	>50			
0-15	7,1	70,2	22,7	11,05	0,77	7,4
15-30	7,4	72,1	20,5			6,6
30-45	7,3	70,9	21,8			5,8



Rys. 1. Koncentracja związków azotowych i fosforanów na poszczególnych głębokościach profilu glebowego. Wartości średnie z czterech powtórzeń wraz z błędem standardowym

Fig. 1. Concentration of nitrates and phosphates at the selected depths of soil profile. Values are the means of four replicates with standard error

3.2. Metody pomiarowe

Glebę do doświadczenia pobrano z głębokości: 0-15 i 15-30 cm (warstwa orna) i 30-45 cm (podeszwa płużna) pola uprawnego. Z pozyskanej gleby przygotowano kolumny glebowe o średnicy 20 i wysokości 45 cm. Glebę w kolumnach umieszczono w sposób mający odwzorowywać warunki panujące na styku gleby zagęszczonej w wyniku przejazdów kołami maszyn rolniczych i poddanej zlokalizowanemu nawożeniu. Nawożenie takie jest zalecane w uprawie kukurydzy (Kaniuczak i Pruszyński 2009).

Gęstości odpowiadające glebie luźnej (1,20 Mg·m⁻³), średnio zagęszczonej (1,40 Mg·m⁻³) i mocno zagęszczonej (1,60 Mg·m⁻³) określono na podstawie wstępnych badań gęstości gleby niezagęszczonej oraz gleby po trzy- i pięciokrotnych przejazdach ciągnika rolniczego o średniej masie.

Glebę z wierzchniej warstwy (0-15 cm) pola uprawnego przed umieszczeniem w kolumnie przesiano przez sito o średnicy oczek 4mm. Połowę przesianej gleby wymieszano ze składnikami mineralnymi. Nawożenie mineralne przeprowadzono w ilości odpowiadającej 60 kg N·ha⁻¹ (dawka startowa) w formie azotu amonowego i azotanowego, 50 kg P·ha⁻¹ (P₂O₅) i 110 kg K·ha⁻¹ (K₂O), 30 kg Mg·ha⁻¹ (MgO) (Jadczyszyn i in. 2010).

Tak przygotowaną glebę umieszczano w oddzielonych pionową przegrodą połowach kolumny glebowej, używając gleby wzbogaconej w składniki mineralne lub niewzbogaconej, w zależności od przyjętego wariantu doświadczenia. Gleba w obu częściach wierzchniej warstwy kolumny glebowej (0-15 cm) była zagęszczana jednocześnie, w jednocentymetrowych warstwach prasą hydrauliczną z wyprofilowanym stemplem do wartości przyjętych w eksperymencie (Nosalewicz i Lipiec 2002).

Materiałem glebowym w warstwach 15-30 i 30-45 cm kolumn glebowych była gleba o nienaruszonej strukturze pobrana z pola przez powolne wciskanie cylindrów przy użyciu siłownika hydraulicznego. Wykorzystanie stosunkowo dużych kolumn cylindrycznych (objętość 14130 cm³) pozwala na uzyskanie reprezentatywnych wyników w glebie o strukturze agregatowej (Mallants i in. 1997).

Otrzymane obiekty oznaczono na podstawie gęstości gleby i rozmieszczenia składników mineralnych w wierzchniej warstwie:

L(N)/L – obiekt z glebą luźną (1,20 Mg·m⁻³) w obu połowach kolumny glebowej, nawożenie (N, P, K, Mg) po jednej stronie kolumny L(N);

S(N)/S – obiekt z glebą średnio zagęszczoną (1,40 Mg·m⁻³) w obu połowach kolumny glebowej, nawożenie (N, P, K, Mg) po jednej stronie kolumny S(N);

M(N)/M – obiekt z glebą mocno zagęszczoną (1,60 Mg·m⁻³) w obu połowach kolumny glebowej, nawożenie (N, P, K, Mg) po jednej stronie kolumny M(N);

L(N)/S – obiekt z glebą luźną i średnio zagęszczoną, nawożenie (N, P, K, Mg) części kolumny z glebą luźną L(N);

L/S(N) – obiekt z glebą luźną i średnio zagęszczoną, nawożenie (N, P, K, Mg) części kolumny z glebą średnio zagęszczoną S(N);

L(N)/M – obiekt z glebą luźną i mocno zagęszczoną, nawożenie (N, P, K, Mg) części kolumny z glebą luźną L(N);

L/M(N) – obiekt z glebą luźną i mocno zagęszczoną, nawożenie (N, P, K, Mg) części kolumny z glebą mocno zagęszczoną M(N);

S(N)/M – obiekt z glebą średnio i mocno zagęszczoną, nawożenie (N, P, K, Mg) części kolumny z glebą średnio zagęszczoną S(N);

S/M(N) – obiekt z glebą średnio i mocno zagęszczoną, nawożenie (N, P, K, Mg) części kolumny z glebą mocno zagęszczoną M(N);

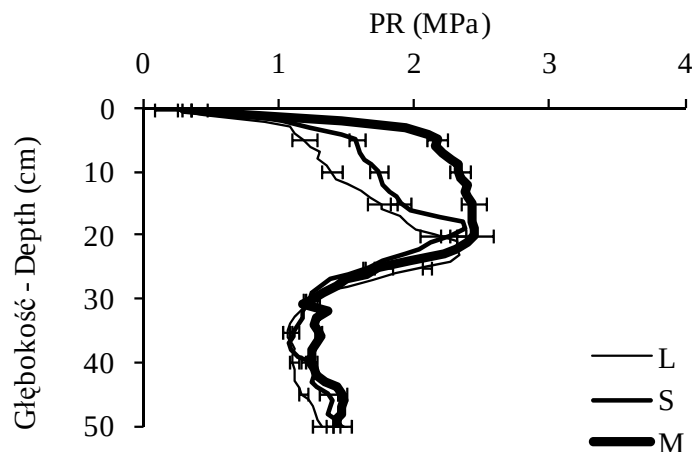
L(N)/L(N) – obiekt z glebą luźną w obu połowach kolumny glebowej i nawożeniu (N, P, K, Mg) całej kolumny L(N);

S(N)/S(N) – obiekt z glebą średnio zagęszczoną w obu połowach kolumny glebowej i nawożeniu (N, P, K, Mg) całej kolumny S(N);

M(N)/M(N) – obiekt z glebą mocno zagęszczoną w obu połowach kolumny glebowej i nawożeniu (N, P, K, Mg) całej kolumny M(N);

Całkowita dawka nawozów na kolumnę glebową była taka sama we wszystkich obiektach, które były zróżnicowane tylko miejscem wprowadzenia nawozów.

Pomiary oporu penetrometrycznego gleby wykonano penetrometrem ze stożkiem o średnicy podstawy 1,8 mm i kącie wierzchołkowym 30° (rys. 2), w dodatkowo przygotowanych kolumnach glebowych przy wilgotności gleby odpowiadającej potencjałowi wody glebowej -30 kPa. Użycie sond o średnicy zbliżonej do średnicy korzeni pozwala na odniesienie uzyskanych wyników do oporu, jaki muszą pokonać korzenie w czasie wzrostu w glebie.

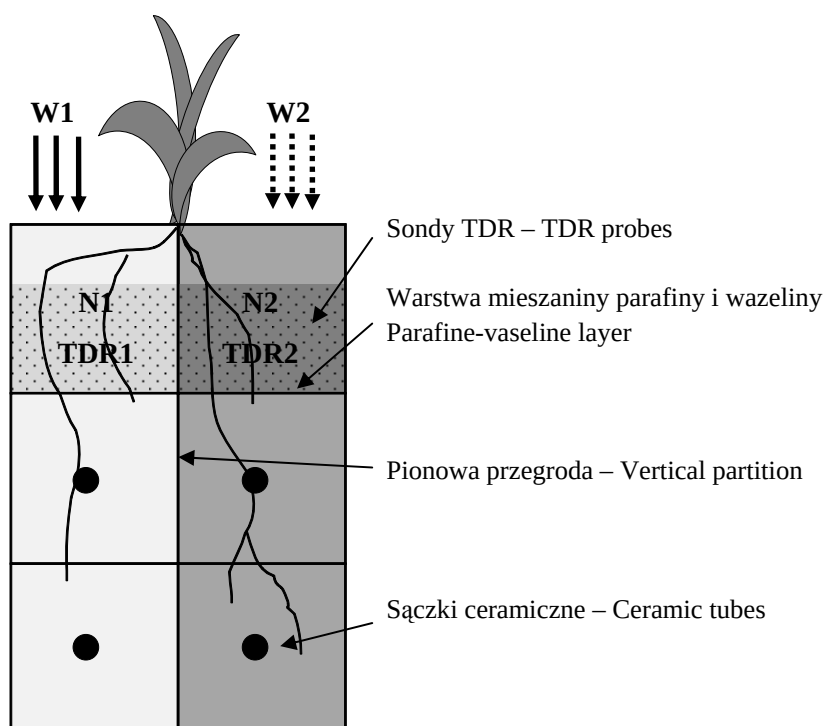


Rys. 2. Opór penetracji (PR) w części kolumny glebowej o gęstości 1,2 (L); 1,4 (S) i 1,6 $\text{Mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (M). Wartości średnie z dziesięciu powtórzeń wraz z błędem standardowym

Fig. 2. Penetration resistance (PR) of soil at the bulk density of 1.2 (L); 1.4 (S) and 1.6 Mg m^{-3} (M). Values are the means of ten replicates with standard error

Dane dotyczące poboru wody przez części systemu korzeniowego jednej rośliny z heterogenicznego ośrodka glebowego są niemożliwe do uzyskania z badań prowadzonych w warunkach polowych. Można je otrzymać w kontrolowanych badaniach laboratoryjnych, wykorzystując specjalistyczną aparaturę pozwalającą na utrzymanie zadanego potencjału wody glebowej i precyzyjny pomiar pobranej wody glebowej przez korzenie roślin, z określonych, wydzielonych warstw/ objętości gleby (Lipiec i in. 1988, Nosalewicz i Nosalewicz 2011). W kolumnach glebowych (rys. 3), między warstwami 0-15, 15-30 i 30-45 cm, umieszczono

cienką warstwę mieszaniny wazeliny z parafiną nieprzepuszczalną dla wody i jednocześnie nieograniczającą wzrostu korzeni roślin (Araki i Iijima, 2005). W osi kolumn glebowych na granicy obszaru o zmieniającym się stopniu zagęszczenia lub dostępności składników mineralnych umieszczono pionową, sztywną przegrodę, która uniemożliwiała przepływ wody i przerastanie korzeni między wydzielonymi przez nią częściami kolumny glebowej (rys. 3).



Rys. 3. Schemat kolumny glebowej. N1 i N2 – nawożenie (N, P, K, Mg), W1 i W2 – podlewanie w dawkach zapewniających utrzymanie potencjału wody wierzchniej warstwy kolumny na podstawie pomiarów wilgotności gleby sondami TDR1 i TDR2

Fig. 3. Scheme of soil column. N1 and N2 fertilization (N, P, K, Mg), W1 and W2 – daily watering to maintain water potential in 0-15 cm soil layer based on measurements of soil moisture using TDR1 and TDR2 probes

W wydzielonych częściach kolumny glebowej umieszczono rurki ceramiczne będące częścią układu dostarczającego wodę i utrzymującego potencjał wody glebowej (Whalley i in. 2000). System kontroli potencjału i zużycia wody w każdej z wydzielonych objętości gleby składał się z połączonych przewodami ciśnieniowymi: rurek ceramicznych o długości 15 cm, cylindra miarowego, pompki

ręcznej (służącej do usuwania powietrza z układu przed każdym pomiarem). W czasie trwania doświadczenia przewody ciśnieniowe łączące sączi ceramiczne z cylindrami miarowymi i same cylindry miarowe przykryto nieprzepuszczalnym dla światła materiałem w celu ograniczenia wzrostu glonów. Cylindry odsłaniano tylko na czas pomiaru zużycia wody.

Wilgotność gleby w wydzielonych częściach wierzchniej warstwy gleby (0-15 cm) utrzymywano na stałym poziomie (odpowiadającym potencjałowi wody glebowej w warstwach 15-30 i 30-45 cm) poprzez podlewanie zdemineralizowaną wodą w objętości W1 i W2. Dawki wody W1 i W2 określano na podstawie pomiaru wilgotności gleby sondami TDR1 i TDR2. Ręczne dawkowanie wody w warstwie 0-15 cm zastosowano ze względu na spodziewaną znaczną ewapotranspirację na poziomie przekraczającym możliwości systemu opartego na sącziach ceramicznych do utrzymania potencjału wody glebowej na zadanym poziomie. Zróżnicowanie dawek W1 i W2 wynikało z różnego natężenia ewaporacji i poboru wody przez korzenie roślin z gleby o różnej gęstości.

Wstępnie skielkowane, 8-dniowe siewki kukurydzy o zbliżonej wielkości części nadziemnych i korzeni, po usunięciu korzenia zarodkowego, umieszczono w kolumnach glebowych tak, aby po obu stronach pionowej przegrody wzrastały korzenie o podobnej długości. Równomierne rozmieszczenie korzeni kukurydzy w doświadczeniach z podzielonym systemem korzeniowym możliwe było po usunięciu korzenia zarodkowego (Hu i in. 2011, Liu i in. 2010, Marschner i Baumann 2003).

W trakcie doświadczenia fitotronowego utrzymywano: temperaturę na poziomie 22°C (dzień), 18°C (noc), wilgotność względną powietrza 60%, natężenie oświetlenia aktywnego fotosyntetycznie 250 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Długość dnia i nocy wynosiła odpowiednio 14 i 10 godz., potencjał wody glebowej -30 kPa. Doświadczenie trwało 45 dni (do stadium 8-10 liści).

Natężenie fotosyntezy mierzono aparatem do pomiaru wymiany gazowej CI301 (CID, Inc.), wyposażonym w komorę o powierzchni 8 cm². W czasie pomiaru w komorze panowały warunki takie jak w pomieszczeniu fitotronowym.

Pomiary długości korzeni w określonych przedziałach ich średnic przeprowadzono, korzystając z oprogramowania WinRhizo Pro v2007 (Regent Instruments Inc.). Korzenie wyekstrahowane z poszczególnych warstwy gleby i oczyszczone z cząsteczek gleby rozmieszczano równomiernie w kuwecie szklanej o wymiarach 29 x 21 cm, wypełnionej warstwą wody o wysokości około 4 mm. Korzenie skanowano z rozdzielczością 600 dpi (rozdzielczość 42 μm) w skali szarości (8bitów) skanerem Epson Perfection V700 Photo (Seiko Epson Corporation) w świetle przechodzącym ze stałymi parametrami dla wszystkich obiektów zapewniającymi maksymalną separację korzeni od tła.

Suchą masę części nadziemnych i korzeni określono po suszeniu w temperaturze 65°C przez 72 godziny (do ustalenia masy).

Skład granulometryczny gleby został ustalony z użyciem dyfraktometru Mastersizer 2000 (Malvern, UK) w zakresie 0,02-2000 µm, zgodnie z metodyką opisaną przez Ryżak i Bieganiowskiego (2010).

Zawartość jonów azotanowych i amonowych (N-NO₃, N-NH₄) oznaczano w ekstraktach glebowych. W tym celu glebę powietrznie suchą odważono do bidonów i zalano 0,01 molowym CaCl₂ w stosunku 1:10, następnie wytrząsano 1 godzinę i sączone przez filtr membranowy 0,45 µm. Pomiaru dokonano, wykorzystując analityczne metody spektrofotometrii absorpcyjnej przy użyciu przepływowego analizatora spektrofotometrycznego FIA-Star 5010. Uzyskane wyniki przeliczono na kilogram suchej masy gleby.

Pomiary zawartości składników mineralnych w powietrznie suchych liściach i korzeniach wykonano w Okręgowej Stacji Chemiczno-Rolniczej w Lublinie. Mineralizację przeprowadzono w kwasie siarkowym i perhydrolu. Azot ogólny mierzono metodą destylacyjną, fosfor metodą kolorymetryczną, potas i wapń metodą fotometrii płomieniowej, a magnez metodą ASA.

Wpływ badanych czynników na wzrost kukurydzy określano także na podstawie poboru wody (z wyodrębnionych objętości gleby) oraz poboru wody przez jednostkę długości korzeni w zależności od gęstości gleby i zawartości nawozów w danej objętości gleby.

3.3. Model wzrostu roślin

Wpływ heterogeniczności gleby na wzrost roślin został poddany analizie zmodyfikowanym modelem „wzrost roślin – relacje z czynnikami środowiskowymi” (Muller 2000), będący aplikacją analiz Thornley’a i Johnson’a (2000) do środowiska obliczeniowego Modelmaker 4.0 (Cherwell Scientific Ltd). Własne modyfikacje obejmowały dostosowanie parametrów do warunków zbliżonych do panujących w doświadczeniu fitotronowym. Ważną modyfikacją wprowadzoną do modelu był podział systemu korzeniowego (rys. 4) umożliwiający ocenę wpływu różnej dostępności składników mineralnych (azotu w dawce NA1 i NA2) na wzrost i funkcjonowanie całej rośliny oraz wydzielonych części systemu korzeniowego. Zmodyfikowany model posłużył do analizy procesów wzrostu i funkcjonowania korzeni roślin w glebie nawożonej w sposób zbliżony do nawożenia w prowadzonym doświadczeniu fitotronowym. Użyty model matematyczny zawiera moduły fotosyntezy, wzrostu części nadziemnych, korzeni, interakcji roślin ze środowiskiem (natężeniem oświetlenia, dostępnością azotu i wody, temperatu-

ra ą gleby i powietrza, prędkością wiatru, wypłukiwaniem azotu). Z uwagi na kontrolowane warunki panujące w czasie wzrostu roślin w doświadczeniu własnym, w analizie nie uwzględniono zróżnicowania dostępności wody, temperatury, wiatru i wypłukiwania azotu.

Modyfikacje modelu obejmowały głównie parametry związane podzielnym systemem korzeniowym i nawożeniem:

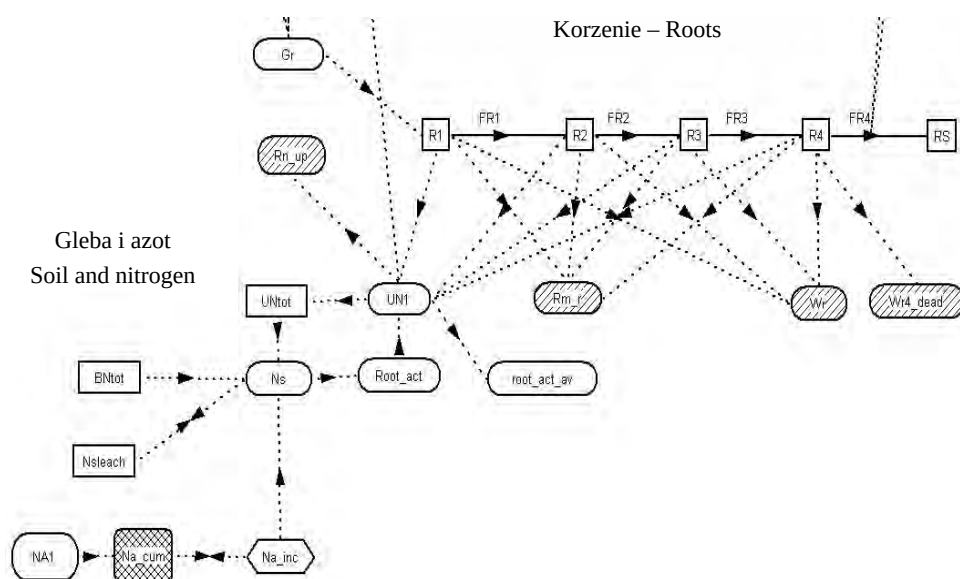
Gr – szybkość wytwarzania nowych korzeni ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$);

P_0 – maksymalne natężenie fotosyntezy $6\cdot 10^{-7} \text{ kg CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($13,6 \mu\text{m}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$);

$R1, R2, R3, R4$ – masa frakcji korzeni od młodych ($R1$), kolejnych, starszych i obumierających ($R4/2$) przypadająca na jednostkę powierzchni gleby ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$);

$FR1, FR2, FR3, FR4$ – szybkość „przechodzenia” korzeni z frakcji młodszej do starszej ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$);

Analogicznie w drugiej wydzielonej części współczynniki określające wagę frakcji korzeni i szybkości „starzenia” korzeni do starszej frakcji oznaczono odpowiednio $R5-R8$ i $FR5-FR8$.



Rys. 4. Schemat blokowy połowy modelu podzielonego systemu korzeniowego wzrastającego w glebie o określonej zawartości azotu - część modelu wzrostu roślin (objaśnienia w tekście)

Fig. 4. Block diagram of one half of the model of split root system growing in soil at specified nitrogen content – part of the plant growth model (symbol descriptions in the text)

Pobór składników mineralnych UN1 przez część systemu korzeniowego znajdującego się w glebie o koncentracji azotu NA1 i UN2, z gleby o koncentracji azotu NA2 przez korzenie, jest proporcjonalny do wartości określającej maksymalną aktywność korzeni w poborze azotu $root_act$ (1). W kolejnym kroku pobór azotu jest redukowany poprzez współczynniki określające dostępność azotu z gleby, zredukowaną aktywność różnych frakcji korzeni oraz niedostateczną dostępność węgla i wysoką azotu w roślinie. Równanie opisujące pobór azotu przez jedną z wydzielonych części systemu korzeniowego (Muller 2000):

$$UN1 = root_act \cdot \frac{R1+R2 \cdot V2+R3 \cdot V3+R4 \cdot V4}{1+\frac{Kc}{C1} \cdot (1+\frac{N1}{Kn})} ; \quad (1)$$

V2-V4 – bezwymiarowe współczynniki opisujące aktywność frakcji R1-R4 korzeni,

N1 – zawartość azotu w roślinie ($\text{kg N} \cdot \text{kg}^{-1}$),

C1 – zawartość węgla w roślinie ($\text{kg C} \cdot \text{kg}^{-1}$),

Kn – współczynnik opisujący aktywność w poborze azotu ($0,005 \text{ kg N} \cdot \text{kg}^{-1}$),

Kc – współczynnik opisujący aktywność w poborze węgla ($0,05 \text{ kg C} \cdot \text{kg}^{-1}$).

Pobór azotu UN2 przez pozostałą część systemu korzeniowego (R5, R6, R7, R8) z gleby o zawartości azotu NA2, uzależniony od zawartości węgla (C2) i azotu (N2) w roślinie, obliczono z analogicznego równania. Dla uproszczenia w modelu przyjęto, że wartości współczynników V2-V4 w jednej części systemu korzeniowego i V6-V8 w drugiej przyjmują te same wartości, niezależnie od koncentracji azotu i wynoszą odpowiednio 0,5; 0,25; 0,1. Pobór azotu (UN1 i UN2) jest uzależniony od ilości dostępnego azotu (NA1 i NA2) w glebie, dodatkowo aktywność poszczególnych frakcji korzeni jest ograniczana przez niską zawartość węgla lub wysoką azotu w roślinie i jest zgodne z obserwacjami Girin i in. (2010) dotyczącymi relacji między poborem NO_3^- przez rzodkiewnik pospolity (*Arabidopsis thaliana*) a zawartością azotu w roślinie. Pobór azotu jest procesem wymagającym energii, dlatego z jego poborem wiąże się proporcjonalne zużycie węgla.

Szczegółowy opis podstawowej, niezmodyfikowanej wersji modelu i wszystkich oznaczeń znajduje się w rozdziale 6 książki *Modeling Soil-Biosphere Interactions* (Muller 2000).

3.4. Statystyczna analiza wyników

O ile nie określono inaczej, dane dotyczące wzrostu i funkcjonowania roślin przedstawiają stan roślin w 45 dniu od umieszczenia siewek w glebie. Otrzymane wyniki porównano na podstawie średnich i błędu standardowego, z zastosowaniem metody analizy wariancji (Statistica 9.1, StatSoft Inc.) i testu NIR Fisher'a do porównania dwóch średnich i Tukey'a do porównania więcej niż 2 średnich. Dopasowanie krzywych do danych eksperymentalnych przeprowadzono z wykorzystaniem metody najmniejszych kwadratów (Statistica 9.1, StatSoft Inc.). Każdy z wariantów doświadczenia miał cztery powtórzenia.

4. WYNIKI I DYSKUSJA

4.1. Właściwości gleby

Na zróżnicowanie warunków panujących w glebie w obrębie systemu korzeniowego składały się indukowane eksperymentalnie zmiany gęstości gleby, skutkujące zróżnicowaniem oporu mechanicznego dla wzrostu korzeni oraz zróżnicowana dostępność składników mineralnych. Zagęszczenie gleby do poziomu odpowiadającego gęstości $1,4 \text{ Mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (rys. 2) powodowało wzrost oporu penetracji gleby do głębokości około 20 cm, ze średnią wartością oporu penetracji w warstwie 0-15 cm wynoszącą 1,48 MPa. Gleba mocno zagęszczona cechowała się oporem penetracji o średniej wartości wynoszącej 1,99 MPa w warstwie 0-15 cm. Całkowity zakres zmian oporu penetracji we wszystkich obiektach wynosił od około 1 MPa w obiekcie z glebą luźną do około 2,4 MPa w obiekcie z glebą mocno zagęszczoną. Wartość oporu penetracji 2 MPa jest na ogół uznawana za krytyczną, powyżej której obserwuje się wyraźne ograniczenie wzrostu korzeni wielu roślin (Bengough 2011). Zmiany stanu zagęszczenia gleby określane są najczęściej zmianami gęstości gleby, porowatości lub oporu penetracji stożkiem o określonej geometrii (Kęsik i in. 2006). W większości przypadków przejazdu sprzętu rolniczego dotyczą tylko fragmentów pola, ale mogą powodować ich znaczne zagęszczenie. W przypadku uprawy pszenicy 13% powierzchni pola podlega 5-krotnemu zagęszczeniu kołami maszyn i narzędzi rolniczych, podczas gdy 15% jest wolna od śladów kół (Kozicz 1996, Kroulik i in. 2009). Nierównomierność zagęszczenia gleby występującego na granicy śladów kół zwiększa się wraz ze wzrostem nacisku jednostkowego przejeżdżających pojazdów. Rozmieszczenie przestrzenne zagęszczenia powierzchni gleby, ale także zmienność zagęszczenia w profilu gleby oraz udział gleby zagęszczonej w obrębie systemu korzeniowego mogą wywierać istotny wpływ na wzrost i funkcjonowanie roślin.

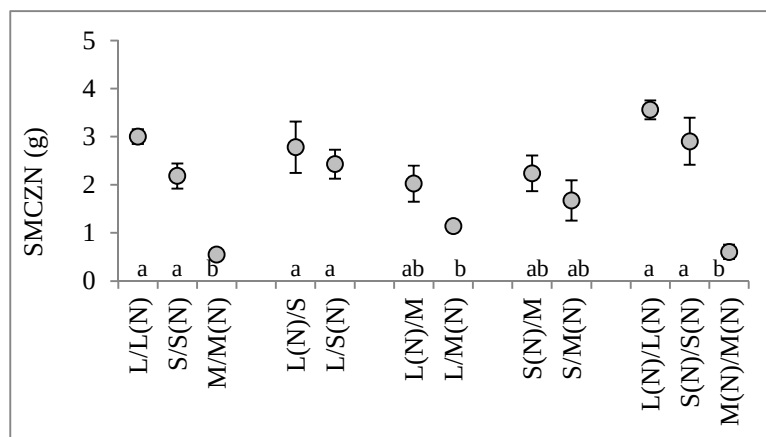
Wyniki badań wpływu przejazdów kołami maszyn rolniczych na zagęszczenie piasku gliniastego przeprowadzone przez Sweeney'a i in. (2006) pokazują zmniejszenie plonu roślin od trzeciego roku zagęszczania gleby przejazdami maszyn rolniczych. Opór penetracyjny w tym okresie wzrósł od 0,6 do 2,4 MPa, a głębokość, do której obserwowano podwyższony opór penetracji, to około 15-20 cm. Eksperyment z podobnie zróżnicowanym zagęszczeniem gleby w uprawie kukurydzy przeprowadził Tardieu (1988 a,b,c). W tym doświadczeniu zabiegi uprawowe przeprowadzane maszynami rolniczymi przy różnej wilgotności gleby spowodowały wzrost gęstości gleby pod śladem z 1,30 do 1,69 Mg·m⁻³ w warstwie 10-28 cm i nieznaczny, z początkowej wartości 1,42 do 1,43 Mg·m⁻³, na głębokości 30-50 cm. W rezultacie zagęszczenia co drugiego międzyrzędzia system korzeniowy pojedynczych roślin wzrastał w nierównomiernie zagęszczonej glebie.

4.2. Wpływ nierównomiernego rozmieszczenia nawozów i zagęszczenia gleby na wzrost części nadziemnych kukurydzy

Początkowy okres wzrostu kukurydzy jest jednym z najważniejszych okresów w trakcie wegetacji rośliny (Kruczek i Szulc 2006). W tym czasie wpływ sposobu i dawki nawożenia jest szczególnie istotny (Chassot i in. 2001).

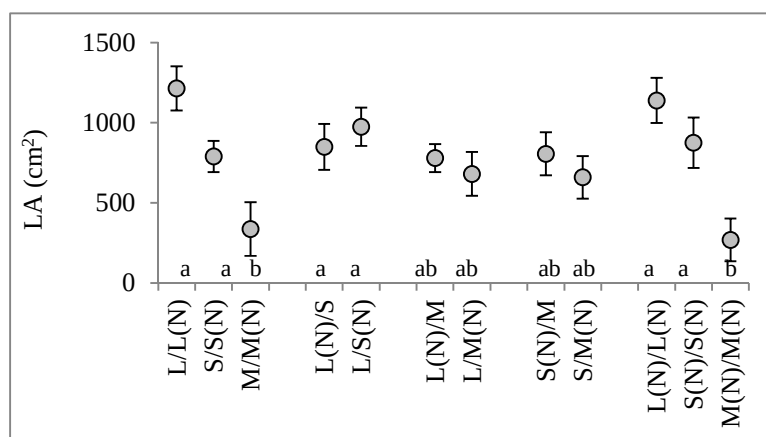
Wyniki pomiarów wpływu zmodyfikowanych warunków w strefie korzeniowej na wzrost części nadziemnych (rys. 5 i 6) wskazują na ogólny, negatywny efekt zwiększającego się zagęszczenia gleby. Jest to wywołane wzrostem oporu penetracji ze wzrostem zagęszczenia gleby (rys. 2) i zredukowaniem tempa wzrostu korzeni. Takie warunki sprzyjają zmniejszeniu tempa procesu fotosyntezy (rys. 7) uzależnionego od zaopatrzenia rośliny w składniki mineralne, wodę oraz dwutlenek węgla. W ogólności największą biomasą cechowały się rośliny z obiektów z równomiernym i zlokalizowanym nawożeniem gleby luźnej, z wyjątkiem obiektów, w których połowa kolumny była mocno zagęszczona.

Zróżnicowanie dostępności składników mineralnych w obiektach doświadczalnych mogło wynikać ze skrócenia długości korzeni wywołanego zagęszczeniem gleby i ograniczenia powierzchni kontaktu między glebą wzbogaconą w składniki mineralne a korzeniami w obiektach z nawożeniem połowy kolumny glebowej. Tak modyfikowana dostępność składników mineralnych może w pewnym zakresie wywołać reakcję roślin podobną do reakcji na różny poziom nawożenia. Zróżnicowane dawki nawożenia azotem w badaniach Szulca i Waligóry (2010) modyfikowały suchą masę kukurydzy, w sposób podobny do obserwowanego w badaniach własnych, w doświadczeniach trwających do fazy 5-6 liści. W badaniach tych autorów dostępność azotu modyfikowana zakresem dawki od 0 do 120 kg·ha⁻¹ sprzyjała dodatkowo pobieraniu z gleby potasu i wapnia.



Rys. 5. Sucha masa części nadziemnych (SMCZN). Wartości średnie z błędem standardowym, różne litery oznaczają istotne różnice między obiektami ($p < 0,05$), opis skrótów w wykazie oznaczeń

Fig. 5. Shoot dry mass (SMCZN). Values are the means with standard error, different letters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$), description of abbreviations in the abbreviation list

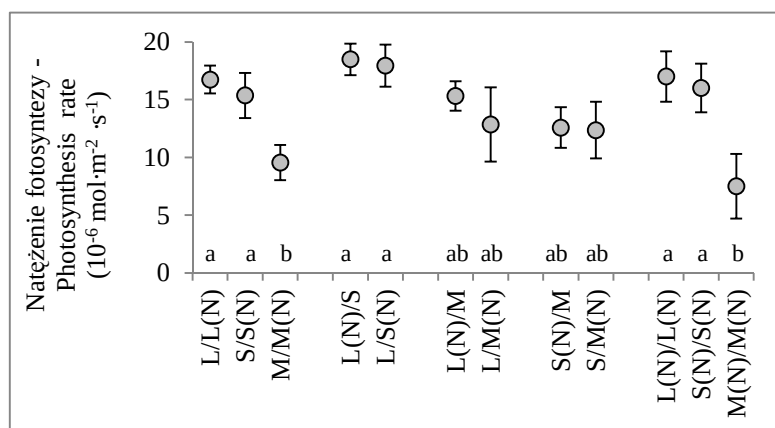


Rys. 6. Powierzchnia liści (LA). Objasnienia jak na rysunku 5

Fig. 6. Leaf area (LA). Explanations as in Figure 5

Równomierne nawożenie kolumn glebowych skutkowało niewielkim zwiększeniem zarówno suchej masy części nadziemnych jak i powierzchni liści (rys. 5 i 6) w porównaniu do obiektów z nawożeniem połowy kolumny glebowej. Efekt ten ma związek z dostępnością składników mineralnych dla obu części podzielonego systemu korzeniowego w obiektach z równomiernym nawożeniem, podczas gdy jedynie część korzeni w obiektach ze zlokalizowanym nawożeniem miała kontakt

ze składnikami mineralnymi. Wyniki badań Schortemeyer'a i in. (1993) dotyczące dostępności NH_4^+ i NO_3^- wskazują na to, że nawożenie tymi formami azotu korzystnie wpływa na początkowy wzrost kukurydzy, jeśli są one równomiernie rozmieszczone w glebie. Jest to zgodne z zaobserwowaną wyższą suchą masą części nadziemnych (SMCZN) (rys. 5) w obiektach z równomiernym nawożeniem L(N)/L(N) i S(N)/S(N) niż w obiektach z nawożeniem połowy kolumny glebowej, odpowiednio w L/L(N) i S/S(N).



Rys. 7. Natężenie fotosyntezy w 35 dniu od umieszczenia siewek w glebie. Objaśnienia jak na rysunku 5

Fig. 7. Photosynthesis rate at 35th day after planting. Explanations as in Figure 5

Zarówno masa części nadziemnych (SMCZN) jak i powierzchnia liści zmieniły się w podobny sposób, wraz ze zmianą warunków panujących w glebie. W obiektach o tej samej gęstości gleby w obu połowach kolumny i zlokalizowanym nawożeniu tj. L/L(N), S/S(N), M/M(N) sucha masa części nadziemnych i powierzchnia liści malały ze wzrostem poziomu zagęszczenia gleby. Warunki panujące w obiektach w nieco większym stopniu różnicowały suchą masę części nadziemnych niż powierzchnię liści między obiektami L/L(N) i L/M(N), które różniły się istotnie suchą masą ($p < 0,05$), nie różniąc się istotnie powierzchnią liści. W obiektach nierównomiernie zagęszczonych i nawożonych, o tym samym rozkładzie gęstości, SMCZN była mniejsza w obiektach z nawożeniem części bardziej zagęszczonej (rys. 5). Podobne zmiany masy części nadziemnych roślin i powierzchni liści w reakcji na zagęszczenie i rozmieszczenie składników mineralnych w glebie były obserwowane w większości obiektów z wyjątkiem obiektów L(N)/S i L/S(N). Obiekt z nawożeniem gleby luźnej o większej suchej masie części nadziemnych (SMCZN) charakteryzował się mniejszą powierzchnią liści w porówna-

niu do obiektu z nawożeniem gleby średnio zagęszczonej. Na ogół przyjmuje się, że ograniczony wzrost korzeni w glebie zagęszczonej zmniejsza pobieranie składników mineralnych, dlatego negatywnemu wpływowi zagęszczenia gleby można częściowo przeciwdziałać przez zwiększenie dawek azotu, o ile gleba będzie miała dostateczną wilgotność, która pozwoli wykorzystać dodatkowe zasoby azotu (Bramim i in. 1992). Wyniki badań własnych wskazują, że w warunkach nierównomiernego zagęszczenia gleby korzystniejsze warunki dla przyrostu masy części nadziemnych roślin występowały, gdy składniki mineralne były zlokalizowane w glebie o mniejszej gęstości (rys. 5).

Badania Chasot i in. (2001), w których analizowano wpływ sposobu uprawy i efektywność zlokalizowanego nawożenia w uprawie kukurydzy, wykazały, podobne do obserwowanych w badaniach własnych, ograniczenie wzrostu pędów ze wzrostem gęstości gleby z około 1,2 do 1,4 Mg·m⁻³, obserwowane w początkowej fazie wzrostu roślin. Z kolei ograniczenie wzrostu części nadziemnych kukurydzy obserwowane w kolejnych fazach wzrostu przez Abu-Hamdeh'a (2003) przełożyło się na redukcję plonu o 27% w reakcji na zagęszczenie gleby przejazdami maszyn rolniczych. Spadek plonu w wyniku uproszczeń uprawowych, skutkujących wzrostem gęstości gleby, obserwowała także Czyż (2005). Wzrostowi gęstości gleby z 1,23 do 1,61 Mg·m⁻³ towarzyszył spadek plonu kukurydzy o 9%.

Natężenie fotosyntezy będące miarą szybkości pobierania dwutlenku węgla z atmosfery, potrzebnego do syntezy związków organicznych, jest mocno uzależnione od dostępności wody (Kozłowska i Politycka 2007). W doświadczeniach własnych dostępność wody była zróżnicowana gęstością gleby w obiektach doświadczalnych oraz wielkością i zasięgiem systemu korzeniowego. Natężenie fotosyntezy było najmniejsze w obiektach z glebą mocno zagęszczoną w przynajmniej połowie kolumny glebowej, średnie zagęszczenie gleby nie obniżało istotnie natężenia fotosyntezy (rys. 7) w porównaniu do obiektów z glebą luźną. Maksymalne wartości fotosyntezy stwierdzono w obiektach L(N)/S, L/S(N), L(N)/L(N) oraz S(N)/S(N). Istotne różnice ($p < 0,05$) zaobserwowano między średnimi wartościami natężenia fotosyntezy roślin z obiektów M/(M)(N) oraz M(N)/M(N) a obiektami L/L(N), S/S(N), L(N)/S, L/S(N). Prezentowane rezultaty badań własnych są zgodne z obserwacjami dotyczącymi wpływu zagęszczenia gleby na wzrost kukurydzy, zaobserwowanymi przez innych autorów (Grzesiak, 2006, Lipiec i Håkansson, 2000). Ich badania wskazują, że zmniejszenie natężenia fotosyntezy w liściach roślin jest częściowo powiązane z reakcją (skróceniem) korzeni na zwiększony opór penetracji gleby. Ograniczenie natężenia fotosyntezy w obiektach z glebą zagęszczoną związane jest także z mniejszą dostępnością azotu integralnego składnika chlorofilu (Bandurska 2007).

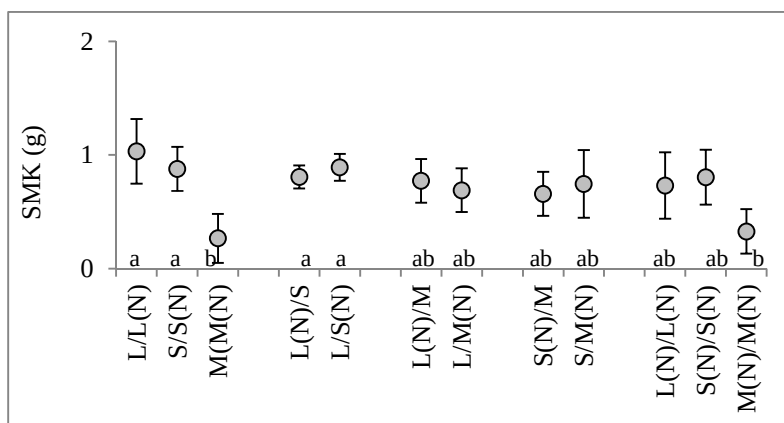
Przymknięcie aparatów szparkowych w wyniku stresu w strefie korzeniowej w glebie mocno zagęszczonej, ograniczające wymianę gazową, zmniejsza także asymilację dwutlenku węgla. Podobne rezultaty otrzymane przez Tubeileh'a i in. (2003) demonstrujące ograniczenie natężenia fotosyntezy w liściach kukurydzy rosnącej w zagęszczonej glebie wskazują dodatkowo, że efekt ten jest najsilniejszy we wczesnym okresie wzrostu. Autorzy ci wnioskują, że krótsze korzenie młodych roślin nie są w stanie dostarczyć odpowiedniej ilości wody i składników mineralnych będących składnikami chlorofilu, białek i przenośników elektronów w reakcjach fazy świetlnej fotosyntezy (Kozłowska i Politycka 2007). Pewne rozbieżności widoczne między biomasą roślin (rys. 5) a natężeniem fotosyntezy w poszczególnych obiektach wynikają z wpływu takich czynników jak powierzchnia liści (rys. 6), różna intercepcja światła przez rośliny o różnej wysokości, dystrybucja biomasy między części nadziemne a korzenie oraz dostępność wody i składników mineralnych (Flo-od i in. 2011). Biomasa roślin jest funkcją powierzchni asymilacyjnej, intensywności fotosyntezy i czasu jej trwania (Jasińska 2003). Pomiar fotosyntezy jest dobrym wskaźnikiem stanu roślin oraz warunków wzrostu, ale jest aktualny dla czasu i dla warunków, w jakich się go przeprowadza. Pomiar fotosyntezy był przeprowadzony w 35 dniu doświadczenia, w którym korzenie roślin z większości obiektów znajdowały się już we wszystkich warstwach gleby. Jednak udział i funkcjonowanie korzeni w tym terminie mogły być w poszczególnych obiektach w różnym stopniu odmienne od stanu określonego pomiarami długości korzeni i jednostkowego poboru wody w ostatnim dniu doświadczenia.

4.3. Wzrost i rozmieszczenie korzeni

Wpływ zróżnicowanych warunków w kolumnach glebowych na system korzeniowy był zbliżony do reakcji części nadziemnych (rys. 8). Podobna reakcja części nadziemnych i korzeni kukurydzy na zagęszczenie gleby została zaobserwowana w laboratoryjnych badaniach Mamman'a i in. (2007). Mimo znacznego zróżnicowania gęstości gleby w wydzielonych częściach systemu korzeniowego w kolumnach z nierównomiernym zagęszczeniem gleby w badaniach własnych stwierdzono stosunkowo niewielkie zmiany całkowitej biomasy korzeni w tych obiektach. Może to wynikać z adaptacji roślin do niekorzystnych warunków poprzez kompensacyjny szybszy przyrost biomasy w połowie kolumny glebowej, w której panują korzystniejsze warunki wzrostu.

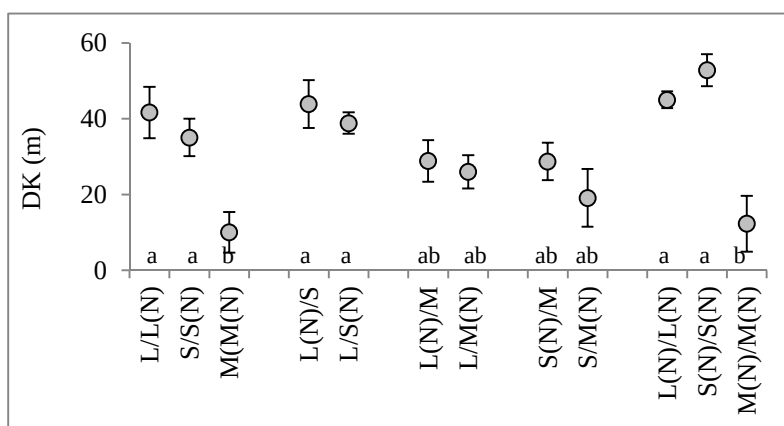
Całkowita długość korzeni (rys. 9) zmieniała się wyraźniej pod wpływem zróżnicowania warunków w glebie niż masa korzeni (rys. 8). Korzenie roślin z obiektów z równomiernym nawożeniem były na ogół dłuższe niż korzenie z obiektów o tym samym rozkładzie gęstości, ale z nawożeniem tylko jednej połowy kolumny. Równomierne, średnie zagęszczenie gleby całej kolumny glebowej lub jej połowy,

o ile w drugiej połowie była gleba luźna, nie powodowało wyraźnego skrócenia korzeni w porównaniu do obiektów niezagęszczonych. Najkrótsze korzenie stwierdzono u roślin z obiektów z glebą mocno zagęszczoną M/M(N) i M(N)/M(N), natomiast najdłuższe z obiektów z równomiernym nawożeniem S(N)/S(N) i L(N)/L(N). Opór penetracji warstwy gleby mocno zagęszczonej przekraczał krytyczną wartość 2 MPa (rys. 2) uznawaną za istotnie ograniczającą wzrost korzeni, o ile w glebie nie ma bioporów, które korzenie mogą wykorzystać do wzrostu (Bengough 2011). W badaniach własnych, we wstępnie przesianej i równomiernie zagęszczonej glebie, w warstwie 0-15 cm takie pory nie występowały.



Rys. 8. Sucha masa korzeni (SMK). Objasnienia jak na rysunku 5

Fig. 8. Root dry mass (SMK). Explanations as in Figure 5



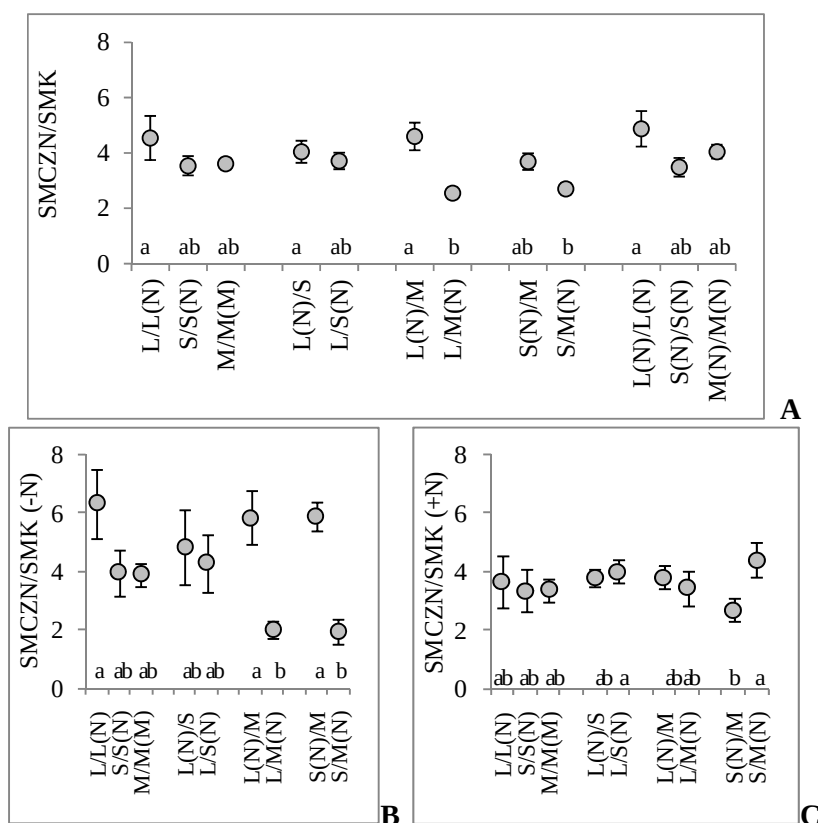
Rys. 9. Całkowita długość korzeni (DK). Objasnienia jak na rysunku 5

Fig. 9. Total root length (DK). Explanations as in Figure 5

Równomierne rozmieszczenie składników mineralnych w glebie obiektów L(N)/L(N), S(N)/S(N) i M(N)/M(N) wpłynęło stymulująco na wzrost obu wydzielonych części systemu korzeniowego, w większym stopniu niż wyższe stężenie składników mineralnych w jednej połowie obiektów, w przypadku zlokalizowanego nawożenia tylko połowy kolumny glebowej.

Stosunek masy części nadziemnych do masy korzeni jest wskaźnikiem informującym o interakcjach zachodzących między organami rośliny, związanym z dostępnością CO₂ i światła dla części nadziemnych oraz wpływem zagęszczenia gleby, dostępności wody i składników mineralnych na wzrost korzeni (Grzebisz, 2008). Na ogół iloraz SMCZN/SMK maleje w warunkach stresu wywołanego niedoborem wody lub składników mineralnych w obrębie systemu korzeniowego, kiedy roślina przeznacza większą ilość substratów na wzrost korzeni w celu łagodzenia negatywnych skutków tych niedoborów. Wyniki ilorazu SMCZN/SMK określone w badaniach własnych wskazują na spadek tego wskaźnika ze wzrostem gęstości w obiektach o równomiernym zagęszczeniu L/L(N) i S/S(N) oraz L(N)/L(N) i S(N)/S(N). Części nadziemne roślin są wrażliwe na ograniczenia wzrostu korzeni wywołane zagęszczeniem gleby. Różne gatunki zbóż mogą reagować odmiennie i reakcja ta jest uzależniona od specyficznej dla danego gatunku wrażliwości na podwyższony opór penetracji gleby. Badania przeprowadzone przez Bingham'a i Bengough'a (2003) wykazały redukcję biomasy korzeni pszenicy w reakcji na rosnące zagęszczenie gleby w kolumnach glebowych i zwiększenie wartości ilorazu SMCZN/SMK oraz brak wpływu analizowanego stanu zagęszczenia gleby na biomasę korzeni jęczmienia z równoczesną redukcją wartości SMCZN/SMK. Według Bingham'a i in. (2010) w reakcji na zwiększony opór penetracji gleby zachodzi chemiczna wymiana informacji między korzeniami a pędami roślin skutkująca między innymi zamykaniem aparatów szparkowych i ograniczeniem wzrostu liści. Duża gęstość gleby w badanych obiektach z równomiernym zagęszczeniem M/M(N) i M(N)/M(N) nie powodowała spadku współczynnika SMCZN/SMK. Wysoki opór penetracji gleby (rys. 2) w strefie korzeniowej tych obiektów ograniczał wzrost korzeni, uniemożliwiając zaspokojenie potrzeb wodnych i mineralnych roślin. Z drugiej strony podobny mechanizm ograniczał także przyrost masy korzeni, powodując utrzymanie wartości ilorazu SMCZN/SMK na porównywalnym poziomie jak w innych obiektach, przy spadku masy części nadziemnych (rys. 10A). Zwiększone zagęszczenie gleby w części kolumn o zróżnicowanej gęstości powodowało spadek ilorazu SMCZN/SMK w obiektach ze składnikami mineralnymi wprowadzonymi do połowy kolumny glebowej o wyższej gęstości gleby (L/S(N), L/M(N), S/M(N)), w porównaniu do obiektów ze składnikami mineralnymi wprowadzonymi do gleby o niższej gęstości (L(N)/S, L(N)/M, S(N)/M). Częstą reakcją roślin na niedobory azotu jest zmniejszenie stosunku SMCZN/SMK (Yan i in. 2011), co może być przyczyną

małych wartości tego wskaźnika w obiektach z nawożeniem gleby mocno zagęszczonej L/M(N) i S/M(N) (rys. 10A).



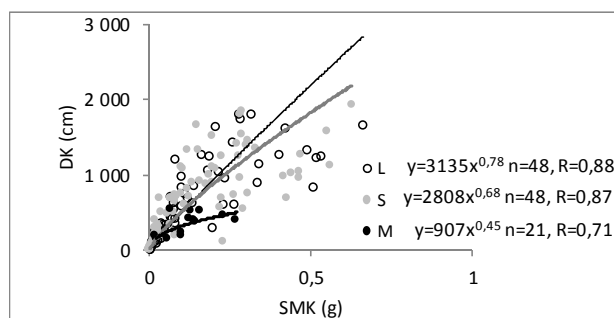
Rys. 10. A. Iloraz suchej masy części nadziemnych do masy korzeni (SMCZN/SMK). B. Iloraz masy części nadziemnych do masy korzeni w części nienawożonej (SMCZN/SMK(-N)) i nawożonej – C (SMCZN/SMK(+N)). Objasnienia jak na rysunku 5

Fig. 10. A. Shoot to root dry mass ratio (SMCZN/SMK). B. Ratio of shoot dry mass to root dry mass from unfertilized (SMCZN/SMK(-N)) and fertilized – C (SMCZN/SMK(+N)) part of soil column. Explanations as in Figure 5

Wskaźnik determinujący dystrybucję biomasy między części nadziemne a korzenie z wydzielonych części nawożonej SMCZN/SMK (+N) lub nienawożonej SMCZN/SMK (-N) charakteryzował się znacznie większą zmiennością dla korzeni z części nienawożonej kolumny glebowej niż nawożonej (rys. 10 B i C). Iloraz SMCZN/SMK(+N) przyjmował wartości w węższym zakresie od 2,8 do 4,4 natomiast SMCZN/SMK(-N) w zakresie od 1,9 do 6,3.

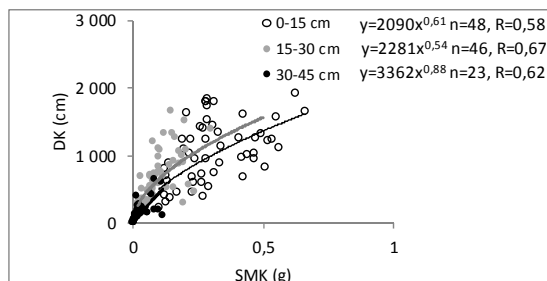
Znaczne różnice w wartościach ilorazu SMCZN/SMK(-N) zaobserwowano między korzeniami z obiektów o takim samym rozmieszczeniu zagęszczenia, ale odmiennie nawożonych, tj. między L(N)/M a L/M(N) oraz S(N)/M a S/M(N). Jest to efekt reakcji roślin na heterogeniczność gleby – dysproporcje we wzroście korzeni w nierównomier- nie zagęszczonej i lokalnie nawożonej glebie (Hutchings i John 2004). Składniki mine- ralne wprowadzone do gleby mocno zagęszczonej nie mogły być efektywnie wykorzy- stane i korzenie rosły intensywniej w nienawożonej połowie kolumny o mniejszej gę- stości, nie pobierając dostatecznej ilości składników mineralnych. Zróżnicowanie ilora- zu masy części nadziemnych i korzeni różnych genotypów kukurydzy ze zmianami dawki nawozów analizowali Costa i in. (2002). Autorzy ci stwierdzili niższy stosunek SMCZN/SMK dla roślin nawożonych dawką $127,5 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$ niż dla roślin z gleby nienawożonej. Wyniki te są zgodne z tendencją obserwowaną w badaniach własnych (rys. 10B) – na ogół niższy iloraz masy pędów do korzeni określano dla nawożonej części kolumny glebowej.

Długość właściwa korzeni (ang. specific root length), określana jako długość korzeni o masie jednego grama jest ważnym wskaźnikiem używanym do opisu funkcjonowania roślin w glebie o zróżnicowanej dostępności składników mine- ralnych (Løes i Gahoonia 2004). Zależność długości korzeni od ich suchej masy w badaniach własnych najlepiej opisuje krzywa potęgowa, a przedstawione na rysunkach 11-13 relacje są istotne statystycznie ($p < 0,05$). Zmiany długości ko- rzeni w funkcji ich masy są najbardziej zbliżone do liniowych w glebie luźnej. W glebie tej długość właściwa korzeni (SMK = 1 g) była na ogół największa, a naj- mniejsza w glebie mocno zagęszczonej (rys. 11). Analiza zależności DK(SMK) w relacji do głębokości, z której pobierane były korzenie, wskazuje, że długość właściwa korzeni malała z głębokością i jest największa w warstwie 30-45cm, głównie z powodu rosnącej zawartości korzeni młodych i cienkich (rys. 12).



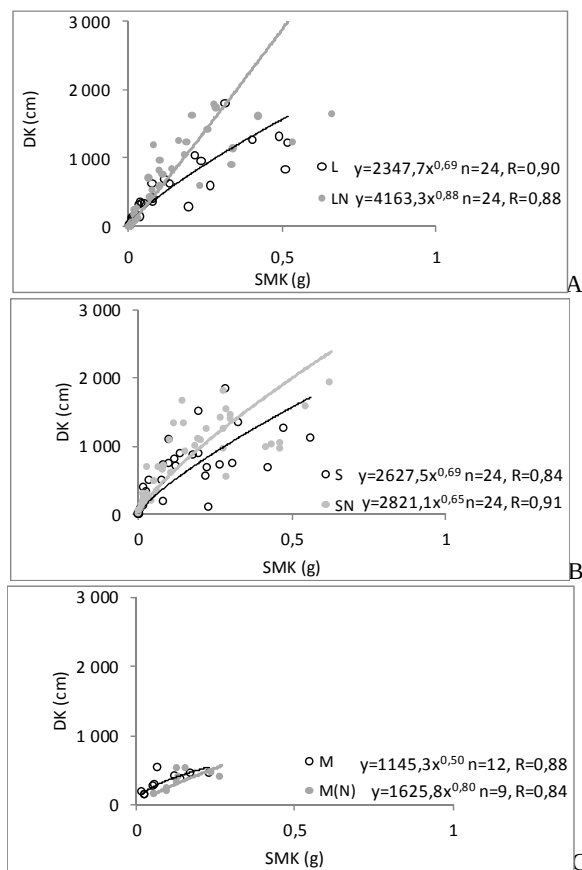
Rys. 11. Zależność między całkowitą długością (DK) a suchą masą (SMK) korzeni z gleby luźnej (L), średnio (S) i mocno zagęszczonej (M)

Fig. 11. Relations between total root length (DK) and root dry mass (SMK) from loose (L), moder- ately (S) and heavily (M) compacted soil



Rys. 12. Zależność między całkowitą długością (DK) a suchą masą korzeni (SMK) w określonych warstwach gleby

Fig. 12. Relations between total root length (DK) and root dry mass (SMK) in specified soil layers



Rys. 13. Zależność między całkowitą długością (DK) a suchą masą korzeni (SMK) w obiektach A – L/L(N); B – S/S(N) i C – M/M(N)

Fig. 13. Relations between total root length (DK) and root dry mass (SMK) in A – L/L(N); B – S/S(N) and C – M/M(N) treatments

Z kolei porównanie długości właściwej korzeni pochodzących z gleby o tej samej gęstości, ale o różnej zawartości składników mineralnych pokazuje, że na ogół cecha ta była większa dla korzeni z obiektów nawożonych niż nienawożonych, a różnice były największe dla obiektu z glebą luźną (rys. 11). Porównanie relacji przedstawionych na rysunku 13 wskazuje, że korzenie o tej samej masie pobrane z nawożonej części kolumny glebowej cechowały się na ogół większą długością niż korzenie pobrane z części nienawożonej z wyjątkiem obiektu M/M(N). Costa i in. (2002) wykorzystali informacje o relacjach między masą korzeni a ich długością do analizy kilku genotypów kukurydzy pod kątem reakcji korzeni na nawożenie. W tych badaniach do powiązania masy części nadziemnych i korzeni wykorzystana została funkcja liniowa. Bazując na wartościach współczynnika korelacji między masą a długością korzeni pochodzących z prezentowanych badań własnych, znacznie korzystniejsza do opisu tej relacji okazała się funkcja potęgowa.

Prezentowane wyniki opisujące suchą masę korzeni (SMK) w funkcji głębokości (rys. 14) zostały znormalizowane, wartość 1 odpowiada masie korzeni w całej kolumnie glebowej. W warunkach polowych głębokość ukorzenienia kukurydzy może sięgać 2m. Kolumny glebowe wykorzystane w doświadczeniu miały 45 cm wysokości. W warunkach polowych masa korzeni w pełni ich rozwoju koncentruje się do głębokości 40-50 cm, w głębszych warstwach znajduje się jedynie 10-20% masy korzeni (Bandurska 2007).

Ekspotencjalne zmniejszanie ilości (masy i długości) korzeni z głębokością jest naturalną cechą korzeni większości roślin uprawnych (Zhuang i in. 2001, Yu i in. 2007, Araki i Iijima 2005). Zmniejszanie suchej masy korzeni z głębokością było obserwowane w prawie wszystkich obiektach (rys. 14). Zależność między ilością korzeni a głębokością może być modyfikowana właściwościami gleby, takimi jak np. zagęszczenie wierzchniej warstwy gleby lub podszwy płuznej. W glebie, w której niekorzystne warunki występują jedynie do określonej głębokości, obserwuje się tzw. „efekt cienia” w warstwach niżej położonych. Zjawisko to charakteryzuje się ograniczeniem wzrostu korzeni także poniżej warstwy gleby, w której panują niekorzystne warunki dla wzrostu roślin (Amato i Ritchie 2002). Efekt taki może być częściowo odpowiedzialny za szybkie zmniejszanie SMK w obiektach z glebą mocno zagęszczoną.

Sucha masa części podzielonego systemu korzeniowego znajdujących się w wierzchniej warstwie obiektów z równomiernym zagęszczeniem była większa w części nawożonej. Zróżnicowanie to było szczególnie wyraźne w obiekcie L/L(N) i zmniejszało się ze wzrostem gęstości gleby (rys. 14). Udział biomasy korzeni w warstwie 0-15 cm obiektów równomiernie zagęszczonych zmniejszał się także ze wzrostem gęstości gleby i był najniższy w nienawożonej połowie kolumny L/L(N) – 28%, natomiast najwyższy w nawożonej połowie obiektu M/M(N) – 51%. Zwiększona biomasa korzeni w nawożonej połowie kolumny gle-

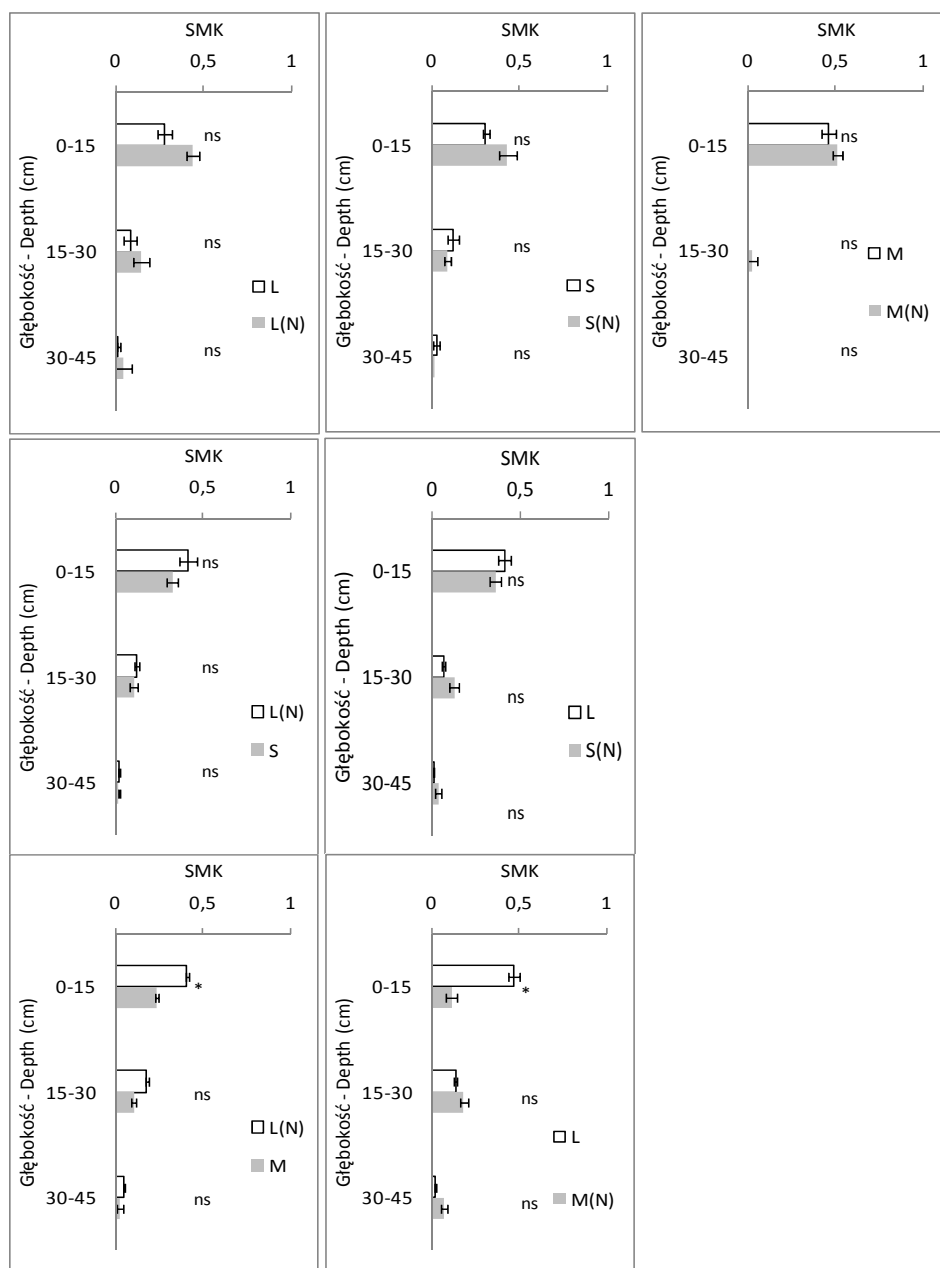
bowej może być wynikiem wzrostu stężenia cytokinin (Ivanov i in. 1998), które regulują tempo podziałów komórkowych, a w rezultacie szybkość przyrostu biomasy korzeni. Autorzy ci zaobserwowali podwyższone stężenie cytokinin w części systemu korzeniowego będącej w kontakcie z wprowadzonym do gleby nawozem, w porównaniu do korzeni znajdujących się w glebie o równomiernym stężeniu składników mineralnych. W rezultacie część systemu korzeniowego znajdującego się w glebie nawożonej wzrastała w szybszym tempie od korzeni wzrastających w glebie mniej zasobnej w składniki mineralne.

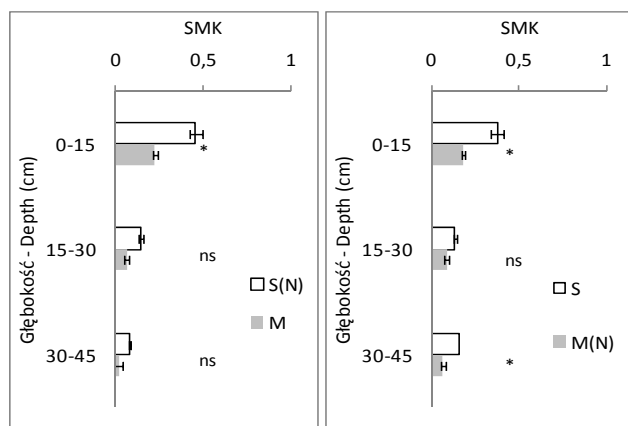
SMK z mocno zagęszczonej i nawożonej gleby z obiektów ze zróżnicowaną gęstością gleby (L/M(N) i S/M(N)) była mniejsza niż z nienawożonej, luźniejszej połowy kolumny. Przyczyną takiego rozmieszczenia korzeni było ograniczenie tempa wzrostu korzeni w glebie zagęszczonej i preferencyjnego wzrostu korzeni w mniej zagęszczonej glebie, o mniejszym oporze penetracji. W obiektach tych obserwowano także duży udział korzeni w luźniejszej części kolumny glebowej w najgłębszej warstwie 30-45 cm. Udział korzeni w warstwie 30-45cm był największy w obiekcie S/M(N) w części z glebą średnio zagęszczoną, nienawożoną i stanowił 15% masy całego systemu korzeniowego.

W obiekcie L/M(N) rozmieszczenie masy korzeni z głębokością zmieniało się odmiennie od ogólnej tendencji – stałego zmniejszania biomasy z głębokością. SMK w warstwie 15-30 cm wzrosła o prawie 40% w porównaniu do SMK w mocno zagęszczonej wierzchniej warstwy gleby (rys. 14). W obiekcie M/M(N) o równomiernym zagęszczeniu zaobserwowano wyraźną koncentrację masy i długości korzeni w wierzchniej warstwie gleby niezależnie od nawożenia (rys. 14 i 15). Jedną z przyczyn tego zjawiska mogło być ograniczenie szybkości wzrostu korzeni, które może trwać nawet kilka dni. Zjawisko takie może zachodzić, gdy korzenie przerastają przez płaszczyznę kontaktu gleby zagęszczonej i niezagęszczonej w kierunku gleby o mniejszym zagęszczeniu (Chassot i Richner 2002). W obiekcie M/M(N), w warstwie 15-30 cm, strona nawożona kolumny cechowała się istotnie dłuższymi korzeniami ($p < 0,01$), co najprawdopodobniej było związane z korzystniejszymi warunkami dla wzrostu korzeni w części kolumny nawożonej niż nienawożonej. Mniejsze zróżnicowanie suchej masy niż długości korzeni w warstwie 15-30 cm wynika także z faktu, że warstwa ta cechowała się niższym oporem penetracji (rys. 2), co mogło sprzyjać zwiększeniu udziału korzeni cienkich. Podobne do zaobserwowanej w badaniach własnych zwiększenie koncentracji korzeni kukurydzy w górnych warstwach gleby zagęszczonej obserwował Abu-Hamdeh (2003).

Stymulujący efekt nawożenia na wzrost korzeni w wierzchniej warstwie gleby, w obiektach z równomiernym zagęszczeniem (rys. 14), obserwowany był także przez Oikeh i in. (1999) we wczesnych fazach wzrostu kukurydzy (35 dzień od siewu). Autorzy ci wykorzystali analizę morfologii systemu korzeniowego do selekcji odmian kukurydzy o zwiększonej odporności na suszę. Korzenie wyse-

lekcyjowanych odmian efektywnie pobierały składniki mineralne z gleb z zagęszczoną podszewą płużną.





Rys. 14. Znormalizowane rozmieszczenie suchej masy korzeni (SMK) w poszczególnych zakresach głębokości. Przykładowe wyniki. “*” i “ns” oznaczają odpowiednio statystycznie istotne i nieistotne różnice na poziomie 0,05. Opis skrótów w wykazie oznaczeń

Fig. 14. Normalized root dry mass (SMK) distribution at specified depth ranges. Selected examples are presented. “*” and “ns” indicate significant or not significant differences at the level of 0.05 respectively. Description of abbreviations in the abbreviation list

Pobór wody z gleby przez rośliny często jest przewidywany z założeniem równomiernego rozmieszczenia korzeni na poszczególnych głębokościach oraz pobierania wody przez rośliny z odległości równej połowie odległości między sąsiednimi korzeniami (Tardieu 1988b). Rozmieszczenie korzeni w tej samej odległości od rzędów wysianych roślin może być w znacznym stopniu różnicowane zarówno naturalną zmiennością właściwości gleby, jak i czynnikami wynikającymi z przeprowadzanych zabiegów rolniczych. Przedstawione na rysunku 15 rozmieszczenie korzeni kukurydzy w glebie o nierównomiernym zagęszczeniu i dostępności składników mineralnych pokazują, jak bardzo rozmieszczenie korzeni w rzeczywistości może odbiegać od tych uproszczonych założeń. Przeprowadzone badania własne wykazały, że w przypadku skrajnych różnic w gęstości gleby w kolumnie glebowej, długość korzeni w połowie bardziej zagęszczonej stanowi zaledwie 18% długości korzeni w glebie luźnej (L/M(N)). Zróżnicowanie to jest nieco mniejsze, jeśli porównywanym parametrem będzie masa korzeni (rys. 14). Stosunek masy korzeni w części mocno zagęszczonej do masy w części luźnej w tym samym obiekcie wynosił 24%. Jest to wynikiem silniejszego wpływu zagęszczenia na długość korzeni, niż na ich masę – korzenie uległy skróceniu i pogrubieniu (Bengough i Mullins 1990). W omawianym obiekcie L/M(N) zaobserwować można znaczne zwiększenie długości korzeni w warstwie gleby 15-30 cm pod warstwą zagęszczoną. Efekt ten był wyraźnie

widoczny dla zmian długości niż masy korzeni (rys. 14). We wszystkich obiektach, poza obiektami z nawożeniem gleby mocno zagęszczonej, długość korzeni była większa w glebie nawożonej.

W obiekcie M/M(N) w wierzchniej warstwie korzenie miały zbliżoną długość, ale w warstwie 15-30cm zdecydowanie dłuższe znajdowały się w nawożonej połowie kolumny glebowej. Podobnie jak dla masy korzeni, wskazuje to na interakcję między wzrostem korzeni w warstwach głębszych a zasobnością powierzchniowej warstwy gleby. Obiekty o glebie luźnej i średnio zagęszczonej (L(N)/S i L/S(N)) cechowały się względnie równomiernym rozmieszczeniem korzeni w profilu glebowym. Stosunkowo duża ilość korzeni cienkich w dolnej warstwie tych obiektów powiązana jest z małym udziałem masy korzeni w tych warstwach. Oba te obiekty cechowały się dodatkowo większą biomasą korzeni pod nawożoną niż nienawożoną warstwą gleby, niezależnie od stanu zagęszczenia gleby. Szybszy wzrost korzeni w glebie wzbogaconej w składniki mineralne potwierdzają rezultaty uzyskane przez van Vuuren'a i in. (1996), którzy zaobserwowali znacznie dłuższe korzenie pszenicy w glebie wzbogaconej w azot niż glebie nienawożonej.

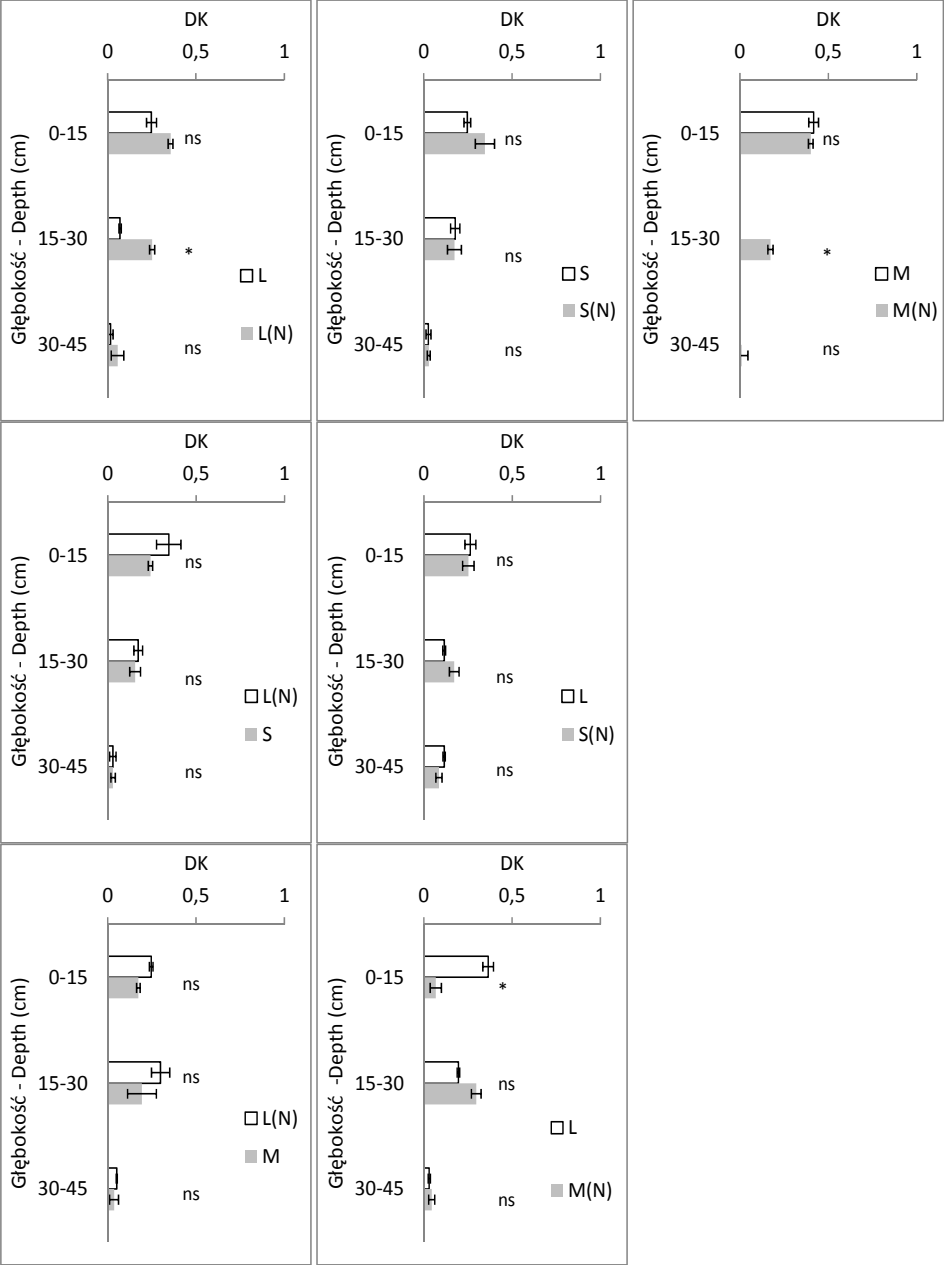
W obiektach z glebą mocno zagęszczoną, zróżnicowaną gęstością gleby i nierównomiernym nawożeniem (L(N)/M, L/M(N), S(N)/M, S/M(N)), dłuższe korzenie obserwowano w glebie luźniejszej. Znaczny opór mechaniczny dla wzrostu korzeni w wierzchniej warstwie kolumn glebowych skutkowało intensywniejszym wzrostem korzeni w luźniejszej glebie pod warstwą zagęszczoną (rys. 15). Zmiany w rozmieszczeniu korzeni z głębokością, w reakcji na mocne zagęszczenie gleby, okazały się być charakterystyczne dla całego systemu korzeniowego, także dla drugiej części systemu korzeniowego rosnącego w glebie luźnej lub średnio zagęszczonej. Korzenie w części kolumny z glebą luźną lub średnio zagęszczoną tych obiektów były krótsze w warstwie 0-15 niż 15-30 cm w porównaniu do pozostałych obiektów, w profilu których nie było gleby mocno zagęszczonej. Zhang i in. (1999) analizując reakcję *Arabidopsis thaliana* na stężenie NO_3^- w glebie, sugerowali, że azotany są raczej przekąźnikami sygnałów o dostępności składników mineralnych niż samymi składnikami pokarmowymi. Wyniki te mogą być pomocne do wyjaśnienia intensywniejszej rozbudowy systemu korzeniowego w warstwie 15-30 cm. Według powyższej interpretacji funkcji NO_3^- , dostępność NO_3^- dla korzeni w glebie mocno zagęszczonej i nawożonej może być mniejsza niż w glebie nienawożonej i luźniejszej. Ponadto, w tych obiektach rośliny rozbudowują system korzeniowy w warstwie 15-30 cm w reakcji na wypadkowy sygnał o dostępności NO_3^- i rozmieszczeniu zagęszczenia gleby z głębokością. W obu wydzielonych połowach obiektów L(N)/M, L/M(N), S(N)/M i S/M(N) rozkład

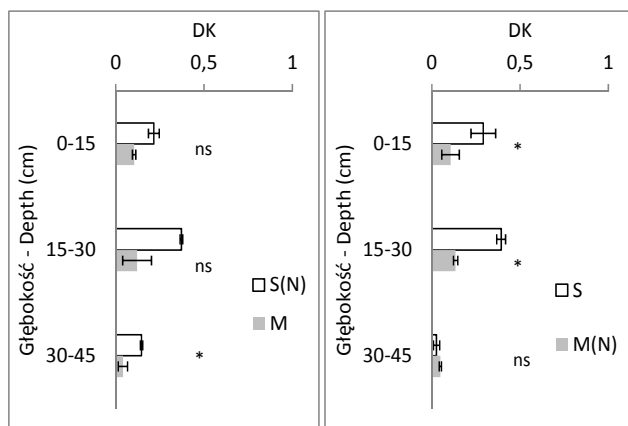
długości korzeni z głębokością był zbliżony do rozkładu długości korzeni, jaki zaprezentował Somma i in. (1998) w symulacji wpływu zmian stężenia azotanów z głębokością na rozkład długości korzeni. W opisywanej symulacji maksimum długości korzeni występujące na głębokości około 10 cm pokrywało się z maksymalnym stężeniem azotanów w glebie. Interpretacja o sygnałowej funkcji NO_3^- wyjaśnia zwiększoną długość korzeni w obiektach o równomiernym zagęszczeniu w części nawożonej kolumny glebowej (L/L(N), S/S(N) i M/M(N)). Zmiany długości korzeni w obiektach z glebą luźną i średnio zagęszczoną (L(N)/S i L/S(N)) można także tłumaczyć wpływem dostępności NO_3^- :

- dłuższe korzenie w połowie kolumny z glebą luźną i nawożoną niż nienawożoną i średnio zagęszczoną w obiekcie L(N)/S,
- korzenie o podobnej długości w obu połowach kolumny L/S(N), gdzie negatywny efekt zagęszczenia gleby został skompensowany zwiększonym stężeniem NO_3^- .

Obserwowane przez Bengough i Young'a (1993) zjawisko ograniczenia wzrostu korzeni w warstwie zagęszczonej i warstwach położonych poniżej warstwy zagęszczonej jest zgodne ze stwierdzonym w badaniach własnych ograniczonym wzrostem korzeni w warstwach 15-45 cm obiektów z glebą mocno zagęszczoną (rys. 15). Wyniki uzyskane w niniejszych badaniach wskazują na to, że nawożenie gleby zagęszczonej może modyfikować intensywność tego zjawiska, czego przykładem są zamiany długości korzeni w obiekcie M/M(N), gdzie udział długości korzeni pod objętością nawożoną był większy niż w warstwie pod glebą nienawożoną.

Badania wpływu nierównomiernego zagęszczenia gleby na wzrost kukurydzy przeprowadził Tardieu (1988a). Jego wyniki wskazują, że zagęszczenie gleby do głębokości 30 cm skutkowało skróceniem długości korzeni pod zagęszczoną warstwą gleby do głębokości 85 cm. Porównanie obiektów z badań własnych, w których gleba była nierównomiernie zagęszczona z połową kolumny glebowej mocno zagęszczoną (L(N)/M, L/M(N), S(N)/M, S/M(N)) wskazuje, że wpływ mocnego zagęszczenia na długość korzeni w głębszych warstwach gleby był różnicowany także gęstością wierzchniej warstwy w drugiej części kolumny glebowej (rys. 15). W warstwach 15-45 cm, pod glebą mocno zagęszczoną, długość korzeni stanowiła w obiektach L(N)/M – 23%; L/M(N) – 34%; S(N)/M – 16%; S/M(N) – 18% długości całkowitej korzeni. Niekorzystny wpływ mocnego zagęszczenia gleby w obrębie części systemu korzeniowego na rozmieszczenie korzeni kukurydzy zmniejszał się ze zmniejszaniem stanu zagęszczenia gleby, w której rosła pozostała część systemu korzeniowego.





Rys. 15. Znormalizowane rozmieszczenie długości korzeni (DK) w poszczególnych zakresach głębokości. Objaśnienia jak na rysunku 14

Fig. 15. Normalized root length (DK) distribution at specified depth ranges. Explanations as in Figure 14

4.4. Długość i średnica korzeni

Korzeń cechuje się dużą zmiennością budowy i właściwości przewodzących wzdłuż osi. W pewnym stopniu zmiany te są związane ze zmianami grubości korzeni. Korzenie młode, efektywne w poborze wody i składników mineralnych są też na ogół cienkie (Nosalewicz i Lipiec 2002). Porównanie długości korzeni w poszczególnych przedziałach ich średnic niesie informacje o interakcjach między właściwościami gleby, jej zasobnością a rośliną. Korzenie o dużych średnicach stanowią większość biomasy korzeni, są drogą transportu wody i składników mineralnych na duże odległości, mogą magazynować substancje pokarmowe i są bazą dla cieńszych korzeni bocznych. Korzenie cienkie stanowią z kolei większość powierzchni kontaktu rośliny z glebą, przez którą odbywa się pobór wody i składników mineralnych (Blouin i in. 2007). Istotna rola informacji o zmianach grubości korzeni wynika z zależności między właściwościami przewodzącymi korzeni dla wody i ogólnej tendencji do spadku wartości wodnego przewodnictwa radialnego korzeni ze wzrostem średnicy korzeni (Roose i Fowler 2004). Z kolei wyniki analiz modelowego systemu korzeniowego pokazują, że pobór wody osiąga maksymalną wartość dla pewnej „optymalnej” średnicy korzeni, zależnej od właściwości rośliny i gleby (Biondini 2008).

Dane obrazujące długość korzeni w poszczególnych przedziałach ich średnic niosą informację o „kosztach” (zużyciu asymilatów), jakie rośliny ponoszą w poszukiwaniu wody i składników mineralnych. Z tego punktu widzenia, biorąc pod uwagę ilość związków użytych do wytworzenia korzeni o określonej długości

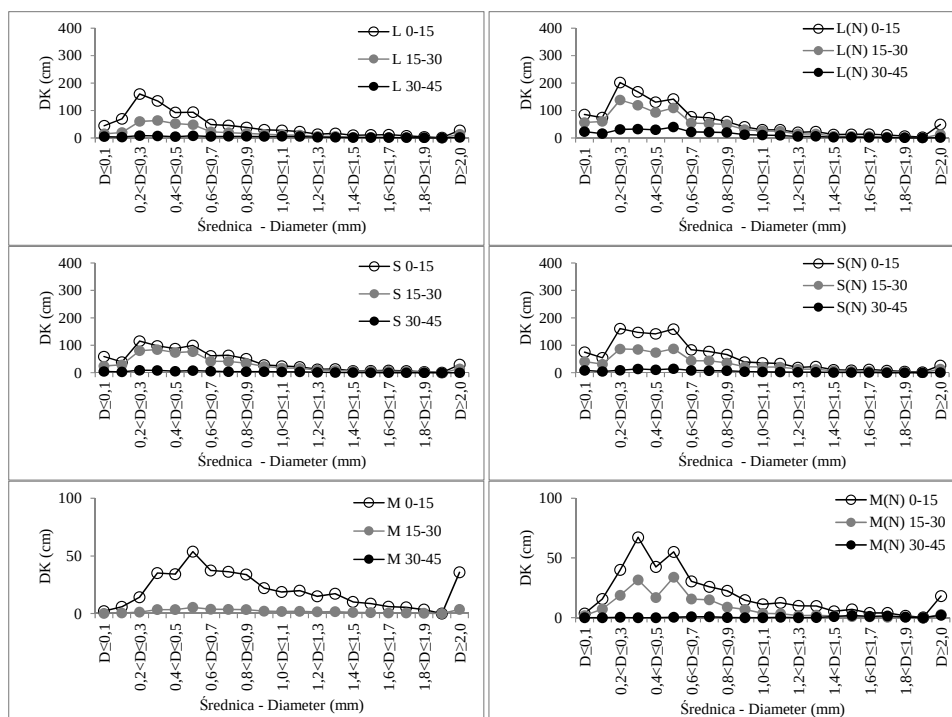
i kosztów energetycznych związanych z funkcjonowaniem tych korzeni, efektywne jest wytwarzanie korzeni cienkich, o małej masie na jednostkę długości. Korzenie takie wytwarzane są do pobierania składników mniej mobilnych, które po pewnym czasie ulegają wyczerpaniu w bezpośrednim sąsiedztwie korzeni (Grzebisz 2009). Warto zwrócić uwagę, że zmiany w zakresie długości korzeni cienkich w reakcji na warunki w glebie wywierają istotnie większy wpływ na funkcjonowanie roślin w porównaniu do korzeni grubych (Zobel i in. 2007).

Dane o rozkładzie długości korzeni w funkcji ich średnicy są przydatne do oceny wpływu porowatości gleby na system korzeniowy, co jest szczególnie ważne w przypadku wzrostu roślin w glebie zagęszczonej. Przy czym należy także pamiętać, że korzenie roślin także modyfikują porowatą strukturę gleby, tworząc wydłużone pory poprawiające zdolności retencyjne gleby (Gliński i Lipiec 1990).

Na podstawie przeprowadzonych badań można stwierdzić, że rośliny z obiektów o tej samej gęstości i zróżnicowanym nawożeniu (L/L(N); S/S(N) i M/M(N)) cechowały się na ogół dłuższymi korzeniami we wszystkich przedziałach średnic w warstwie nawożonej oraz w glebie poniżej warstwy nawożonej (rys. 15 i 16). W obu połowach kolumny korzenie z obiektu M/M(N) były 2-3 krotnie krótsze od korzeni z obiektów L/L(N) i S/S(N). Porównując wpływ nawożenia na długość korzeni, można stwierdzić, że wpływ ten był bardziej widoczny w glebie luźnej, gdzie stosunek długości korzeni w połowie kolumny nienawożonej do nawożonej wynosił 0,57, a w obu obiektach z glebą zagęszczoną S/S(N) i M/M(N) osiągnął podobną wartość wynoszącą 0,78. Negatywny wpływ mocnego zagęszczenia na długość korzeni w warstwie 0-15 cm obiektu M/M(N) był silniejszy w części nawożonej niż nienawożonej. W obiekcie tym korzenie uległy skróceniu w większym stopniu w części nawożonej w porównaniu do obiektów z glebą luźną i średnio zagęszczoną. Zjawisko to było już obserwowane tylko w wierzchniej warstwie 0-15 cm, co może być wynikiem korzystniejszych warunków dla wzrostu korzeni poniżej warstwy zagęszczonej, ale w bezpośredniej bliskości warstwy gleby wzbogaconej w składniki mineralne.

Pomimo zbliżonego udziału korzeni cienkich (średnica $<0,3$ mm) i grubych ($>1,0$ mm) w wierzchniej warstwie (zarówno nawożonej i nienawożonej połowie kolumny glebowej) obiektu L/L(N) stwierdzono istotne ($p < 0,05$) zwiększenie udziału korzeni cienkich w glebie poniżej nawożonej części kolumny glebowej. Udział ten stanowił 8,1% w nienawożonej i 13,4% w nawożonej połowie opisywanego obiektu (rys. 16). W obiekcie S/S(N) dłuższe korzenie stwierdzono w nawożonej części kolumny glebowej w praktycznie wszystkich, analizowanych zakresach średnic i we wszystkich warstwach (0-45 cm). Największe zmiany w rozkładzie długości korzeni wywołane zlokalizowanym nawożeniem w obiek-

tach z równomiernym zagęszczeniem zaobserwowano w obiekcie z glebą mocno zagęszczoną.



Rys. 16. Długości korzeni w poszczególnych frakcjach średnic w obiektach z glebą równomiernie zagęszczoną w określonych przedziałach głębokości (cm)

Fig. 16. Root length (DK) in root diameter classes in treatments with uniform soil compaction at specified depth ranges (cm)

W nawożonej połowie kolumny glebowej tego obiektu korzenie cienkie (o średnicach poniżej 0,3 mm) były około trzykrotnie dłuższe niż w nienawożonej części kolumny. Dla porównania w obiektach z glebą luźną i średnio zagęszczoną korzenie cienkie w połowie nawożonej były dłuższe o 78 i o 29% w części nienawożonej. W części nienawożonej tego obiektu stwierdzono znaczny udział korzeni o średnicach powyżej 1 mm, stanowiący 33,8% długości korzeni w tej części kolumny, dla porównania korzenie te stanowiły tylko 18,5% długości korzeni w części nawożonej. Poza ogólnym skróceniem długości korzeni w części kolumny nienawożonej obiektu M/M(N), mocne zagęszczenie gleby różnicowało także długość korzeni poniżej nawożonej warstwy gleby w zakresie głębokości 15-45 cm. W warstwach tych istotnie krótsze ($p<0,05$) były frakcje korzeni cien-

kich, stanowiące 0,49% pod glebą nienawożoną, w porównaniu do 4,8% całkowitej długości korzeni w nawożonej części kolumny glebowej.

Podobne wnioski będące wynikiem analizy reakcji 11 gatunków roślin opisał Zobel i in. (2007), wykazując, że zmianom dostępności składników mineralnych zwykle towarzyszy zróżnicowanie udziału korzeni najcieńszych w całkowitej długości korzeni. Przeprowadzone analizy zmian udziału korzeni cienkich o średnicy $\leq 0,3$ mm w obiektach równomiernie zagęszczonych, ze zlokalizowanym nawożeniem (L/L(N), S/S(N) i M/M(N)) wskazują, że w wypadku takiej kombinacji dostępności składników mineralnych modyfikowanej zagęszczeniem gleby, decydujący wpływ na udział korzeni cienkich w glebie luźnej i średnio zagęszczonej miało na ogół zagęszczenie gleby. W glebie mocno zagęszczonej zawartość korzeni cienkich determinowana była przez zagęszczenie i dostępność składników mineralnych.

Zagęszczenie gleby powstałe w wyniku procesów naturalnych jak i przejazdów ciężkich maszyn rolniczych skutkuje zwiększeniem oporu mechanicznego gleby, ograniczającego szybkość wzrostu korzeni i powodującego pogrubienie i zniekształcenie korzeni (Lipiec i Håkansson 2000). Opór mechaniczny jest jednym z najważniejszych czynników glebowych modyfikujących tempo wzrostu korzeni, przy czym interakcje między wzrostem korzeni a oporem mechanicznym gleby mogą być silniejsze dla korzeni grubszych (Becel i in. 2012).

Reakcja systemu korzeniowego roślin objawiająca się wydłużeniem lub zmianą średnicy korzeni, w odpowiedzi na zmiany zasobności środowiska wzrostu w składniki mineralne, jest złożona. Wynika to ze zróżnicowania reakcji różnych gatunków, dodatkowo modyfikowanej czynnikami stresowymi np. niedoborem wody, stresem tlenowym. Zobel i in. (2007) u dziesięciu badanych gatunków roślin obserwowali cztery różne odpowiedzi na dostępność fosforu:

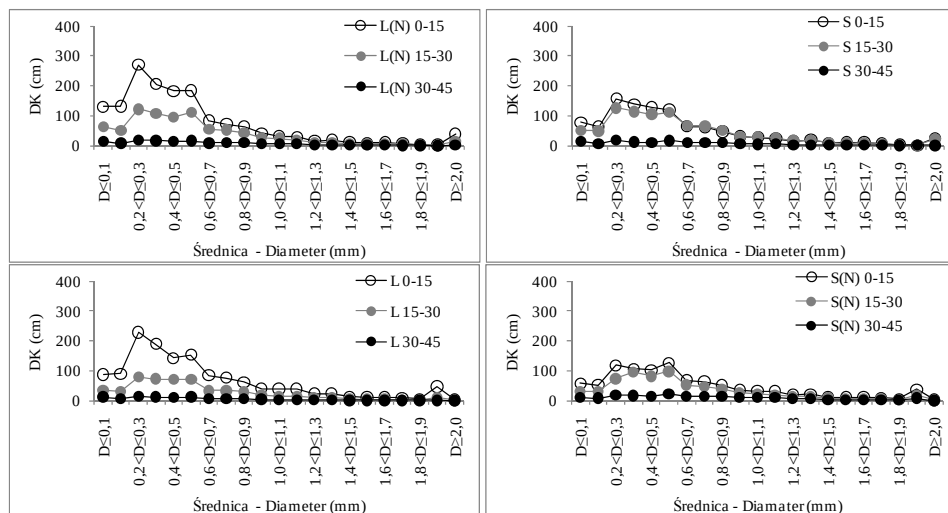
- brak reakcji systemu korzeniowego,
- zwiększenie długości korzeni bez wpływu na ich średnicę,
- zwiększenie długości i średnicy z rosnącym stężeniem fosforu,
- wzrost długości korzeni i zmniejszenie średnicy korzeni ze wzrostem stężenia fosforu, reakcja taka jest często obserwowana przy niedoborach fosforu.

Podobny do zaobserwowanego w badaniach własnych wzrost średnicy korzeni kukurydzy w stadium dwóch liści, ze wzrostem gęstości gleby, był stwierdzony przez Chassot i Richnera (2002). Autorzy ci opisali maksimum rozkładu średnic korzeni, przesuujące się w stronę korzeni grubszych z około 0,8 do 1,6 mm, ze wzrostem gęstości gleby, przy czym stężenie fosforu w glebie nie miało wpływu na rozkład średnic korzeni.

Analiza systemu korzeniowego kukurydzy pozwoliła Hund i in. (2009) wyodrębnić z rozkładu średnic korzeni kukurydzy korzenie boczne i główne. Maksimum długości korzeni bocznych określono w przytoczonych powyżej badaniach dla zakresu średnic 0,2-0,3 mm, a głównych dla około 1 mm. Z kolei Varney i in. (1991) przypisali zakres 0,1-0,8 mm korzeniom bocznym pierwszego rzędu. Podobne położenie maksimum rozkładu długości całego systemu korzeniowego znajdujące się w zakresie 0,2-0,3 mm podają Costa i in. 2002, którzy poddali badaniom trzy genotypy kukurydzy. Badania własne wskazują, że maksimum rozkładu długości korzeni przypada w tym samym zakresie średnic dla korzeni pochodzących z gleby luźnej (rys. 16-20), dla gleby zagęszczonej rozkład jest bardziej spłaszczony z maksimum przypadającym w zakresie 0,2-0,6 mm. Frakcje korzeni cieńszych, z zakresu 0-0,1 i 0,1-0,2 mm, są wyraźnie krótsze od frakcji o maksymalnej długości. W obiektach, w których gleba nie była poddana mocnemu zagęszczeniu, obie frakcje korzeni o najmniejszej średnicy cechowały się zbliżoną długością, co jest zbieżne z przebiegiem zmian długości korzeni kukurydzy opisywanym przez Costa i in. 2002.

Badania Bingham i in. 2010 prowadzone na jęczmieniu pokazują, że równomierne zagęszczenie gleby (wraz z towarzyszącymi temu zagęszczeniu zmianami właściwości gleby) w różnym stopniu ogranicza długość korzeni głównych i bocznych, pierwsze uległy skróceniu o około 50% przy 29% skróceniu korzeni bocznych. Jest to zbieżne z zaobserwowanym odmiennym przebiegiem zmian długości korzeni w funkcji ich średnic z obiektu M/M(N), od obiektów z glebą luźną i średnio zagęszczoną w zakresie średnic odpowiadającemu korzeniom bocznym (0,1-0,3 mm).

Spśród obiektów L(N)/S i L/S(N) ze zróżnicowanym nawożeniem i zlokalizowanym zagęszczeniem gleby (rys. 17) obserwowano dłuższe korzenie we wszystkich warstwach gleby i większości przedziałów średnic, w pierwszym z wymienionych obiektów zarówno w połowie nawożonej jak i nienawożonej. Różnice między tymi obiektami były większe w połowie kolumny z glebą średnio zagęszczoną i zwiększały się z głębokością. W obu obiektach, w warstwie 0-15 cm w glebie średnio zagęszczonej, korzenie były wyraźnie krótsze w większości wydzielonych frakcji w porównaniu do części z glebą luźną. Korzenie w warstwie 0-15 cm, średnio zagęszczonej połowy obiektów L(N)/S i L/S(N) niezależnie od nawożenia, w większości przedziałów średnic, były tylko nieznacznie dłuższe od tych zmierzonych na głębokości 15-30 cm (rys. 17). Dokładniejsza analiza tych obiektów wskazuje na większy udział korzeni cienkich o średnicach mniejszych od 0,3 mm, w obiekcie z nawożeniem połowy kolumny glebowej z glebą luźną wynoszący odpowiednio 32% i 28%, oraz 27% i 21% w połowie kolumny z glebą średnio zagęszczoną.



Rys. 17. Długości korzeni (DK) w poszczególnych frakcjach o określonej średnicy w obiekcie z glebą luźną i średnio zagęszczoną, z nawożeniem w części z glebą luźną L(N)/S lub średnio zagęszczoną L/S(N) w określonych przedziałach głębokości (cm)

Fig. 17. Root length (DK) in root diameter classes in treatments with loose and moderately compacted soil, with fertilization of loose L(N)/S or moderately compacted soil L/S(N) at specified depth ranges (cm)

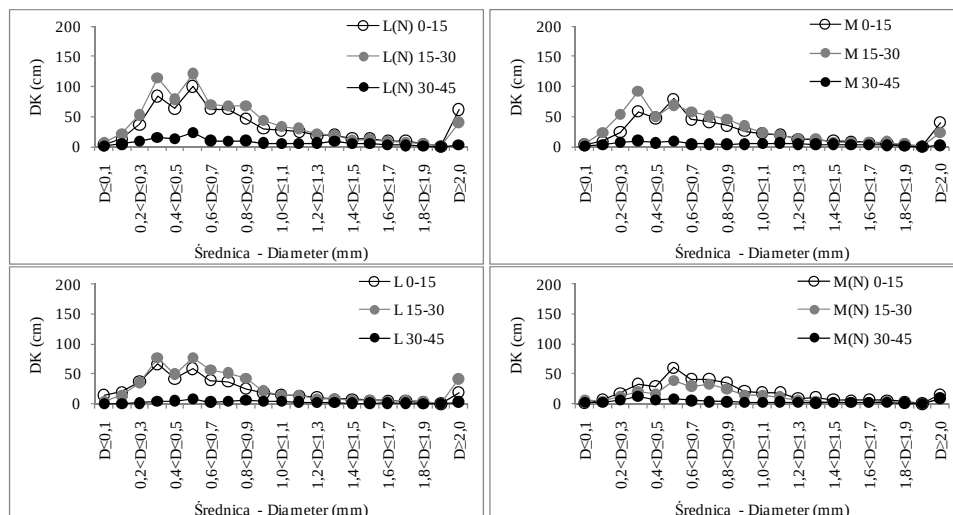
Rezultaty badań reakcji korzeni roślin na zróżnicowane dawki fosforu są niejednoznaczne. Najnowsze badania (Li i in. 2012) wskazują, że w takich warunkach korzenie główne (grubsze) zaczynają rosnąć intensywniej kosztem korzeni bocznych (zwykle cieńszych) w poszukiwaniu nowych zasobów fosforu. Reakcja taka jest odmienna od reakcji rzodkiewnika pospolitego (*Arabidopsis thaliana*), którego korzenie przestają rosnąć w ośrodku ubogim w fosfor. Z kolei badania Anghinoni i Barber'a (1980) wskazywały, że w ośrodku o niskiej zawartości fosforu nie powstawały nowe korzenie, a całkowita długość korzeni zwiększała się w wyniku przyrostu długości korzeni już wykształconych (Mollier i Pellerin 1999).

Charakterystyczną cechą wspólną obiektów, w których w obu częściach wierzchniej warstwy lub jedynie w jednej z nich znajdowała się gleba mocno zagęszczona, jest wyraźne skrócenie korzeni najcieńszych (<0,3 mm). Efekt ten był obserwowany niezależnie od rozkładu gęstości gleby jak i nawożenia, także w głębszych warstwach gleby. W obiektach, w których gleba nie była poddana mocnemu zagęszczeniu, długość korzeni cienkich (< 0,3 mm) stanowiła od 11 do 18% długości całego systemu korzeniowego, podczas gdy w obiektach z glebą mocno zagęszczoną udział ten stanowił poniżej 5%, zarówno w części kolumny

o mniejszym zagęszczeniu jak i w części z glebą mocno zagęszczoną. Dodatkowo w obiektach z glebą mocno zagęszczoną obserwowane było względne wydłużenie korzeni najgrubszych o średnicy powyżej 2 mm, w obu wydzielonych częściach kolumny glebowej niezależnie od stanu zagęszczenia. Wskazuje to na ogólną reakcję roślin na stres związany ze zwiększonym oporem mechanicznym gleby występującym w zasięgu części systemu korzeniowego jednej rośliny. Zakres średnic korzeni, w którym występowały opisywane zmiany, sugeruje, że w obiektach z glebą zagęszczoną ograniczeniu podległo powstawanie nowych lub szybkość wzrostu korzeni bocznych.

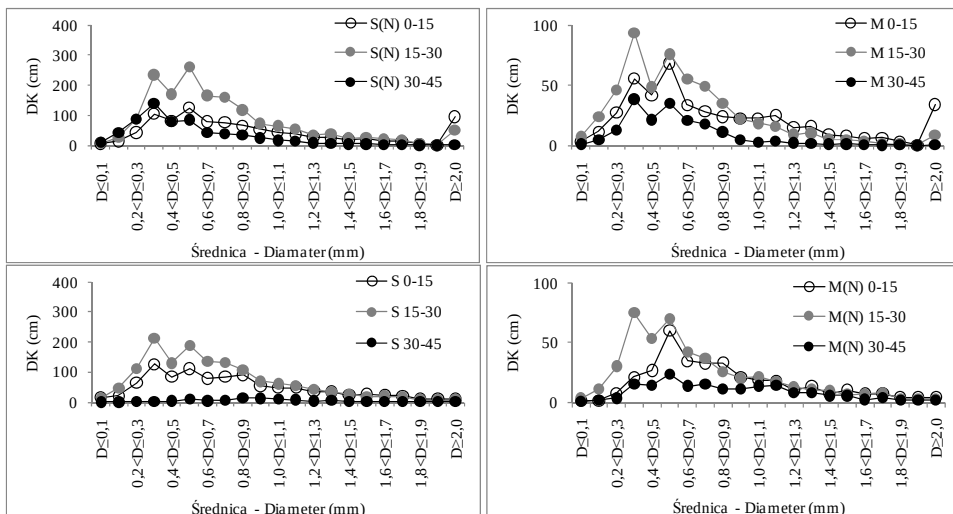
Uzyskane wyniki są zbieżne z rezultatami wcześniejszych badań (Chassot i Richner 2002) wskazującymi, że pogrubienie korzeni kukurydzy może wystąpić także w warstwie gleby luźnej, poniżej wierzchniej zagęszczonej warstwy gleby. W obu warstwach, wierzchniej zagęszczonej i dolnej niezagęszczonej, autorzy ci stwierdzili zmniejszony udział frakcji o średnicach mniejszych niż 0,2-0,8 mm, a zwiększony o średnicach większych niż 1,6 mm, w porównaniu do wariantu z glebą luźną i średnio zagęszczoną w wierzchniej warstwie gleby. Okazuje się, że oddziaływanie gleby mocno zagęszczonej, w której wzrasta stosunkowo niewielka część systemu korzeniowego, wpływa na morfologię całego systemu korzeniowego.

Sposób reakcji roślin na zmiany stężenia związków azotu w glebie jest uzależniony od wielu czynników, m. in. aktualnego zapotrzebowania i stopnia zróżnicowania dostępności składników mineralnych będących w zasięgu systemu korzeniowego. Badania przeprowadzone na glebie z lokalnym podwyższonym stężeniem azotu w formie amonowej i azotanowej wskazują, że to zróżnicowana dostępność azotu azotanowego bezpośrednio stymuluje wzrost korzeni bocznych przez obniżone stężenia auksyn do poziomu stymulującego wytwarzanie korzeni bocznych. Także w badaniach Liu i in. (2010) zróżnicowana dostępność azotu amonowego w częściach systemu korzeniowego nie miała pozytywnego wpływu na wzrost korzeni bocznych.



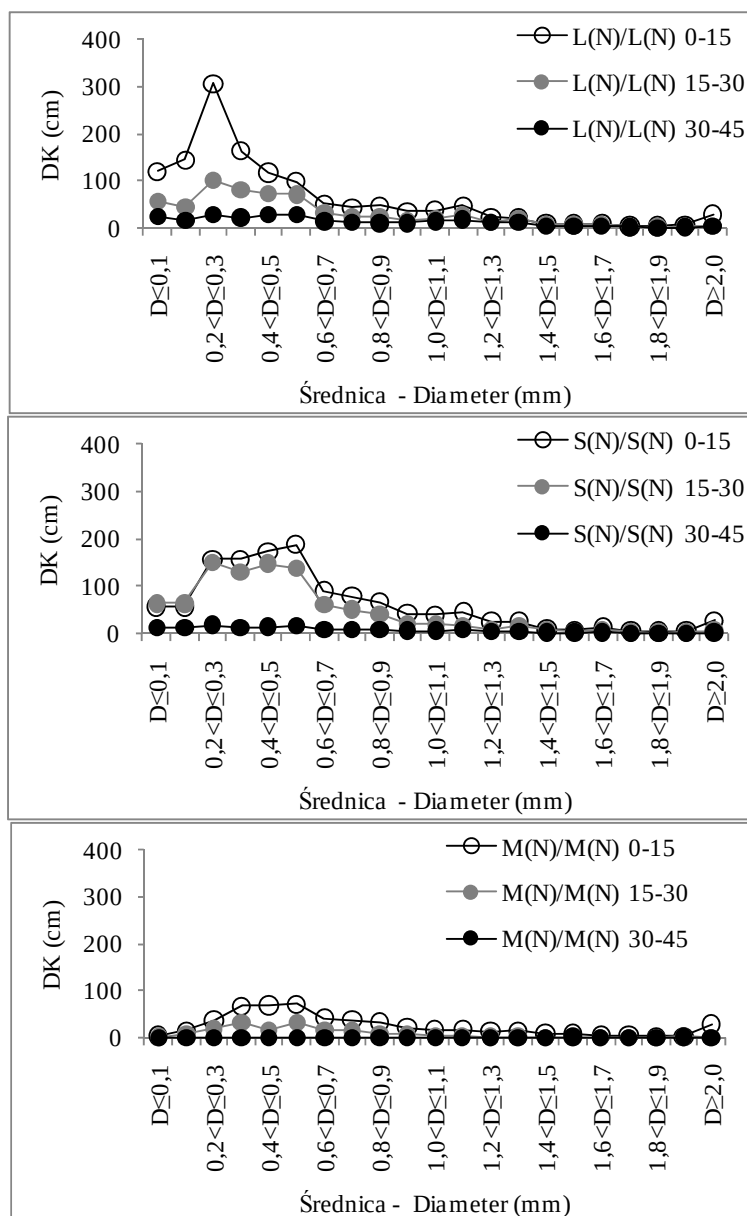
Rys. 18. Długości korzeni (DK) w poszczególnych frakcjach o określonej średnicy w obiekcie z glebą luźną i mocno zagęszczoną, z nawożeniem w części z glebą luźną L(N)/M lub mocno zagęszczoną L/M(N) w określonych przedziałach głębokości (cm)

Fig. 18. Root length (DK) in root diameter classes in treatments with loose and heavily compacted soil, with fertilization of loose L(N)/M or heavily compacted soil L/M(N) at specified depth ranges (cm)



Rys. 19. Długości korzeni w poszczególnych frakcjach o określonej średnicy w obiekcie z glebą średnio i mocno zagęszczoną, z nawożeniem w części z glebą średnio zagęszczoną S(N)/M lub mocno zagęszczoną S/M(N) w określonych przedziałach głębokości (cm)

Fig. 19. Root length (DK) in root diameter classes in treatments with moderately and heavily compacted soil, with fertilization of moderately S(N)/M or heavily compacted soil S/M(N) at specified depth ranges (cm)



Rys. 20. Długości korzeni (DK) w poszczególnych frakcjach o określonej średnicy w obiekcie z glebą równomiernie zagęszczoną i równomiernie nawożoną w określonych przedziałach głębokości (cm)

Fig. 20. Root length (DK) in root diameter classes in treatments with uniform compaction and fertilization at specified depth ranges (cm)

Zaobserwowane w badaniach własnych zmiany adaptacyjne systemu korzeniowego roślin do heterogenicznego rozmieszczenia składników mineralnych w glebie pozwalają roślinie na zwiększenie poboru substancji mineralnych. Potwierdzają to obserwacje innych badaczy (Tanaka i in. 2006, Yano i Kume 2005), którzy opisali intensywniejszy wzrost cienkich korzeni kukurydzy w glebie o miejscowej, podwyższonej zawartości fosforu. Mała masa tych korzeni według Fitter'a (1994) zwiększa efektywność pobierania fosforu na jednostkę masy korzeni, przy małym zużyciu produktów fotosyntezy. Powyższe wnioski pozostają w zgodzie z wynikami uzyskanymi w przeprowadzonym doświadczeniu, w którym nawożenie części kolumny glebowej powodowało na ogół zwiększenie długości korzeni cienkich o średnicach poniżej 0,3 mm. Większy udział korzeni cienkich może przyczynić się do zwiększenia pobierania składników immobilnych.

Korzenie roślin adaptują się do heterogenicznego rozmieszczenia składników mineralnych, w celu zwiększenia efektywności poboru substancji mineralnych (Tanaka i in. 2006). Przyjmuje się, że zmienna dostępność składników mineralnych w glebie wywołuje w roślinie szereg reakcji, które modyfikują podział komórek i ich różnicowanie, wpływając na strukturę systemu korzeniowego (Lo'pez-Bucio i in. 2003).

4.4.1. Parametryzacja rozkładu długości korzeni

Parametryzację rozkładów długości w funkcji średnicy korzeni przeprowadzono, wykorzystując funkcję postaci (Zobel i in. 2007):

$$y = b \cdot \exp \left[-\exp \left(-\frac{x-c}{d} \right) - \frac{x-c}{d} + 1 \right] \quad (2)$$

Użycie współczynników:

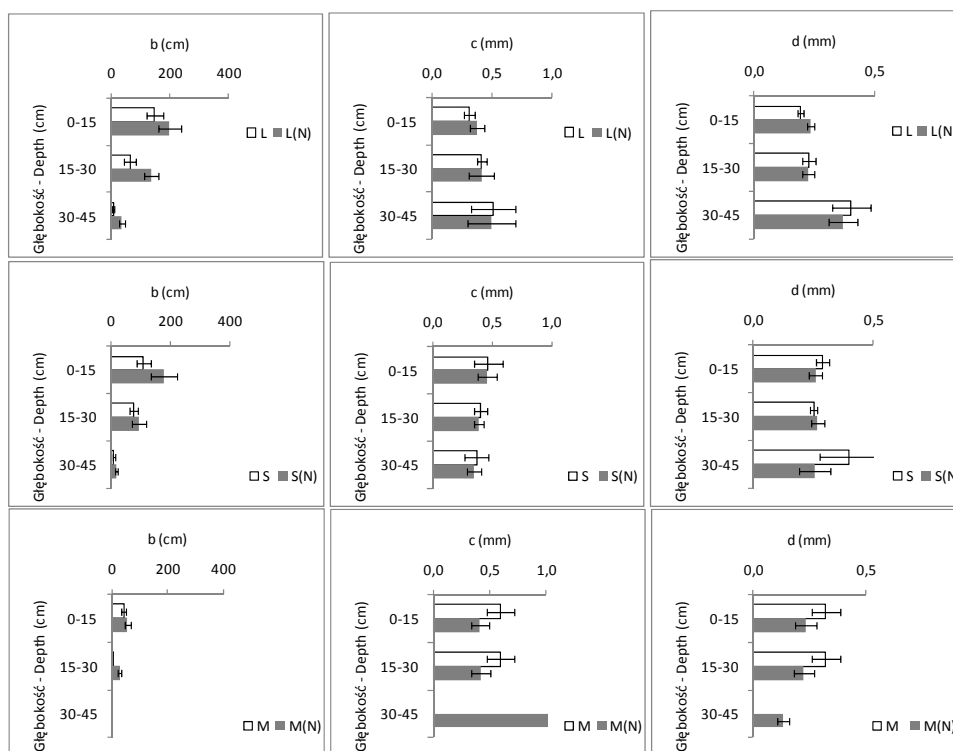
b – współczynnik opisujący maksymalną długość korzeni;

c – współczynnik równy średnicy odpowiadającej maksymalnej długości;

d – współczynnik proporcjonalny do szerokości funkcji w połowie jej wysokości, wyznaczonych z funkcji (2) do opisu właściwości geometrycznych korzeni pozwala na łatwiejsze porównanie charakterystycznych cech rozkładów długości w określonych zakresach średnic korzeni.

Znaczna akumulacja biomasy w korzeniach grubych oraz wpływ średnicy korzeni na pobór wody sprawia, że średnica korzeni jest istotnym wskaźnikiem używanym w opisie systemu korzeniowego roślin. Średnica korzeni, w przybliżeniu proporcjonalna do grubości kory pierwotnej, jest głównym czynnikiem determinującym radialne przewodnictwo korzeni (Roose i Fowler 2004). Czynnikiem glebowym wpływającym istotnie na średnicę frakcji korzeni o największej

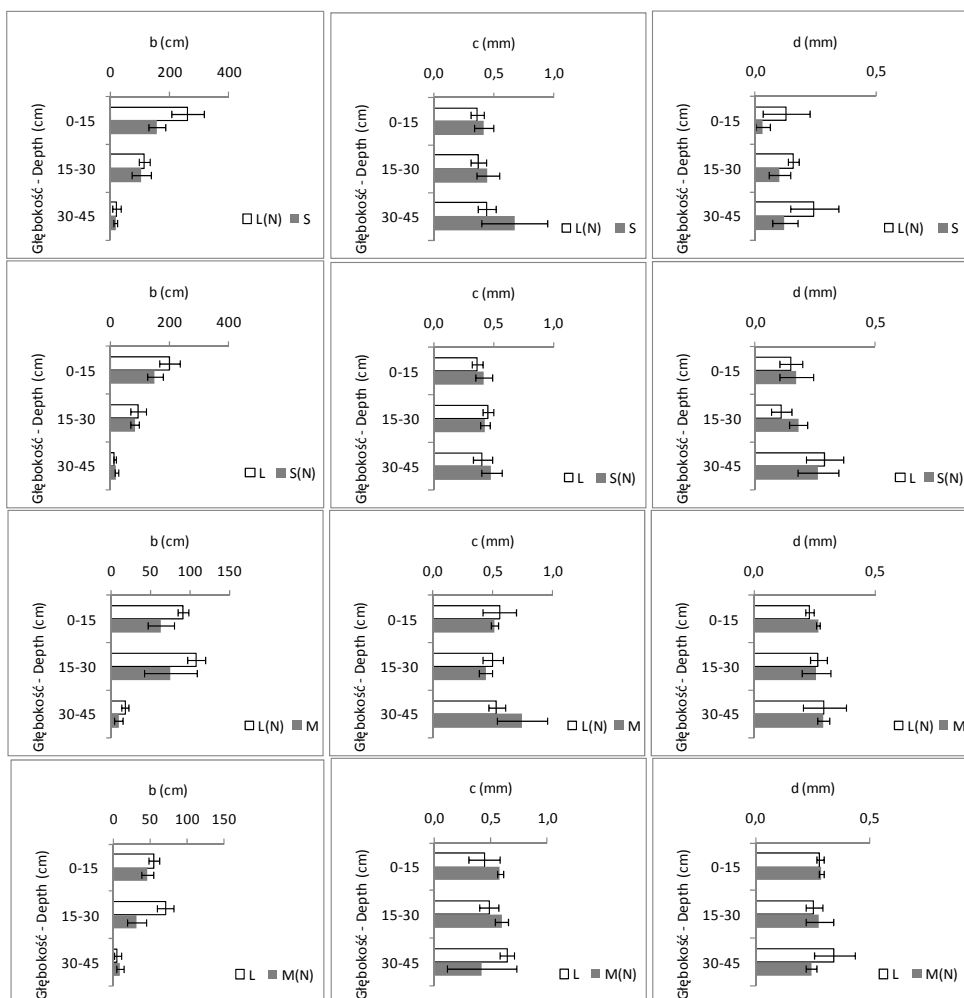
długości (współczynnik c , rys. 21-23) był opór mechaniczny gleby. Ze wzrostem oporu mechanicznego gleby powyżej pewnego progu zwiększa się średnica korzeni, a zmniejsza ich długość (Bengough i Mullins 1990; Whalley i Clark 2012). Zaobserwowany wzrost wartości współczynnika (c) z głębokością w obiekcie L/L(N) o równomiernym zagęszczeniu wierzchniej warstwy gleby może być reakcją na wyższy opór penetracji gleby w warstwach 15-45, niż 0-15 cm (rys. 2). Wyższe wartości współczynnika c (2) przyjmuje dla korzeni z wierzchniej warstwy obiektu S/S(N), a najwyższe w warstwie 30-45cm obiektu z glebą mocno zagęszczoną (długość korzeni w tej warstwie to zaledwie około 10 cm).

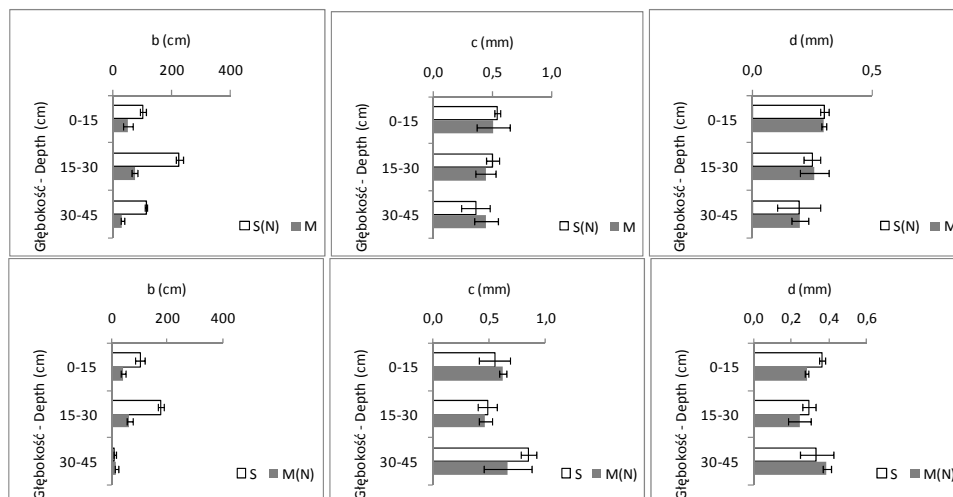


Rys. 21. Współczynniki określające maksymalną długość korzeni (b), średnicę frakcji o maksymalnej długości (c) i współczynnik proporcjonalny do szerokości rozkładu (d) w obiektach o równomiernym zagęszczeniu gleby. Objaśnienia jak na rysunku 14

Fig. 21. Coefficients determining maximum root length (b), x-location of $b(c)$, width across root distribution at half maximum (d) in the treatments with uniform compaction. Explanations as in Figure 14

Na ogół wartość współczynnika c wyznaczona z rozkładu długości korzeni w obiektach ze zlokalizowanym nawożeniem i nierównomiernym zagęszczeniem ma wyższe wartości w połowie kolumny z glebą bardziej zagęszczoną, niezależnie od stanu zagęszczenia gleby nawożonej (rys. 22). Analogicznie jak w analizie rozkładu długości korzeni w funkcji ich średnicy (rys. 18 i 19), wartość współczynnika b dla głębokości 15-30 cm jest na ogół większa niż dla 0-15 cm w obiektach z glebą mocno zagęszczoną.



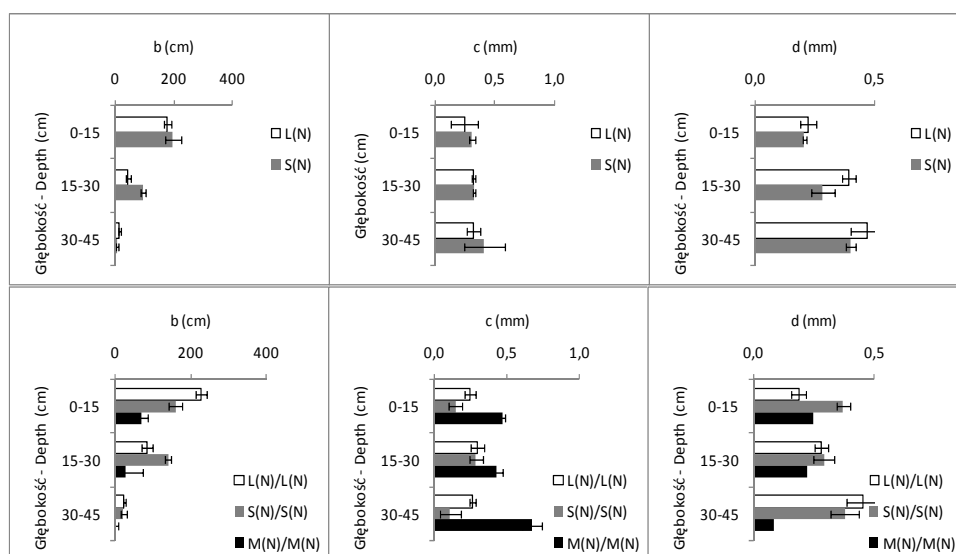


Rys. 22. Współczynniki określające maksymalną długość korzeni (*b*), średnicę frakcji o maksymalnej długości (*c*) i współczynnik proporcjonalny do szerokości rozkładu (*d*) w obiektach o nierównomiernym zagęszczeniu gleby. Objasnienia jak na rysunku 14

Fig. 22. Coefficients determining maximum root length (*b*), x-location of *b*(*c*), width across root distribution at half maximum (*d*) in the treatments with heterogeneous compaction. Explanations as in Figure 14

Porównanie obiektów ze zlokalizowanym i równomiernym nawożeniem w warstwie 0-15 cm, w których maksymalna długość korzeni wynosiła *b*, wskazuje na proporcjonalną zależność wiążącą objętość gleby wzbogaconej w składniki mineralne z długością korzeni w tej glebie. Suma wartości współczynników *b* wyznaczonych w obu częściach wierzchniej warstwy kolumny glebowej była największa w obiekcie L(N)/L(N) i wynosiła 453 cm i malała kolejno w obiektach L/L(N) do 346 cm, S(N)/S(N) – 318 cm; S/S(N) – 288 cm, M(N)/M(N) 136 cm i M/M(N) – 99 cm. Wartości te dobrze odzwierciedlają relacje między całkowitą długością korzeni w całej kolumnie glebowej a stopniem zagęszczenia gleby (rys. 9). W obiektach z równomiernym nawożeniem stężenie składników mineralnych było dwukrotnie niższe niż w nawożonej połowie obiektów ze zlokalizowanym nawożeniem. Yano i Kume (2005) przeprowadzili laboratoryjne badania nad wzrostem korzeni kukurydzy w kolumnach glebowych z heterogenicznie rozmieszczonym fosforem. Badacze ci stwierdzili podobny przyrost długości korzeni w glebie wzbogaconej w fosfor ze wzrostem objętości gleby, a nie ze wzrostem stężenia fosforu w tej glebie. Interakcje między systemem korzeniowym, dostępnością wody, azotanów oraz objętością gleby o podwyższonej zawartości azotanów analizowane przez Dunabin i in. (2002) są zgodne z obserwowaną w badaniach własnych proliferacją zasobnych warstw gleby przez korzenie. Preferencyjny wzrost korzeni umożliwia

zwiększenie poboru składników mineralnych z gleby. Obserwowany przez tych autorów wzrost efektywności poboru azotu z gleby o podwyższonym stężeniu składników mineralnych był ograniczony. Opisywana efektywność poboru azotu wzrastała maksymalnie dwukrotnie, w porównaniu do efektywności korzeni w poborze azotu z gleby o mniejszym stężeniu dostępnych form azotu.



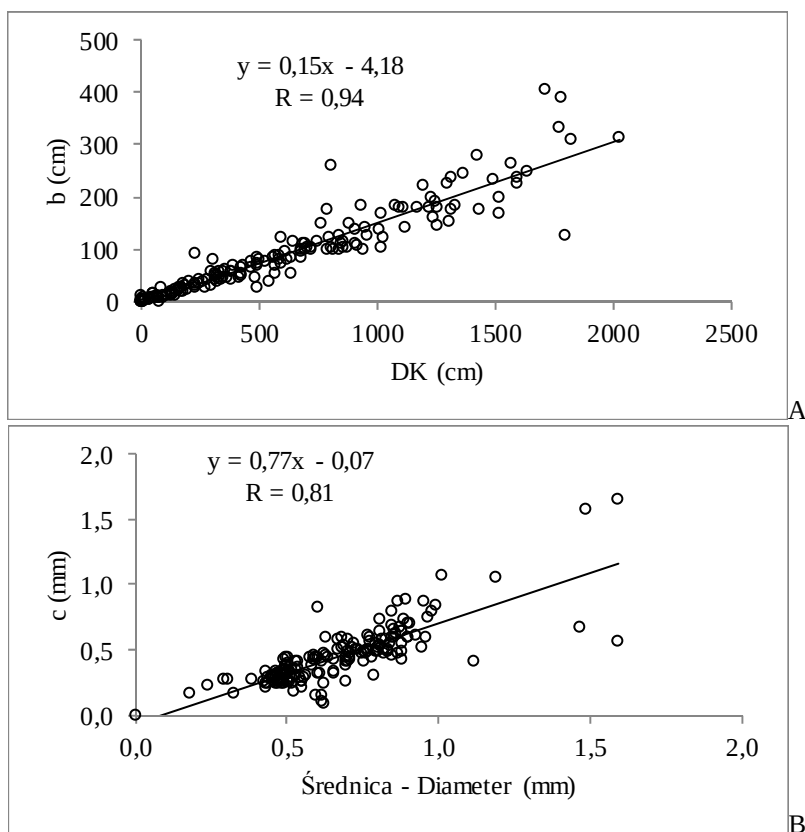
Rys. 23. Współczynniki określające maksymalną długość korzeni (*b*), średnicę frakcji o maksymalnej długości (*c*) i współczynnik proporcjonalny do szerokości rozkładu (*d*) w obiektach o nawożeniu gleby. Objasnienia jak na rysunku 14

Fig. 23. Coefficients determining maximum root length (*b*), x-location of *b*(*c*), width across root distribution at half maximum (*d*) in the treatments with uniform fertilization. Explanations as in Figure 14

Ogólny wzrost wartości współczynnika *c* z głębokością widoczny na rysunkach 19-23 wskazuje na ogólny wzrost średnicy korzeni. Efekt ten może być związany ze stosunkowo małym udziałem korzeni bocznych, zwykle cienkich, mniej licznych w młodszych odcinkach korzeni.

Analiza relacji między współczynnikami *b* i *c* określonymi z równania (2) a długością korzeni i ich średnicą określonymi w wydzielonych warstwach badanych obiektów wskazuje, że współczynniki te mogą być alternatywnie wykorzystane do charakteryzowania systemu korzeniowego. Współczynniki te określone dla wszystkich badanych obiektów są istotnie związane z podstawowymi parametrami systemów korzeniowych, takimi jak długość korzeni i ich średnia średnica (rys. 24 A i B). Wartości współczynników kierunkowych prostych wpisanych

w relacje DK (b) i średnica (c) pokazują, że frakcja o maksymalnej długości (b) stanowi 15% całkowitej długości korzeni, a średnica tej frakcji (c) odpowiada 77% wartości średniej średnicy korzeni w glebie, w badanych warunkach heterogenicznego rozmieszczenia składników mineralnych i nierównomiernego zagęszczenia gleby. Od tych relacji w pewnym stopniu odbiegają korzenie, dla których zmierzone wartości średniej średnicy były większe niż 1,45 mm, a długość przekraczała 1700 cm.



Rys. 24. Zależność między długością korzeni (DK) a współczynnikiem b określającym maksimum długości korzeni (A) oraz między średnią średnicą korzeni a współczynnikiem c określającym średnicę frakcji o maksymalnej długości (B), dla wszystkich analizowanych obiektów

Fig. 24. Relations between root length (DK) and the coefficient b determining maximum root length (A), and between average root diameter and coefficient c determining x-location of b (B), for all studied objects

4.5. Pobieranie azotu z gleby o nierównomiernym rozmieszczeniu azotu – analizy z wykorzystaniem modelu wzrostu roślin

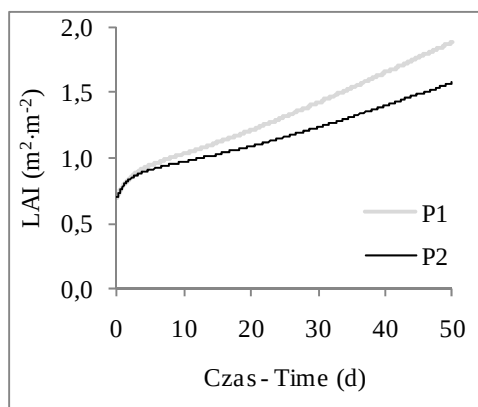
Zastosowanie zmodyfikowanego modelu wzrostu roślin (rys. 4, Muller 2000) pozwoliło na analizę reakcji części systemu korzeniowego znajdującego się w glebie o zróżnicowanej dostępności składników mineralnych (azotu). W obliczeniach uwzględniono zużywanie dostępnego N w glebie w wyniku np. poboru przez roślinę i zwiększanie ilości azotu po wprowadzeniu drugiej dawki nawozu w późniejszej fazie wzrostu (rys. 30 A i B). Model umożliwia przewidywanie reakcji roślin na zmiany dostępności węgla potrzebnego do wytwarzania biomasy wynikające z działania czynników, które mogą wpływać na natężenie procesu fotosyntezy (rys. 27). W wykorzystanym modelu podział systemu korzeniowego na cztery frakcje o różnej aktywności bazuje na wieku korzeni, mimo to część wniosków można odnieść do frakcji wyodrębnionych ze względu na średnicę korzeni, przy założeniu, że korzenie najcieńsze reprezentują korzenie najmłodsze.

W wykorzystanym modelu frakcje korzeni wydzielono na podstawie ich wieku. Frakcja R1 to korzenie najmłodsze, będące w fazie wzrostu. Zdolności absorpcyjne powierzchni korzeni dla wielu składników mineralnych silnie zależą od odległości od czapeczki (wieku danej części struktury systemu korzeniowego). Młode korzenie, na ogół, absorbują składniki mineralne intensywniej niż stare, ponadto gleba w otoczeniu korzeni ulega zubożeniu (Grzebisz 2004) w szczególności w składniki mało mobilne.

Współczynniki V1-V4 z równania (1) opisują efektywność poboru azotu przez wyodrębnione frakcje korzeni. Efektywność ta w ogólności może być wypadkową czynników związanych z rośliną i stanem gleby. Zarówno wiek jak i średnica korzeni wpływa na przewodnictwo osiowe i radialne korzeni dla wody i zawartych w niej składników mineralnych. Należy jednak wziąć pod uwagę wpływ stanu zagęszczenia gleby na pogrubienie i skrócenie korzeni obserwowane w glebie mocno zagęszczonej (Gliński i Lipiec 1990, Nosalewicz i Lipiec 2002) oraz zmianę przewodnictwa wodnego gleby ze zmianą gęstości gleby. Gleba zagęszczona w umiarkowany sposób może nie ograniczać wzrostu roślin, o ile nie występują inne niekorzystne dla roślin czynniki, takie jak niedobory wody, składników mineralnych, światła (Alameda i in. 2012). Określenie „umiarkowane zagęszczenie” w tym przypadku oznacza gęstość gleby, której towarzyszy zwiększony w porównaniu do gleby luźnej, opór penetracji ograniczający wzrost korzeni w nieznacznym stopniu. W prezentowanych symulacjach dla uproszczenia przyjęto takie same wartości współczynników V1-V4 i V5-V8 dla obu analizowanych części systemu korzeniowego, znajdujących się w glebie nienawożonej i nawożonej wynoszące odpowiednio 1; 0,6; 0,25; 0,1.

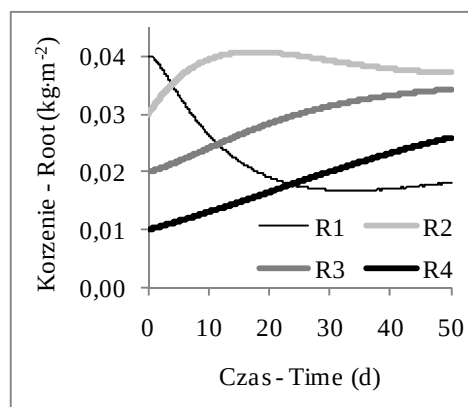
Wiele badań wskazuje na intensywniejszy wzrost korzeni w glebie wzbogaczonej w składniki mineralne, na przykład poprzez nawożenie rzędowe (Chasot i in. 2001), potwierdzają to także wyniki badań własnych (rys. 14 i 15). Ponadto istnieją przesłanki wynikające z analizy doświadczeń hydroponicznych, wskazujące, że głównym mechanizmem pozwalającym kukurydzy na zwiększenie poboru azotu są zmiany struktury systemu korzeniowego. Zmiany objawiające się zwiększeniem ilości korzeni bocznych, długości korzeni w jednostce objętości i całkowitej długości korzeni, ale nie zmiany efektywności poboru azotu (Yan i in. 2011). Szybkość wzrostu części podzielonego systemu korzeniowego zróżnicowano wartościami współczynników Gr_1 i Gr_2 opisujących szybkość wytwarzania nowych korzeni w części nawożonej i nienawożonej. Wartości współczynników Gr_1 i Gr_2 wynoszące odpowiednio 1 i 2 przyjęto na podstawie ilorazu długości korzeni w części nawożonej do długości korzeni w części nienawożonej w obiekcie $L/L(N)$, który osiągnął wartość 1,98.

Obserwowane różnice między wartościami wskaźnika ulistnienia LAI (Leaf Area Index) określonymi dla składników mineralnych rozmieszczonych równomiernie i w sposób zlokalizowany (rys. 25) wynikają z niższego poboru składników mineralnych przez korzenie z gleby nienawożonej (rys. 29 B.).



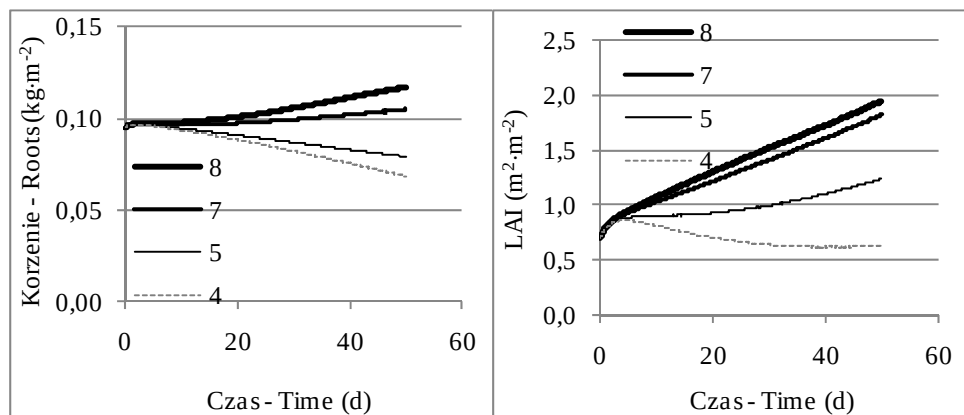
Rys. 25. Wskaźnik ulistnienia LAI, dla równomiernego (P1) i nierównomiernego (P2) rozmieszczenia składników mineralnych

Fig. 25. Leaf area index LAI for uniform (P1), and localized (P2) fertilizer placement



Rys. 26. Masa frakcji korzeni R1-R4, na jednostkę powierzchni gleby nawożonej równomiernie. Objaśnienia jak na rysunku 4 i w równaniu 1

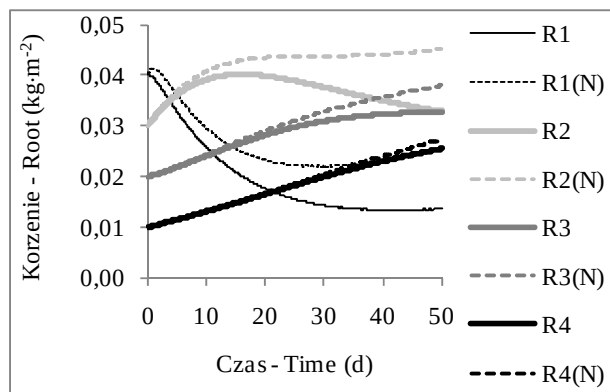
Fig. 26. Structural weight of R1-R4 root fractions growing in uniformly fertilized soil. Explanation as in Figure 4, and equation 1



Rys. 27. Masa korzeni na jednostkę powierzchni gleby i wskaźnik ulistnienia LAI dla różnych wartości maksymalnego natężenia fotosyntezy $4-8 \cdot 10^{-7} \cdot \text{kg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

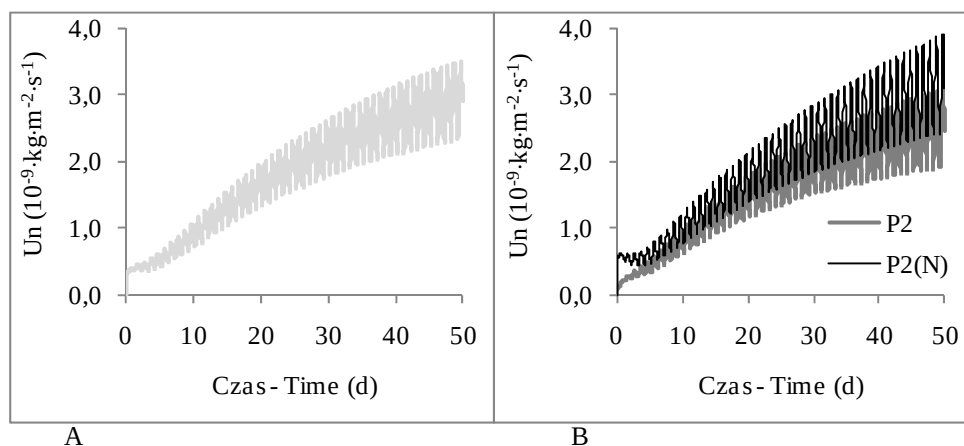
Fig. 27. Root mass per unit of soil area, and leaf area index LAI for different values of maximum photosynthesis rate $4-8 \cdot 10^{-7} \cdot \text{kg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

Pobór azotu przez roślinę uzależniony jest głównie od masy korzeni przypadających na powierzchnię gleby (rys. 26), koncentracji azotu i węgla w roślinie (zgodnie z równaniem 1) oraz ilości azotu w glebie. Zwiększenie szybkości przyrostu biomasy korzeni w glebie nawożonej jest obserwowane dla wszystkich frakcji korzeni R1(N)-R4(N) (rys. 28), w porównaniu do korzeni w glebie nienawożonej (R1-R4). Zwiększona szybkość wytwarzania nowych korzeni w glebie nawożonej w porównaniu do nienawożonej jest zgodna z wynikami wielu doświadczeń (min. Lloyd, 1999, Hodge, 2003) i badań własnych. Skutkiem tego jest także większa ilość pobranego azotu (rys. 29B) z obiektu ze zlokalizowanym nawożeniem, w porównaniu do azotu pobranego z gleby nienawożonej jak i z obiektu z równomiernym rozmieszczeniem azotu (rys. 29A), które w 50 dniu wynoszą odpowiednio $2,73$; $2,16$ i $2,52 \cdot 10^{-4} \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$. Warto zwrócić uwagę na to, że ilość pobranego azotu w obiekcie z równomiernym rozmieszczeniem azotu w glebie jest wyższa niż średni pobór azotu z gleby w wypadku nawożenia zlokalizowanego. Dobowe wahania poboru N widoczne na rysunkach 29 i 30 wynikają z dobowych zmian zawartości produktów fotosyntezy w roślinie. Zawartość węgla w roślinie zmienia się w wyniku dobowych zmian aktywności fotosyntetycznej, przyrostu masy i oddychania. W przyjętym modelu pobór i wykorzystanie azotu przez roślinę jest procesem aktywnym i wymagającym energii. Wiąże się z tym straty węgla, a pobór azotu jest uzależniony od zawartości azotu w roślinie (Girin i in. 2010).



Rys. 28. Masa frakcji R1-R4 korzeni na jednostkę powierzchni gleby nienawożonej i nawożonej R1(N)-R4(N)

Fig. 28. Structural weight of root fractions growing in unfertilized R1-R4, and fertilized soil R1(N)-R4(N)

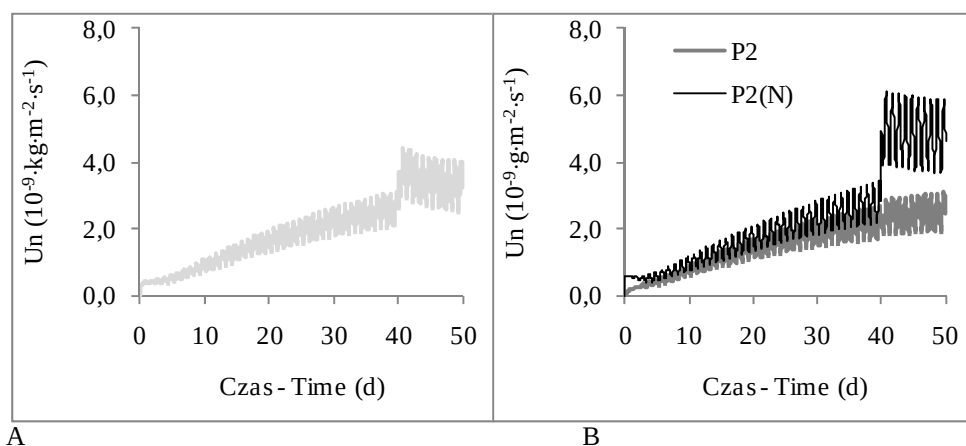


Rys. 29. Pobór azotu przez korzenie, obliczony przy użyciu modelu wzrostu roślin dla równomiernego (A) i nierównomiernego (B) rozmieszczenia nawozu, pobór z części nienawożonej – P2 i nawożonej – P2(N)

Fig. 29. Nitrogen uptake by roots, calculated by plant growth model for uniform (A), and non-uniform (B) fertilizer placement, uptake from unfertilized – P2, and fertilized part P2(N)

Wprowadzenie drugiej dawki azotu w 40 dniu wzrostu skutkuje chwilowym wzrostem wartości współczynnika UN opisującego pobór azotu o 42,6%, 8,3% i 79,5%, odpowiednio w obiektach z równomiernym rozmieszczeniem azotu oraz zlokalizowanym w części nienawożonej i nawożonej. Warto zwrócić uwagę, że poboru azotu obniżył się o 11,5% w ciągu 10 dni od wprowadzenia drugiej dawki azotu

w obiekcie z równomiernym nawożeniem. Z kolei w obiekcie ze zlokalizowanym nawożeniem w glebie wzbogaconej w azot spadek ten wyniósł 14,6%, a w części nienawożonej wzrósł o 8,3%. Wzrost ten należy przypisać relatywnie wolniej przyrastającej biomasy korzeni w glebie o niskiej zawartości azotu, która też wolniej zużywała zasoby tego pierwiastka (rys. 30 A). W powyższych analizach przyjęto, że azot nie jest wypłukiwany z gleby, a tempo mineralizacji azotu pozostaje na tym samym poziomie w obu wariantach i nie zależy od jego stężenia w glebie.



Rys. 30. Pobór azotu przez korzenie, obliczony przy użyciu modelu wzrostu roślin dla równomiernego (A) i nierównomiernego (B) rozmieszczenia nawozu, pobór z części nienawożonej – P2 i nawożonej – P2(N). Druga dawka nawożenia 60 kg N ha^{-1} zastosowana w 40 dniu od siewu

Fig. 30. Nitrogen uptake by roots, calculated by plant growth model for uniform (A), and non uniform (B) fertilizer placement, uptake from unfertilized – P2, and fertilized part P2(N). Second fertilization at the dose of 60 kg N ha^{-1} applied at 40th day from sowing

4.6. Wpływu zagęszczenia gleby i nierównomiernego rozmieszczenia nawozów na pobór wody

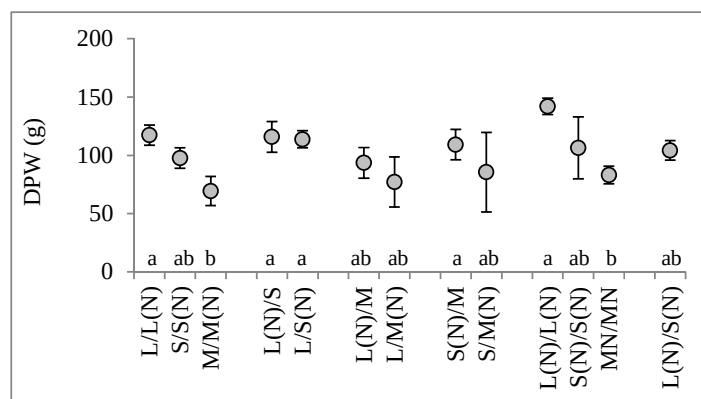
Pobór wody przez korzenie roślin jest kluczowym wskaźnikiem używanym w optymalizacji nawadniania i nawożenia w nowoczesnym rolnictwie (Yu i in. 2007). Wielkość strumienia wody z gleby do rośliny wynika głównie z dwóch procesów: dominującej transpiracji i wynikającego z osmozy parcia korzeniowego. Gradient potencjału wody między liśćmi a glebą wywołuje przepływ roztworu glebowego do korzeni, co potwierdzają np. obserwowane pozytywne korelacje między dobowymi zmianami strumienia wody i poborem składników mineralnych (Atwell 1999).

Dane opisujące dobowy pobór wody określony w 45 dniu od umieszczenia siewek w glebie (rys. 31) wskazują na zgodną z przewidywaniami tendencję do

spadku ilości zaabsorbowanej wody przez rośliny ze wzrostem gęstości gleby, w obiektach o równomiernym nawożeniu i zagęszczeniu. Drugim dominującym trendem jest niższy pobór wody w obiektach z nawożeniem połowy kolumny o większej gęstości gleby w porównaniu do gleby luźniejszej, w obiektach ze zlokalizowanym nawożeniem i nierównomiernym zagęszczeniem. Spadek poboru wody z gleby mocno zagęszczonej jest wynikiem zmniejszonej długości korzeni i zmniejszonego przewodnictwa wodnego gleby w tych obiektach. Dobowy pobór wody przez rośliny z obiektów o równomiernym zagęszczeniu był na ogół niższy w obiektach ze składnikami mineralnymi umieszczonymi w połowie kolumny glebowej w porównaniu do obiektów z równomiernym rozmieszczeniem składników mineralnych, choć różnice te nie były istotne statystycznie. Wynika to najprawdopodobniej z nierównomiernie rozmieszczonych korzeni w kierunku poziomym po obu stronach kolumny glebowej wydzielonych pionową przegrodą w obiektach ze zlokalizowanym nawożeniem (rys. 13). Przyczyniało się to do ograniczenia dostępności wody, wynikającego z obniżania przewodnictwa wodnego gleby ze spadkiem wilgotności gleby, w nawożonej części kolumny, w której korzenie były dłuższe.

W eksperymencie prowadzonym przez Kang i in. (1998) część systemu korzeniowego kukurydzy wzrastała w glebie o potencjale wody odpowiadającym wodzie trudno dostępnej, a pozostałe korzenie w optymalnych warunkach. Autorzy eksperymentu stwierdzili, że opór dyfuzyjny aparatów szparkowych był większy w opisanym wariancie, niż gdy cały system korzeniowy znajdował się w glebie o optymalnym potencjale wody. W rezultacie rośliny, których część systemu korzeniowego była poddana stresowi, zużyły około 35% wody mniej niż rośliny z obiektu kontrolnego. Przytoczone wyniki są zbliżone do zaobserwowanej redukcji DPW z obiektów z glebą mocno zagęszczoną w połowie kolumny, w porównaniu do pozostałych obiektów w badaniach własnych. Informacja o warunkach panujących w obrębie systemu korzeniowego może być przenoszona do pędów (poprzez np. zmiany stężenia kwasu abscysynowego) i spowodować reakcję, która pomoże roślinie pokonać narastający stres (Kang i in. 1998), ograniczając zużycie wody poprzez przymknięcie aparatów szparkowych. W badaniach własnych warunki panujące w obiektach z glebą mocno zagęszczoną w jednej połowie kolumny glebowej mogły wywoływać podobną reakcję roślin na skutek niedoborów wody wywołanych zarówno mniejszym przewodnictwem wodnym gleby zagęszczonej, jak i krótszymi korzeniami w tej glebie. Istotna jest tu rola tego samego nośnika informacji zarówno o stresie związanym z dużym oporem mechanicznym gleby, jak i o niedoborach wody. Nośnikiem tym są zmiany stężenia kwasu abscysynowego, które mogą skutkować zmianami struktury systemu korzeniowego i jednoczesnym ograniczeniem wzrostu części nadziemnych (Alameda i in. 2012, Whalley i in. 2006). Wydaje się, że proponowana interpretacja może tłumaczyć

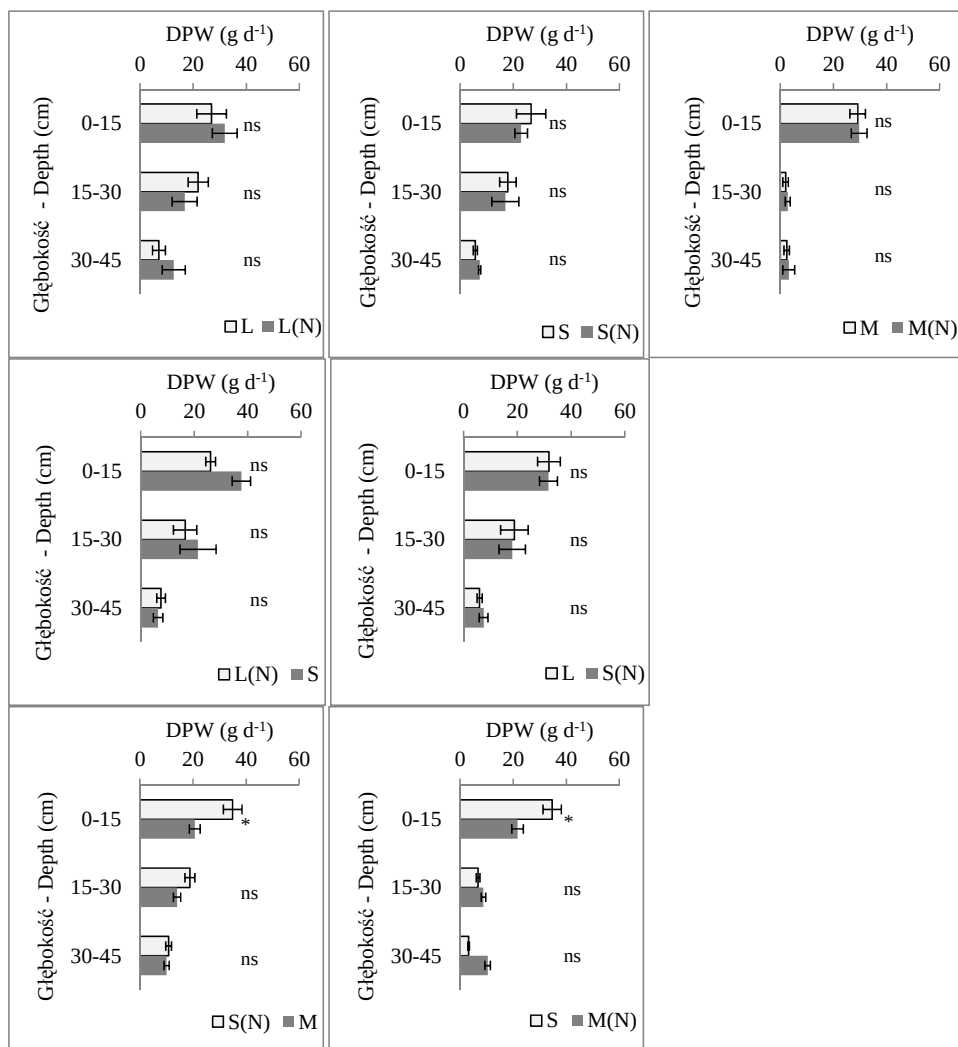
negatywny wpływ gleby mocno zagęszczonej na pobór wody (DPW) z obiektów z glebą mocno zagęszczoną w połowie kolumny glebowej (rys. 31).



Rys. 31. Dobowy pobór wody (DPW). Objaśnienia jak na rysunku 5

Fig. 31. Daily water use (DPW). Explanations as in Figure 5

Zróżnicowanie warunków wzrostu w wierzchniej warstwie gleby (0-15 cm) modyfikowało pobór wody przez wydzielone części systemu korzeniowego (rys. 32). Istotne różnice stwierdzono w obiektach z glebą mocno zagęszczoną, w jednej połowie kolumny glebowej. Nie zauważono istotnego zróżnicowania poboru wody przez zlokalizowane nawożenie w obiektach równomiernie zagęszczonych. Widoczne w obiektach S(N)/M i S/M(N) różnice w DWP wynikają z różnej długości korzeni (rys. 9), jak i zmian przewodnictwa wodnego gleby związanych ze zmianą gęstości gleby. Stwierdzone różnice w ilości pobranej wody przez korzenie z wydzielonych objętości gleby położonych w tej samej odległości od rośliny wskazują, że użycie średniej wartości wskaźników takich jak długość korzeni w jednostce objętości gleby (ang.: root length density) i średniej odległości między korzeniami dla niejednorodnych warunków w danej warstwie jest niemiarodajne. Podobne wnioski wynikają z analizy wyników badań polowych dotyczących wpływu nierównomiernego zagęszczenia gleby na strukturę i funkcjonowanie systemu korzeniowego kukurydzy przeprowadzonych przez Tardieu (1988b). W badaniach tego autora pobór wody przez korzenie kukurydzy okazał się dwukrotnie niższy z gleby zagęszczonej przejazdami maszyn rolniczych niż niezagęszczonej (1988c). Tak duże różnice w poborze wody stwierdzono do odległości 20 cm w kierunku poziomym, od rzędów roślin. Głównym czynnikiem, któremu przypisano ten efekt, były różnice w stopniu zasiedlenia przez korzenie gleby zagęszczonej i niezagęszczonej.



Rys. 32. Dobowy pobór wody (DPW) z kolumn glebowych (przykładowe wyniki). Objaśnienia jak na rysunku 14

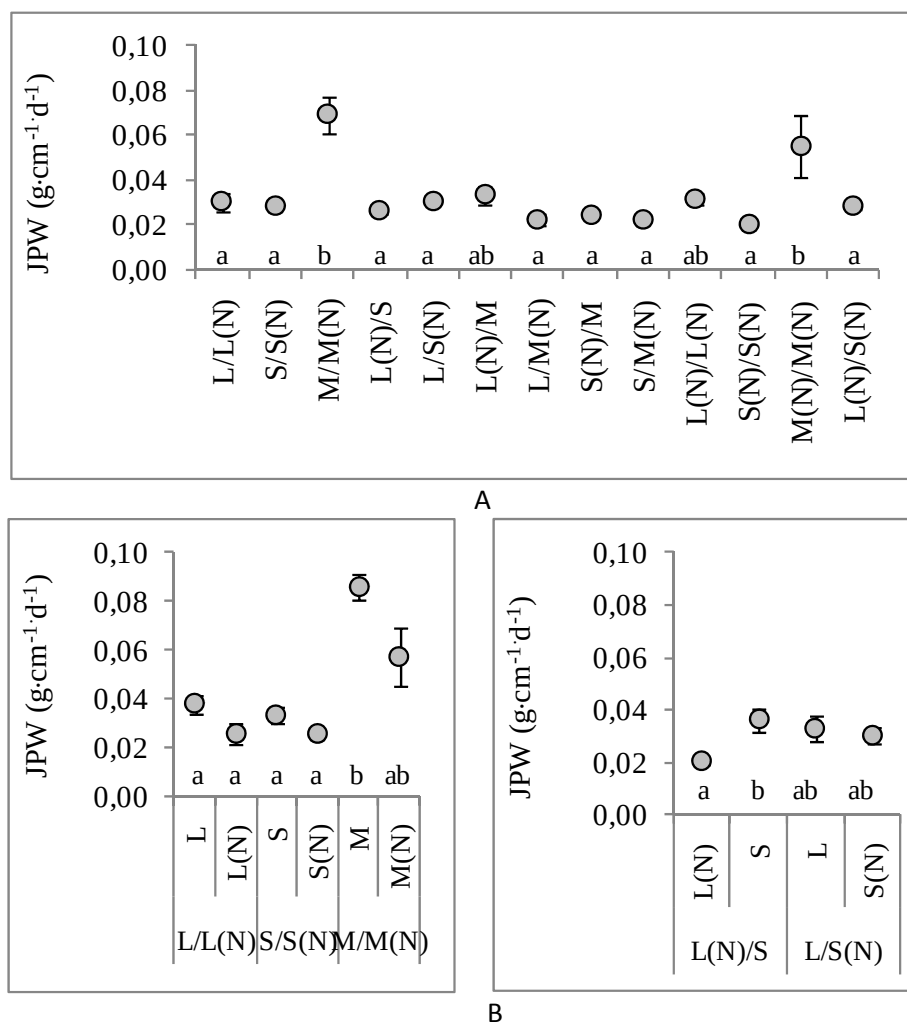
Fig. 32. Daily water use (DPW) from soil columns (selected examples are presented). Explanations as in Figure 14

Dobowy pobór wody malał z głębokością (rys. 32), co pośrednio wiąże się z podobnym trendem zmian długości korzeni z głębokością (rys. 14). Wyjątek stanowiły obiekty L(N)/M; L/M(N); S(N)/M i S/M(N), w których długość korzeni w warstwie 15-30 cm była większa niż w warstwie 0-15 cm przy stopniowo male-

jącym DPW z głębokością. Wydłużenie korzeni na głębokości 15-30 cm w tych obiektach nie przełożyło się na zwiększony pobór wody, prawdopodobnie w wyniku większych oporów dla transportu wody na dłuższe odległości, w porównaniu do warstwy 0-15 cm. Ogólna reakcja roślin na stres wywołany zagęszczeniem gleby, np. przymknięcie aparatów szparkowych, może także przyczyniać się ograniczenia pobór wody min. z warstwy 15-30 cm tych obiektów.

Jednostkowy pobór wody (JPW) określony na podstawie danych z ostatniego 45 dnia doświadczenia wskazuje na ilość wody zaabsorbowaną przez odcinek korzenia o długości jednego centymetra. Z zestawienia rysunków 31 i 33 wyraźnie widać wyższe wartości JPW w obiektach M/M(N) i M(N)/M(N), w porównaniu do pozostałych obiektów, a odwrotną zależność dla DPW. Tak duże wartości JPW w kolumnach z glebą mocno zagęszczoną wskazują na wysokie potencjalne możliwości poboru wody w warunkach jej niedoborów. Jednym z czynników, który może odpowiadać za wyższe wartości JPW w obiektach z glebą mocno zagęszczoną, może być mniejsza konkurencja między korzeniami tej samej rośliny o wodę, wynikająca z krótszych korzeni (rys. 9), przypadających na jednostkę objętości gleby. Użyty w doświadczeniu system utrzymania stałego potencjału wody glebowej ograniczał ten rodzaj konkurencji o wodę. W warunkach, w których znaczna ilość korzeni znajdowała się w niewielkiej objętości gleby z dala od sączków ceramicznych, potencjał wody mógł jednak ulec obniżeniu.

Iloraz dobowej objętości pobranej wody (rys. 31) i powierzchni liści (rys. 6) 2-3 krotnie większy w obiektach M/M(N) i M(N)/M(N) niż L/L(N) wskazuje, że zwiększony pobór wody przez korzenie obserwowany w obiektach z glebą mocno zagęszczoną zaspokajał potrzeby wodne tych roślin. Zredukowany przyrost biomasy części nadziemnych (rys. 5) obiektów mógł więc wynikać z niedoborów niemobilnych składników pokarmowych. Zaopatrzenie w te składniki mogło nie zwiększać się wyraźnie ze wzrostem poboru wody. Ograniczona biomasa obiektów z glebą mocno zagęszczoną mogła wynikać także z ograniczenia fotosyntezy wywołanego przymknięciem aparatów szparkowych, co jest jedną z reakcji roślin na zagęszczenie gleby (Nosalewicz i Lipiec 2013). Pewnym potwierdzeniem wyższych potencjalnych zdolności krótkich korzeni do zwiększonego poboru wody może być eksperyment przeprowadzony w kulturze hydroponicznej (Vysotskaya i in. 2004). Autorzy ci po usunięciu znacznej części systemu korzeniowego stwierdzili, że przewodnictwo wodne pozostałych korzeni szybko zwiększało się do poziomu umożliwiającego roślinie zaspokojenie zapotrzebowania na wodę.



Rys. 33. Jednostkowy pobór wody (JPW) dla całego systemu korzeniowego (A) i jego wydzielonych części (B), przykładowe wyniki. Objasnienia jak na rysunku 5

Fig. 33. Unitary water use (JPW) of whole root system (A), and its separated parts (B), selected examples are presented. Explanations as in Figure 5

Wartości jednostkowego poboru wody (rys. 34) zmieniały się z głębokością w zakresie od 0,01 do 0,07 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ w warstwie 0-15 cm, od 0,003 do 0,20 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ w warstwie 15-30 cm i od 0,01 do 0,18 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ w warstwie 30-45 cm. Wielkość jednostkowego poboru wody determinowana była zarówno objętością pobranej wody z danej warstwy, jak i długością korzeni w tej warstwie. Pobór wody przez

jednostkę długości korzeni z obiektu z glebą mocno zagęszczoną był istotnie wyższy od JPW z obiektów z glebą luźną (L/L(N) i L(N)/L(N)) i średnio zagęszczoną (S/S(N) oraz S(N)/S(N)). Zagęszczeniu gleby towarzyszy na ogół szereg niekorzystnych dla wzrostu roślin czynników, które mogą ograniczać pobór wody min. takich jak:

- skrócenie długości korzeni,
- gorsze właściwości przewodzące gleby mocno zagęszczonej,
- pogrubienie korzeni (Nosalewicz i Lipiec 2002, Alameda i in. 2012) mogące pogarszać właściwości przewodzące korzeni w kierunku radialnym (Roose i Fowler 2004).

Biorąc powyższe pod uwagę, można przypuszczać, że wartości JPW zmierzone w obiektach z korzystniejszymi warunkami wodno-glebowymi, tj. w obiektach z glebą luźną i średnio zagęszczoną, mogą potencjalnie osiągać wyższe wartości w okresach wysokiego zapotrzebowania na wodę.

Wysokie wartości JPW w obiektach z glebą mocno zagęszczoną mogą w pewnym stopniu wynikać z innego stosunku długości części korzeni łatwo absorbujących wodę do części starszej, mniej aktywnej w poborze wody.

Czynnikiem ograniczającym wartości jednostkowego poboru wody w warstwie wierzchniej obiektów z glebą luźną i średnio zagęszczoną, gdzie korzenie były na ogół najdłuższe, jest zjawisko koncentrowania się korzeni. Długie i lokalnie skoncentrowane korzenie w małej objętości gleby mogą obniżać wilgotność i przewodnictwo wodne gleby do poziomu wywołującego konkurencję. Negatywny wpływ długości korzeni na pobór wody z danej objętości gleby podkreślają także Amato i Ritchie (2002), którzy w badaniach eksploracji gleby przez korzenie stwierdzili, że koncentrowanie się korzeni ogranicza ilość pobieranej przez nie wody. Badania prowadzone przez Yu i in. (2007) pokazują, że podobny efekt niższego JPW w wierzchnich warstwach gleby zasiedlonych przez korzenie w największym stopniu występuje także w warunkach polowych w rezultacie szybkiego wyczerpywania zasobów dostępnej wody.

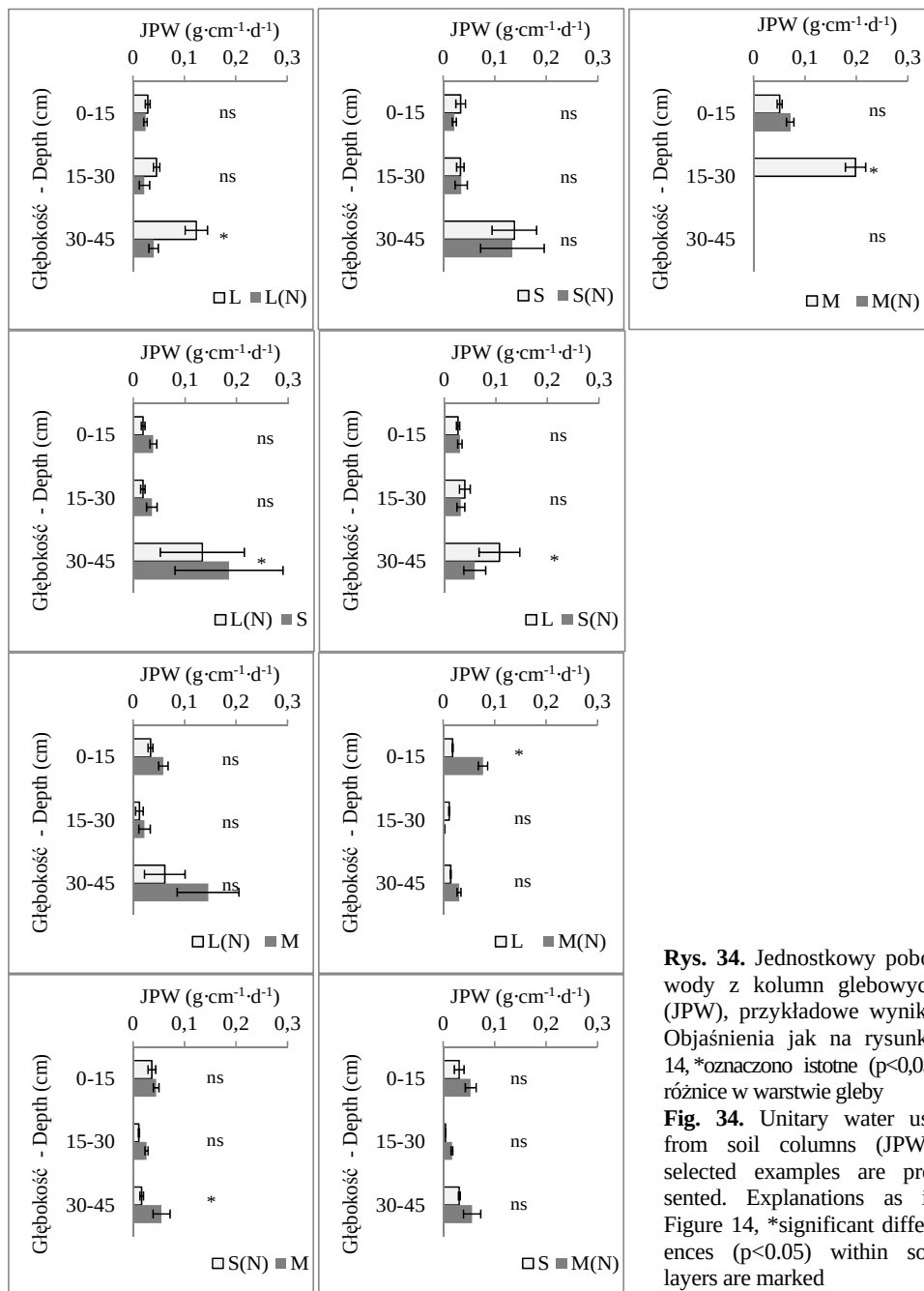
Opisane zmiany jednostkowego poboru wody z głębokością, stwierdzone w badaniach własnych, znajdują potwierdzenie w obserwacjach i analizach Roose i Fowler'a (2004) oraz Doussan'a i in. (1998a, b). Wskazują oni, że najefektywniejsze w poborze wody są młode korzenie. W badaniach własnych korzenie młode stanowiły główną frakcję w warstwie 30-45 cm gleby (w warstwie 15-30 cm obiektów M/M(N) i M(N)/M(N)), gdzie wartości jednostkowego poboru wody były na ogół największe (rys. 32). Widoczne na rysunku 19 stosunkowo nieduże zmiany wartości współczynnika c równania (2), determinującego średnicę najdłuższej frakcji korzeni, w zestawieniu z dużymi wartościami JPW, pośrednio wskazują, że wypadkowe przewodnictwo radialne korzeni w dolnych warstwach gleby jest większe niż korzeni w wyżej położonych warstwach. Podobne rezultaty były do-

tychczas wynikiem doświadczeń prowadzonych w uprawach hydroponicznych i aeroponicznych lub obliczeń matematycznych (Roose i Fowler 2004, Doussan i in. 1998a, Sanderson 1983, Varney i Canny 1993). Spadek przewodnictwa osiowego związanego z transportem wody z głębszych warstw gleby ma mniejszy wpływ, gdyż przewodnictwo osiowe jest na ogół wielokrotnie większe niż radialne (Javaux i in. 2008).

Warunki wodne panujące w trakcie prezentowanego doświadczenia były zbliżone do optymalnych. W warunkach polowych przy okresowych niedoborach wody wskaźniki, takie jak DPW i JPW, mogą ulec zmianie. Natężenie stresu może się nasilić, szczególnie w obiekcie z glebą mocno zagęszczoną, gdzie stosunkowo krótkie korzenie w głębszych warstwach gleby mogą nie być w stanie zapewnić odpowiedniej ilości wody do utrzymania turgoru w czasie suszy.

Obliczone wartości parametru JPW zmieniały się w szerokim zakresie zarówno z głębokością jak i między sąsiadującymi wydzielonymi częściami kolumn glebowych (rys. 34). Zmiany z głębokością JPW przebiegały na ogół odwrotnie do zmian DPW, jednostkowy pobór wody wzrastał z głębokością, podczas gdy wartości dobowego poboru wody malały. W przypadku warstw, w których korzenie cechowały się znaczną długością, wartości JPW były na ogół niewielkie, ale rosły z głębokością, osiągając w warstwie 30-45 cm wartości 5-10 krotnie większe (np. dla obiektu S/S(N)), przy długości korzeni w tych warstwach stanowiącej 8-9% całkowitej długości korzeni. Ma to związek z ze zmianami właściwości przewodzących korzeni w różnej fazie wzrostu. Korzenie młode, których jest więcej w głębiej położonych warstwach gleby, są efektywniejsze w poborze wody. Z drugiej strony znaczna długość korzeni w jednostce objętości gleby w pobliżu powierzchni gleby, z dodatkowym efektem przypadkowego koncentrowania się korzeni, wywołuje lokalne niedobory wody, lokalne obniżenie wilgotności gleby i spadek przewodnictwa wodnego gleby, obniżając dostępność wody. Zmienność JPW w kierunku poziomym jest także wyraźnie większa niż zmiany dobowego poboru wody (rys. 32). Wskazuje to na istnienie znacznych możliwości roślin do regulacji poboru wody przez system korzeniowy. W obiekcie L/M(N) znaczny pobór wody z nawożonej 0-15 cm warstwy gleby mocno zagęszczonej odbywał się przez stosunkowo krótkie korzenie, co pozwoliło roślinie na uzupełnienie niedoborów wody oraz rozpuszczonych w niej składników mineralnych i skutkowało stosunkowo wysoką wartością JPW (rys. 32).

Największe zróżnicowanie wartości JPW w kierunku poziomym zaobserwowano w warstwie 30-45 cm. Najprawdopodobniej ma to związek ze zróżnicowaną szybkością wzrostu korzeni w głąb profilu, wpływającą na różnice w długości korzeni w dolnej warstwie i różne natężenie pozornej konkurencji korzeni jednej rośliny o zasoby wodne.



Rys. 34. Jednostkowy pobór wody z kolumn glebowych (JPW), przykładowe wyniki. Objasnienia jak na rysunku 14, *oznaczono istotne ($p < 0,05$) różnice w warstwie gleby

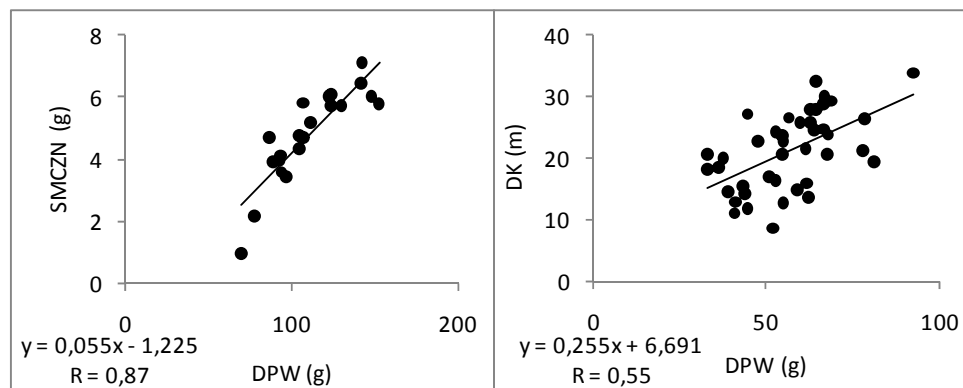
Fig. 34. Unitary water use from soil columns (JPW), selected examples are presented. Explanations as in Figure 14, *significant differences ($p < 0.05$) within soil layers are marked

W ujęciu geometrycznym pobór wody z warstwy i przez korzenie o promieniu r_i , i długości l_i określony jest równaniem:

$$F_i = 2\pi \cdot (p_{gleby} - p_{korzenia}) \cdot \sum r_i \cdot l_i \cdot k_{r_i} ; \quad (3)$$

gdzie: k_{r_i} – współczynnik radialnego przewodnictwa korzeni, p_{gleby} – potencjał wody glebowej, $p_{korzenia}$ – potencjał wody w korzeniu. Zastosowanie uproszczonego założenia (Roose i Fowler 2004) o odwrotnej proporcjonalności k_{r_i} i promienia korzenia r_i uniezależnia pobór wody od promienia korzenia. Z pomiarów z użyciem sondy ciśnieniowej (ang.: pressure probe) i innych pomiarów z użyciem korzeni o znanej geometrii (Frensch i Steudle 1988, North i Nobel 1996) wynika, że to uproszczone założenie jest przypadkiem szczególnym. W praktyce współczynnik k_{r_i} może zmieniać się w szerokim zakresie w zależności od odległości od czapeczki korzeniowej, a jego zależność od promienia korzenia nie jest liniowa (Rieger i Litvin 1999). Z powyższych analiz wynika, że jednostkowy pobór wody może być pośrednio powiązany z rozkładem długości korzeni w funkcji ich średnicy. Stwierdzona ogólna tendencja do zmniejszania wartości JPW w kolumnach S(N)/M i S/M(N) może wynikać z deformacji przekroju korzeni pod wpływem znacznego oporu mechanicznego gleby opisywanego np. przez Glińskiego i Lipca (1990). Deformacje takie mogą w pewnych warunkach prowadzić do zmniejszenia przekroju ksylemu, ograniczając jego przewodnictwo wodne, które jest proporcjonalne do czwartej potęgi średnicy. Na potwierdzenie tych wniosków można przytoczyć wyniki badań Bengough i in. (1997), w których mimo ogólnego zwiększenia średnicy korzenia kukurydzy w reakcji na wysoki opór mechaniczny gleby stwierdzono zmniejszenie średnicy ksylemu.

Dla roślin energetycznych takich jak kukurydza ważnym wskaźnikiem jest sezonowe zapotrzebowanie na wodę (Dubas 2003, Kowalik i Scalenghe 2009). Istotna ($p < 0,01$) liniowa zależność między wytworzoną biomasą kukurydzy a dobowym poborem wody (rys. 35), dla obiektów analizowanych w badaniach własnych, informuje o względnej przewidywalności reakcji roślin na zagęszczenie gleby w warunkach optymalnej wilgotności gleby. W warunkach polowych z dużymi wahaniami wilgotności gleby wpływ zagęszczenia gleby będzie najprawdopodobniej silniej ograniczał biomasę, ze względu na szybki wzrost oporu penetracji ze spadkiem wilgotności gleby. Relacje wiążące transpirację z biomasą roślin są w praktyce ważne dla roślin energetycznych. Dopłaty do tych roślin realizowane są w przypadku osiągnięcia plonu referencyjnego, co może nie zostać spełnione w warunkach ograniczonej transpiracji sprzężonej z procesem fotosyntezy (Kowalik i Scalenghe 2009).



Rys. 35. Zależność między suchą masą części nadziemnych (SMCZN) a dobowym poborem wody (DPW) z całej kolumny oraz długością korzeni (DK) w połowie kolumny glebowej i wodą pobraną przez te korzenie w ciągu doby z połowy kolumny glebowej (DPW')

Fig. 35. Relations between dry mass of shoots (SM), and the daily water uptake (DPW) from whole soil column and root length (DK) in half of soil column and water uptake by these roots (DPW') from half of soil column

Całkowita długość korzeni lub długość korzeni w jednostce objętości gleby (wielkości proporcjonalne w kolumnach glebowych) są jednymi z ważniejszych czynników determinujących pobór wody przez rośliny. Warto pamiętać, że w modelowaniu poboru wody przez rośliny przyjmuje się, że jest on w znacznym stopniu proporcjonalny do długości korzeni (Zhuang i in. 2001). W badaniach własnych, w warunkach znacznej heterogeniczności zagęszczenia i zawartości składników mineralnych, zaobserwowane relacje wiążące dobowy pobór wody i długość korzeni (rys. 35) okazały się istotne statystycznie ($p < 0,01$).

Mimo złożonych relacji między wilgotnością gleby a właściwościami ośrodka glebowego, takimi jak przewodnictwo wodne i opór mechaniczny, badania przeprowadzone przez Janika (2005) wskazują na proporcjonalną zależność, między poborem wody przez kukurydzę a wilgotnością w zakresie 4-14% v/v. Wskazuje to na możliwość wykorzystania relacji obserwowanych w badaniach własnych w szerokim zakresie wilgotności gleby.

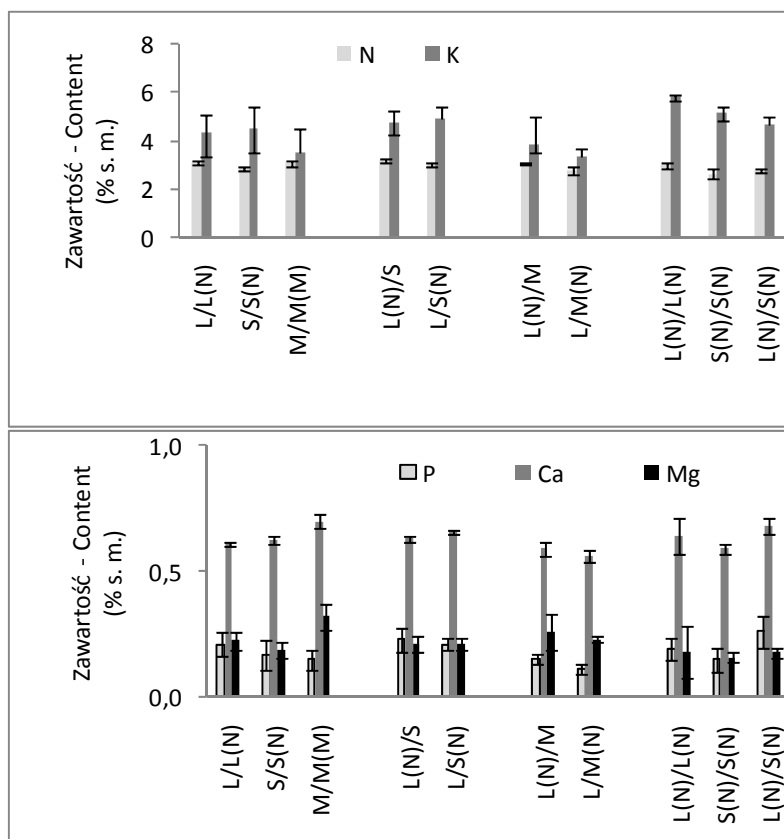
4.7. Zawartość makroelementów w częściach nadziemnych i korzeniach roślin

Szybkość wzrostu roślin jest w znacznej mierze uzależniona od intensywności pobierania składników mineralnych i ich dostępności w glebie (Girin i in. 2010). W pewnym stopniu rośliny są zaopatrzone w składniki pokarmowe we wczesnych stadiach wzrostu. Zawartość fosforu w nasionach niezależnie kukurydzę od dostępności tego składnika w glebie do stadium 2 liści, do wytworzenia trzeciego liścia pierwiastek pobierany jest z gleby (Bandurska 2007).

Jednym z czynników modyfikujących pobór składników mineralnych jest gradient stężenia jonów między roztworem glebowym a powierzchnią korzeni. Ze wzrostem tego gradientu zmienia się dyfuzyjny strumień składników mineralnych. Gradient stężenia jonów między glebą a korzeniem był różny w badanych obiektach. Najwyższy w obiektach ze zlokalizowanym nawożeniem w nawożonej połowie kolumny glebowej, niższy w obiektach równomiernie nawożonych i najniższy w nienawożonej połowie obiektów ze zlokalizowanym nawożeniem. Uzyskane wyniki wskazują, że zwiększona różnica stężeń składników mineralnych między glebą a częścią systemu korzeniowego w obiektach z nawożeniem połowy kolumny w mniejszym stopniu warunkowała zwiększony pobór składników mineralnych, niż ich zwiększona dostępność dla całego systemu korzeniowego w obiektach z równomiernym nawożeniem. Efekt ten można zaobserwować dla potasu, którego zawartość w suchej masie części nadziemnych była istotnie wyższa ($p > 0,05$) w obiektach L(N)/L/(N) i S(N)/S(N) niż L/L(N) i S/S(N) (rys. 36). Pewne zróżnicowanie w zawartości składników mineralnych w częściach nadziemnych roślin stwierdzono także dla fosforu. Maksymalną zawartość tego składnika wynoszącą 0,26% s. m. stwierdzono w obiektach z równomiernym nawożeniem a najmniejszą w obiektach z nawożeniem gleby mocno zagęszczonej (L/M(N) i S/M(N)) na średnim poziomie 0,13% s. m., co wskazuje na stan niedożywienia roślin tym składnikiem (Grzebisz 2008). Mniejsza zawartość P w obiektach z glebą mocno zagęszczoną miała związek z wolniejszym wzrostem korzeni w glebie mocno zagęszczonej, w poszukiwaniu nowych zasobów P po wyczerpywaniu zasobów fosforu w otoczeniu korzeni. Niska zawartość fosforu w liściach roślin z obiektów L/M(N) i S/M(N) może świadczyć o niedoborach tego pierwiastka lub być wynikiem intensywniejszego wzrostu korzeni w glebie luźnej lub średnio zagęszczonej nienawożonej o niskiej zawartości fosforu i słabego przerastania gleby nawożonej mocno zagęszczonej. W doświadczeniu prowadzonym przez Mollier'a i Pellerin'a (1999) koncentracja fosforu w liściach kukurydzy była na podobnym poziomie po 3 dniach od przeniesienia kukurydzy z roztworu kontrolnego do roztworu bez fosforu.

Stosowanie fosforu oraz amonowej formy azotu jest zalecaną praktyką i sprzyja pobieraniu fosforu przez kukurydzę we wczesnych fazach wzrostu (Kaniuczak i Pruszyński 2009). Mimo to analiza składu pierwiastkowego wykazała niższą niż optymalna zawartość niektórych pierwiastków w częściach nadziemnych roślin. Wynikało to częściowo z pominięcia drugiej dawki nawożenia w stadium 6-8 liścia z powodu ograniczonego czasu trwania doświadczenia, determinowanego ograniczoną wielkością kolumn glebowych. W dłuższym doświadczeniu korzenie kumulowałyby się w warstwie 30-45cm, zakłócając analizy rozkładu długości korzeni i poboru wody z głębokością. Zróżnicowanie zawartości składników mineralnych może wynikać także ze zróżnicowanego tempa wzrostu roślin i zróżnicowanej długości korzeni w glebie nawożonej. W warunkach sprzyjających szyb-

kiemu wzrostowi części nadziemnych roślin zaopatrzenie w składniki pokarmowe może być niewystarczające. Wilgotność gleby utrzymywana, w trakcie badań własnych, na stałym korzystnym poziomie może zwiększyć tempo poboru składników mineralnych z gleby, w porównaniu do warunków panujących w polu uprawnym. Podobną do stwierdzonych w badaniach własnych, niższą od optymalnej zawartość fosforu w liściach kukurydzy, mimo stosowania zalecanych dawek nawozów, podają Skowrońska i Filipek (2009).



Rys. 36. Zawartość składników mineralnych w suchej masie części nadziemnych roślin. Objaśnienia jak na rysunku 5

Fig. 36. Content of nutrients in dry mass of plant shoots. Explanations as in Figure 5

Chassot i in (2001) w przeprowadzonych w badaniach polowych z kukurydzą stwierdzili brak istotnych różnic w zawartości azotu w kukurydzy z pewnym zróżnicowaniem zawartości fosforu. Zawartości N i P w tych badaniach były uza-

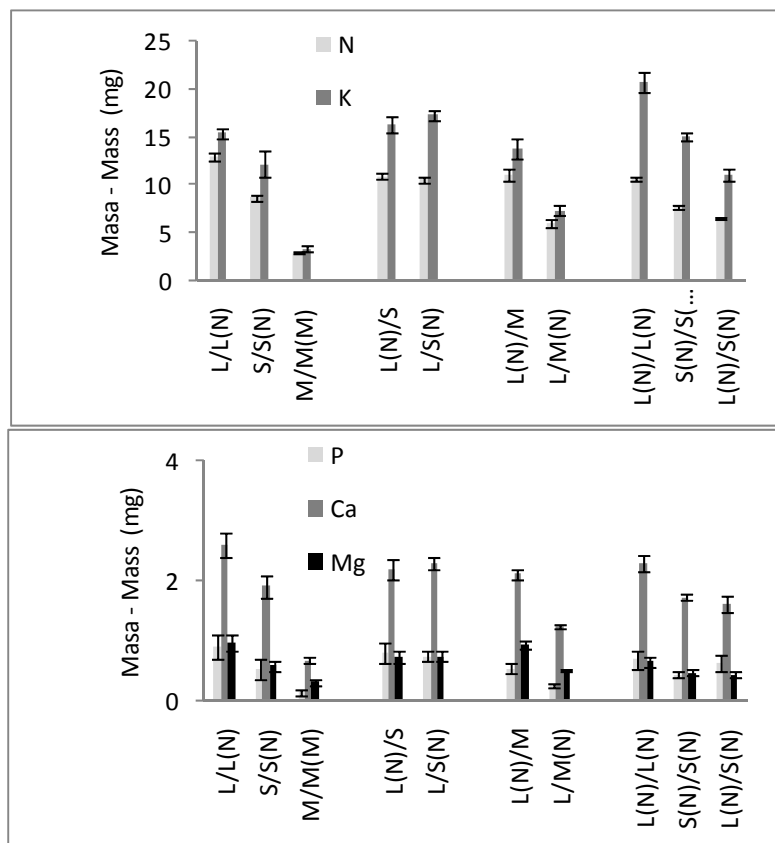
leżnione w większym stopniu od warunków meteorologicznych w danym roku niż od właściwości gleby. Spadek koncentracji N, P, K w fazie kwitnienia pszenicy oraz spadek poboru tych składników z gleby ze wzrostem gęstości gleby z 1,37 do 1,72 Mg m⁻³ o odpowiednio 26; 54 i 28%, Ahmad in. (2009) przypisali ograniczonej eksploracji gleby zagęszczonej przez korzenie.

Wyniki badań polowych dotyczących wpływu sposobu nawożenia na zawartość składników mineralnych w liściach kukurydzy, prowadzone przez Stanisławską-Głubiak i Korzeniowską (2010), wykazały niewielkie zróżnicowanie zawartości składników mineralnych w liściach. Zmniejszenie dawki do 2/3 i 1/2 w nawożeniu rzędownym nie powodowało istotnych zmian w plonie i zawartości P, K, Mg w porównaniu do pełnej zlokalizowanej dawki. Autorki wskazują, że brak korzystnego wpływu nawożenia zlokalizowanego może być skutkiem względnie dobrej zasobności gleby, na której prowadzone były doświadczenia, przed nawożeniem. Mogło to skutkować brakiem stymulacji systemu korzeniowego do wzrostu w glebie nawożonej, na skutek niewystarczającego zróżnicowania stężenia składników mineralnych w obrębie systemu korzeniowego.

Pobór składników mineralnych z gleby został określony na podstawie masy składników mineralnych w biomasie roślin. Ilość składników mineralnych pobranych z gleby była znacznie bardziej zróżnicowana niż ich zawartość w tkankach roślin, co wynika z dużych różnic w biomasie roślin (rys. 5).

Największa ilość azotu w liściach pochodzących z obiektów z nawożeniem zlokalizowanym w części kolumny z glebą luźną (L/L(N), L(N)/S i L(N)/M) wskazuje, że dostarczone w nawożeniu: azot azotanowy i amonowy zostały wykorzystane w największym stopniu w tych obiektach (rys. 37). Jest o tyle ważne, że azot azotanowy jest bardzo mobilnym składnikiem pokarmowym, który ulega łatwemu wypłukiwaniu poniżej zasięgu korzeni stwarzając zagrożenie dla czystości wód powierzchniowych i podziemnych.

Suma mas azotu, fosforu i potasu w liściach pochodzących z obiektów o tej samej gęstości gleby z nawożeniem w jednej części kolumny glebowej (L/L(N), S/S(N) i M/M(N)) wskazuje, że dostarczone z nawożeniem składniki mineralne zostały wykorzystane w największym stopniu w obiektach z glebą luźną L/L(N). W obiektach o zróżnicowanej gęstości gleby w kolumnach glebowych masa N, P, K w liściach pochodzących z poszczególnych kolumn glebowych wskazuje, że składniki mineralne w największym stopniu zostały wykorzystane w obiekcie z glebą luźną i średnio zagęszczoną z nawożeniem po stronie zagęszczonej (L/S(N)). Ilość składników mineralnych w liściach roślin z obiektu M/M(N) była około dwukrotnie mniejsza niż w obiekcie, w którym gleba w części kolumny glebowej była luźna – L/M(N).

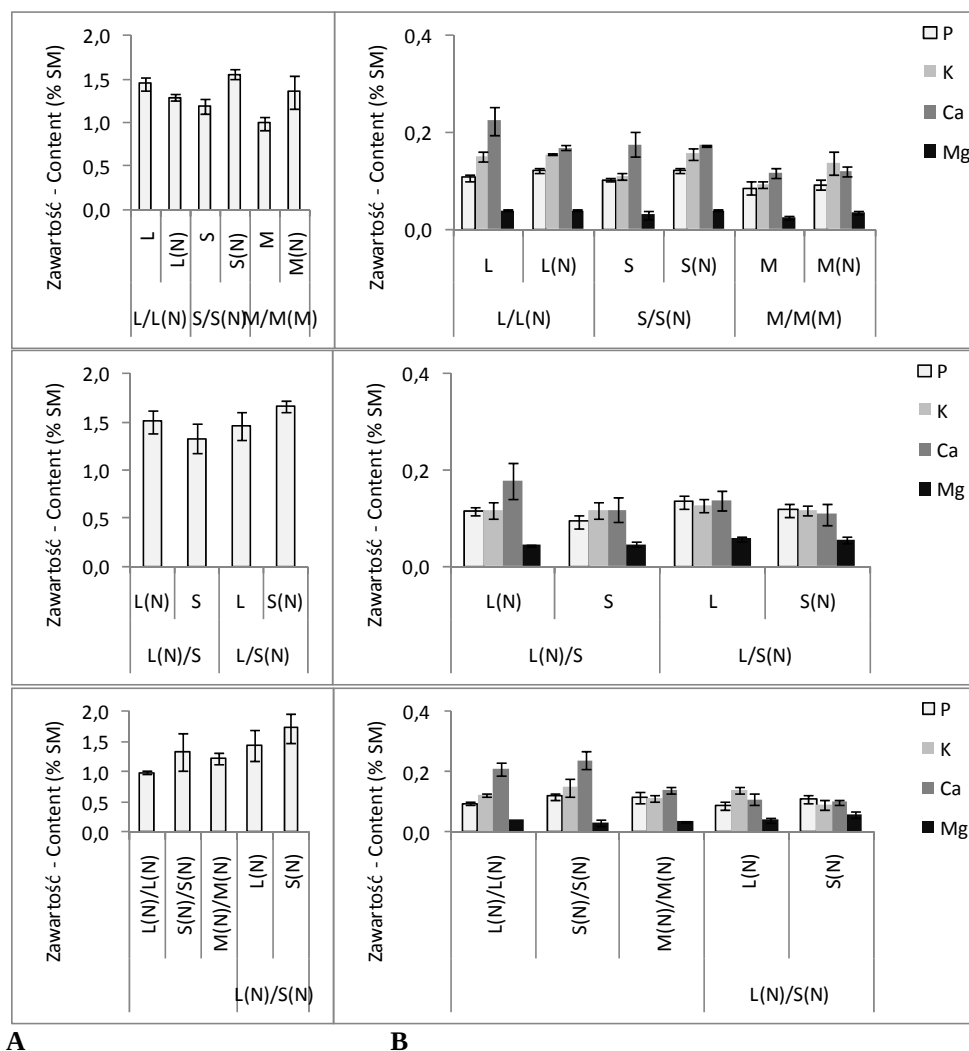


Rys. 37. Masa składników mineralnych w częściach nadziemnych jednej rośliny. Objasnienia jak na rysunku 5

Fig. 37. Nutrients mass in one plant shoots. Explanations as in Figure 5

Podobne do obserwowanego w badaniach własnych (rys. 36 i 38) zróżnicowanie zawartości K w liściach i korzeniach określili Kruczek i Sulewska (2005) w badaniu wpływu sposobu stosowania azotu na gromadzenie składników mineralnych przez kukurydzę. Potas to składnik charakteryzujący się dużą ruchliwością w roślinach (Bandurska 2007), a różnice na tym poziomie są typowe.

W obiektach, w których nawożona była tylko połowa kolumny glebowej, stwierdzono podwyższoną zawartość azotu w części systemu korzeniowego wrażliwego w glebie nawożonej najprawdopodobniej na skutek większego udziału korzeni młodych w nawożonej połowie kolumny glebowej. Pozostałe składniki mineralne wykazywały ogólny spadek wartości ze wzrostem stopnia zagęszczenia.



Rys. 38. Zawartość azotu (A) i fosforu, potasu, wapnia i magnezu (B) w suchej masie korzeni (przykładowe wyniki). Objasnienia jak na rysunku 5

Fig. 38. Content of nitrogen (A) and phosphorous, potassium, calcium and magnesium (B) in dry mass of roots (selected examples are presented). Explanations as in Figure 5

Zbliżone do obserwowanych w badaniach własnych różnice w stężeniu N i P między częściami nadziemnymi a średnią zawartością tych pierwiastków w korzeniach stwierdzili Skowrońska i Filipek (2009) dla kukurydzy uprawianej na glebie bardzo zasobnej w potas i nawożonej tylko azotem i fosforem.

Jednym z czynników modyfikujących pobór składników mineralnych i wody przez korzenie z gleby o znacznym oporze mechanicznym może być spadek potencjału osmotycznego. Wolniejszy wzrost korzeni w tych obiektach może skutkować akumulacją składników mineralnych w soku komórkowym (Bengough i in. 1997). Zmiany stężenia składników mineralnych w korzeniach mogą podlegać zmianom w czasie godzin lub dni na skutek regulacji poboru tych składników przez roślinę (Engels i in. 2000). Wyniki badań własnych zilustrowane na rysunku 15 wskazują, że zawartość składników mineralnych w roślinie mogła być także modyfikowana udziałem długości korzeni w poszczególnych warstwach profilu glebowego (rys. 15). Zmiany długości korzeni w warstwach o różnej zasobności w składniki mineralne, w tym przede wszystkim w glebie nawożonej, wpływały na pobór składników mineralnych a przez to na ich koncentrację w korzeniach.

Według Girin i in. (2010) azot w formie azotanowej jest nośnikiem informacji, a pobór tego składnika zależy od dostępności w glebie i zawartości azotu w roślinie. Doświadczenia na roślinach z podzielonym systemem korzeniowym wskazują, że zwiększona dostępność azotu azotanowego w części systemu korzeniowego wywołuje zmniejszony pobór tego jonu przez korzenie znajdujące się w glebie ubogiej w NO_3^- . Może to wyjaśniać, zaobserwowane w badaniach własnych, różnice w zawartości azotu w wydzielonych częściach systemu korzeniowego rosnącego w glebie nawożonej i nienawożonej (rys. 38 A).

Zróznicowanie ilości składników mineralnych pobranych z gleby i znajdujących się w biomasie korzeni było uzależnione od stanu zagęszczenia gleby. Efekt ten jest widoczny na przykładzie stopniowego spadku masy składników mineralnych w obiektach z równomiernym zagęszczeniem i zlokalizowanym nawożeniem L/L(N), S/S(N), M/M(N). Masa składników mineralnych w częściach nienawożonych i nawożonych malała ze wzrostem zagęszczenia wierzchniej warstwy gleby (rys. 39).

Wyniki Yan i in. (2011) wskazują, że kukurydza kompensuje niedobory azotu w większym stopniu przez stymulację wzrostu korzeni bocznych niż przez zmiany aktywności korzeni. Autorzy ci stwierdzili, że pobór NO_3^- przez korzeń główny i korzenie boczne jest na zbliżonym, nieróżniącym się statystycznie poziomie. Potwierdzają to wyniki badań własnych, wskazujące na większą biomasę korzeni w części nawożonej niż nienawożonej (rys. 14), przy jednoczesnym braku istotnych różnic w jednostkowym poborze wody przez korzenie rosnące w glebie o różnej zawartości NO_3^- (rys. 34). Zgodny z obserwacjami Yan i in. (2011) jest także większy udział korzeni cienkich (rys. 16) w glebie nawożonej, co wskazuje pośrednio na większy udział korzeni bocznych w tej glebie. Sposób regulacji po-

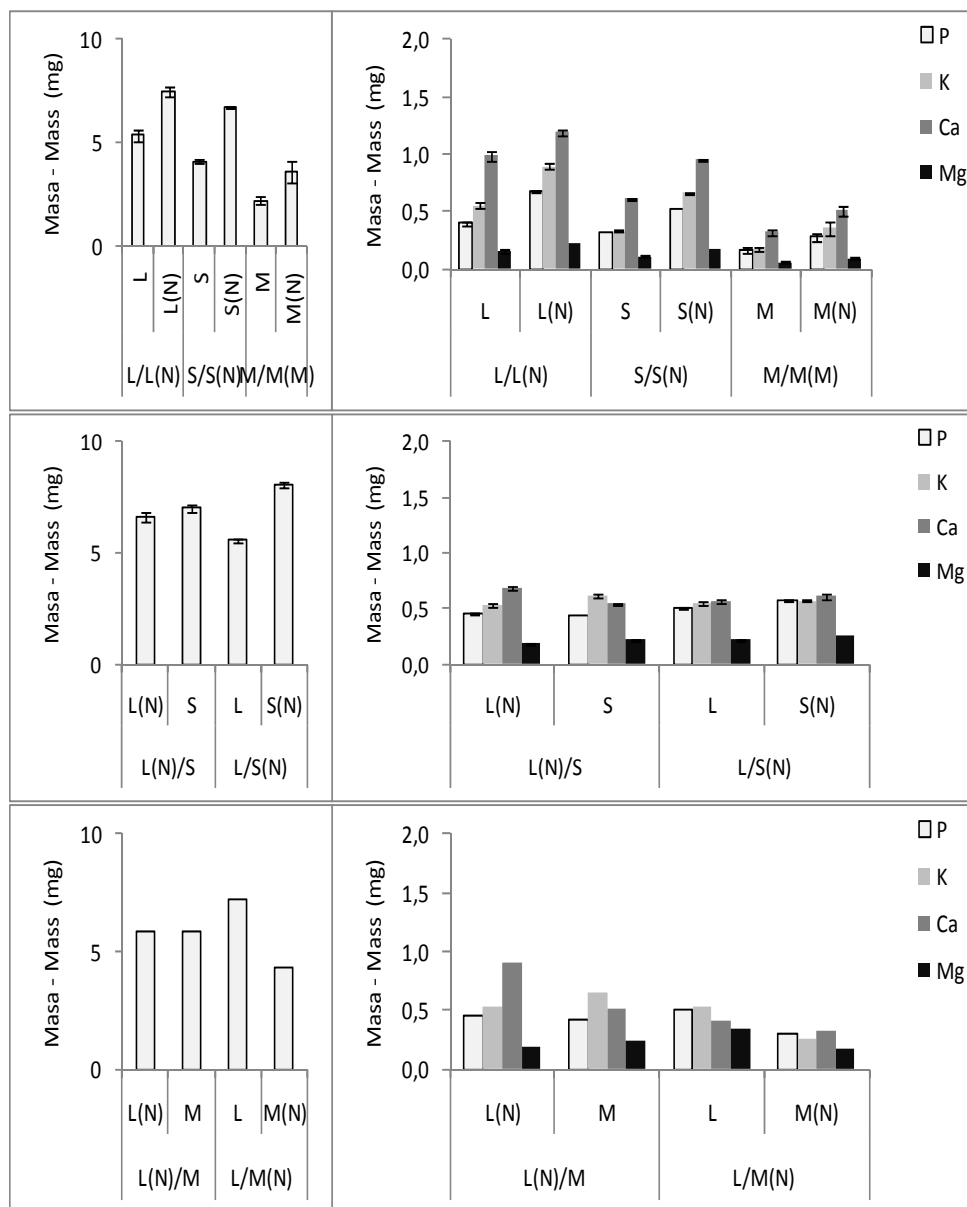
boru azotu z gleby przez wzrost korzeni bocznych nadaje ważne znaczenie aplikacji azotu, który powinien być dostępny w glebie o właściwościach nieograniczających wzrostu korzeni.

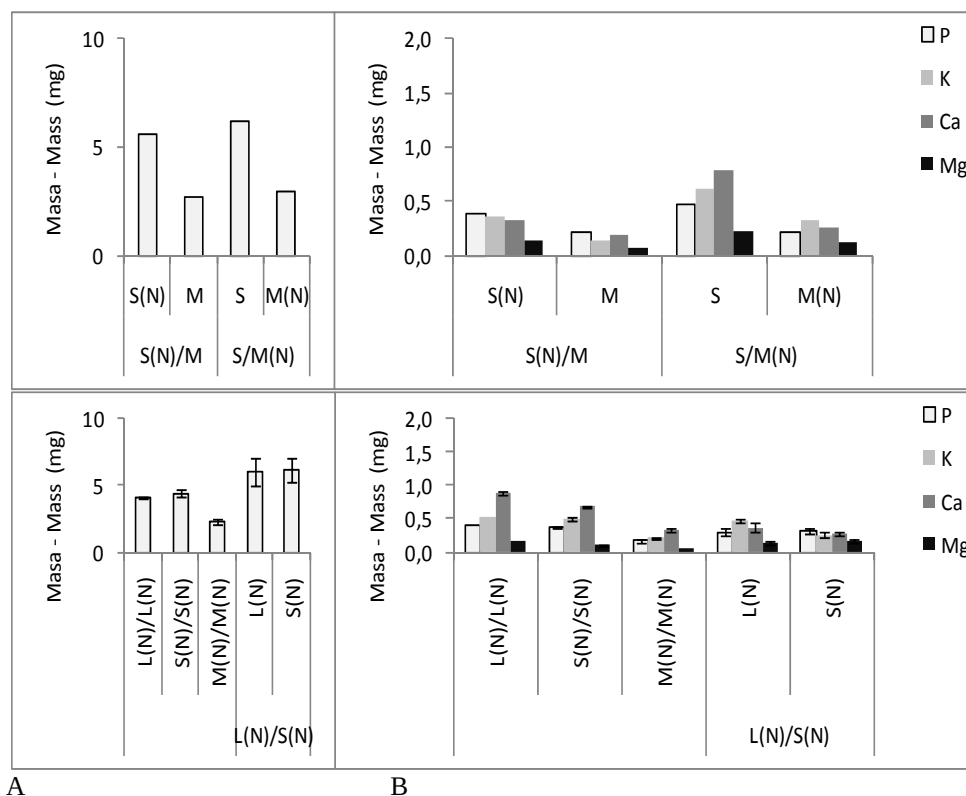
Masa potasu pobranego przez wydzielone części systemu korzeniowego z obiektów z równomiernym zagęszczeniem i zlokalizowanym nawożeniem (L/L(N), S/S(N) i M/M(N)) z części nawożonej była o 60% wyższa niż z nienawożonej w obiekcie z glebą luźną i o około 100% wyższa w obiektach z glebą średnio i mocno zagęszczoną. Zmiany w pobieraniu potasu przez pszenicę jara, w zależności od zasobności warstw gleby, analizowane były przez Kuhlmann'a (1990) w eksperymencie polowym. Dwukrotne zwiększenie zasobności wierzchniej warstwy gleby w potas skutkowało zmniejszeniem pobierania potasu z niewzbogaconych warstw podglebia z 65 do 21%. Mimo odmiennego rozmieszczenia składników mineralnych w porównywanych doświadczeniach: zlokalizowane nawożenie w badaniach własnych oraz nawożenie wierzchniej warstwy gleby i podglebia w badaniach Kuhlmann'a, (1990) wyniki obu eksperymentów wskazują na zwiększone pobieranie składników mineralnych z gleby nawożonej.

Spadek ilości składników mineralnych w korzeniach ze wzrostem zagęszczenia obserwowany dla jęczmienia przez Bingham i in. (2010) jest zgodny z ogólnymi trendami obserwowanymi w badaniach własnych (rys. 39). Badania tych autorów nie wykazały jednak związku między zawartością azotu w glebie a ilością składników mineralnych w tkankach korzenia.

Zmiany długości korzeni w wydzielonych pionową przegrodą częściach kolumny glebowej, wynikające ze zróżnicowanego zagęszczenia i zasobności w składniki mineralne, posłużyły do określenia zmian zawartości N, P, K, Mg, Ca w korzeniach ze zmianą ich długości i masy. Analiza ta jest o tyle trudna w interpretacji, że korzystne warunki glebowe mogą sprzyjać szybkiemu wzrostowi całej rośliny, w tym i korzeniom. W takich warunkach mimo znacznej koncentracji składników mineralnych w glebie może nastąpić zmniejszenie ich stężenia w tkankach rośliny w rezultacie szybkiego przyrostu biomasy roślin (Grzebisz, 2008). Dla wszystkich składników mineralnych występują pozytywne zależności między masą składnika w korzeniu a masą lub długością korzeni (rys. 40). Najwyższe wartości współczynnika korelacji stwierdzono między ilością potasu w korzeniach a suchą masą korzeni. Względnie niska wartość współczynnika korelacji stwierdzona między ilością tego pierwiastka w korzeniach a ich długością może wynikać np. z przyrostu długości cienkich korzeni w warunkach niedoboru tego pierwiastka. Dyfuzyjny mechanizm poboru tego pierwiastka z gleby i względnie równomierna efektywność poboru na całej długości korzeni pozwala na pobieranie tego pierwiastka przez korzenie grubsze, które w znacznym stopniu determinują masę korzeni biorącą udział

w poborze K. Pozostałe makroskładniki pobierane są szczególnie efektywnie w strefie merystematycznej (Ca, Mg) lub włóśnikowej (P) (Bandurska 2007, Grzebisz 2008).

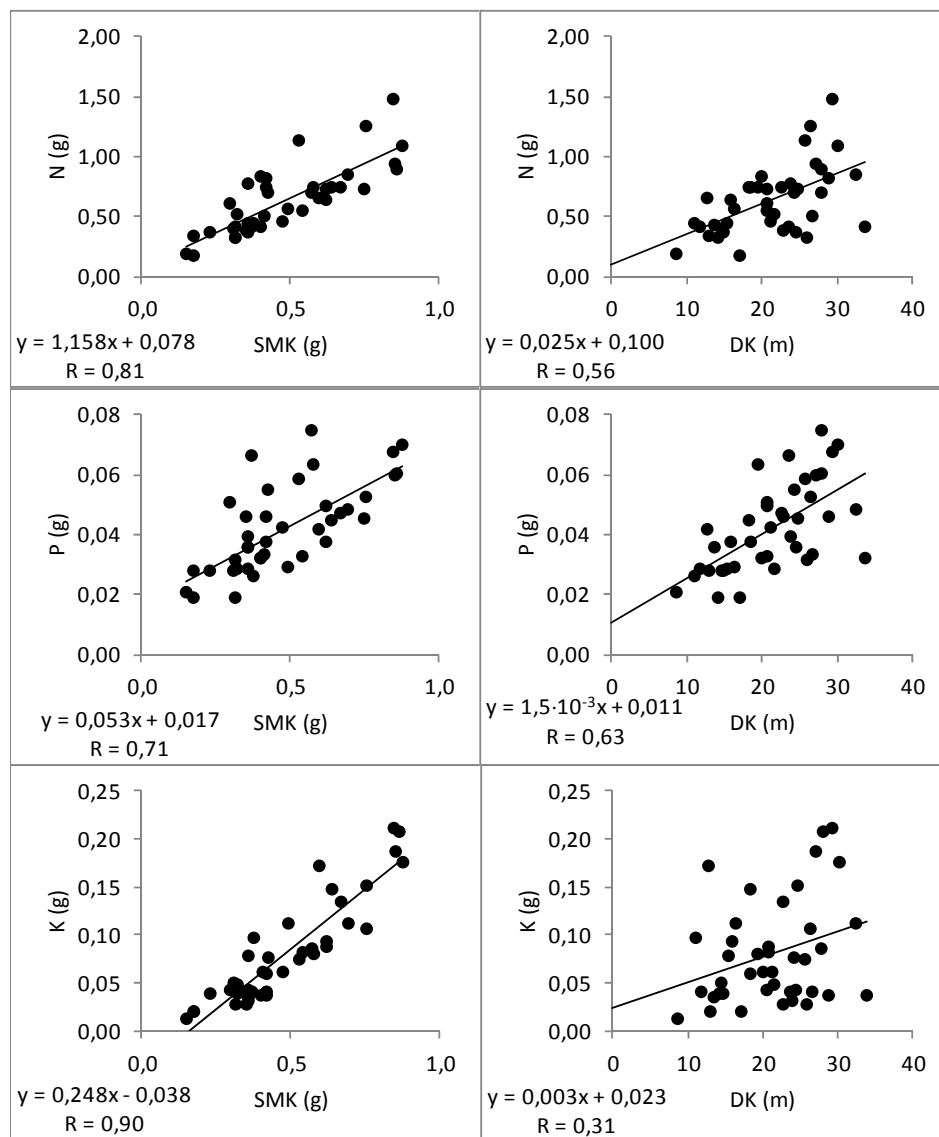


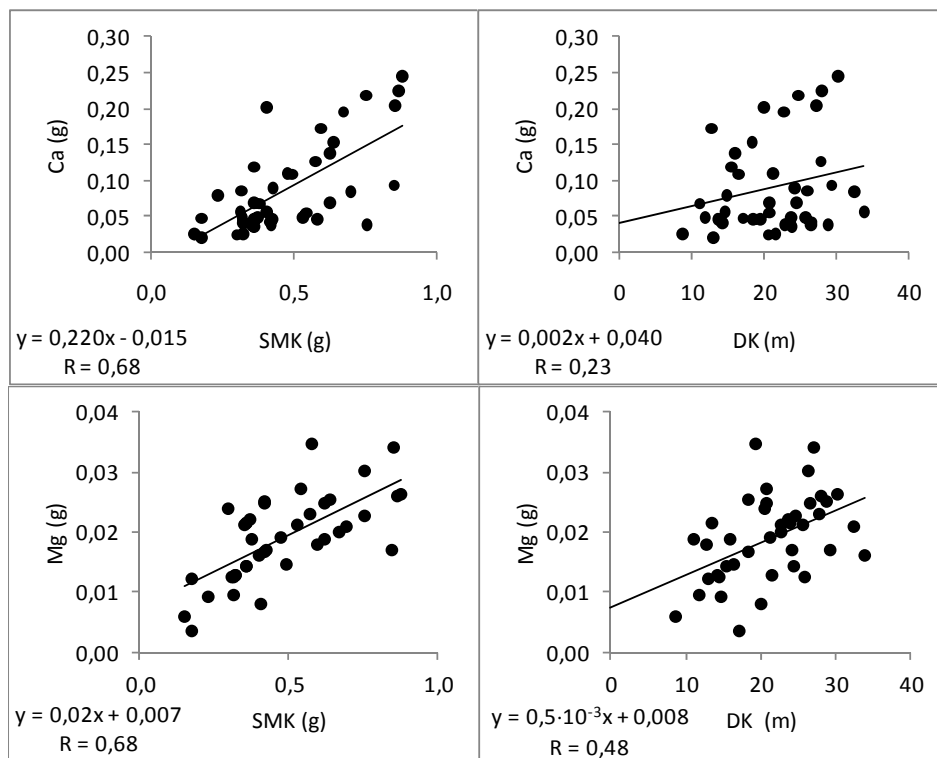


Rys. 39. Masa azotu (A), fosforu, potasu, wapnia i magnezu (B) w wydzielonych częściach systemu korzeniowego jednej rośliny (przykładowe wyniki). Objaśnienia jak na rysunku 5

Fig. 39. Mass of nitrogen (A), phosphorous, potassium, calcium and magnesium (B) in parts of one plant root system (selected examples are presented). Explanations as in Figure 5

Ilość pobranych składników mineralnych jest uzależniona od mobilności jonów w glebie. Ilość jonów silniej absorbowanych przez glebę ulega szybszemu wyczerpaniu w bezpośrednim otoczeniu korzeni. W doświadczeniu z glebą piaszczystą w okresie 3 dni stężenie fosforanów, cechujących się małą mobilnością, spadło 26-krotnie w odległości od 0,8 (średnia długość włóśników) do 1,5 mm od powierzchni korzeni kukurydzy (Hendriks i in. 1981). Szybkie wyczerpywanie fosforanów w bezpośredniej odległości od korzeni przyczynia się do powstania zależności między pobieraniem fosforu a długością korzeni. Zależność taka została zaobserwowana także w badaniach własnych i potwierdzona wysoką korelacją między ilością pobranego P a długością korzeni (rys. 40).





Rys. 40. Zależność między zawartością N, P, K, Mg, Ca w korzeniach a suchą masą (SMK) i długością korzeni (DK)

Fig. 40. Relations between N, P, K, Mg, Ca mass in roots and dry mass and length of the roots

Analiza relacji między dobowym poborem wody przez korzenie a zawartością i masą składników mineralnych w liściach kukurydzy, prezentowana na rysunku 41, wskazuje na ważną rolę potasu w gospodarce wodnej roślin poprzez wpływ na poziom transpiracji, regulowany stopniem otwarcia aparatów szparkowych. Ze wzrostem stężenia potasu w komórkach szparkowych zwiększa się ich turgor i aparaty szparkowe ulegają otwarciu, zwiększając transpirację. Stosunkowo niski współczynnik korelacji między DPW a masą składników mineralnych w korzeniach jest po części wynikiem heterogeniczności ośrodka glebowego. Mimo znacznej złożoności procesów związanych z poborem składników mineralnych z gleby, w warunkach optymalnej lub zbliżonej do optymalnej wilgotności gleby, Novak i Vidovic (2003) stwierdzili, że pobór N, P, K przez kukurydzę może być dość dobrze opisany jako liniowa funkcja transpiracji. Korzystne warunki wodne w czasie trwania własnego doświadczenia fitotronowego sprzyjały poborowi K i P

z wodą glebową, co potwierdzają istotne relacje stwierdzone między masą i koncentracją P oraz K w częściach nadziemnych roślin a DPW. W badaniach nad relacją między masą N w korzeniach a poborem wody z kolumn o stałej zawartości N, niezmieniającej się z głębokością, Shi i Zuo (2009) zaobserwowali liniową zależność między poborem N, a DPW. Nie zostało to jednak potwierdzone w badaniach własnych, najprawdopodobniej na skutek znacznej heterogeniczności w rozmieszczeniu N między wydzielonymi połowami kolumn glebowych.

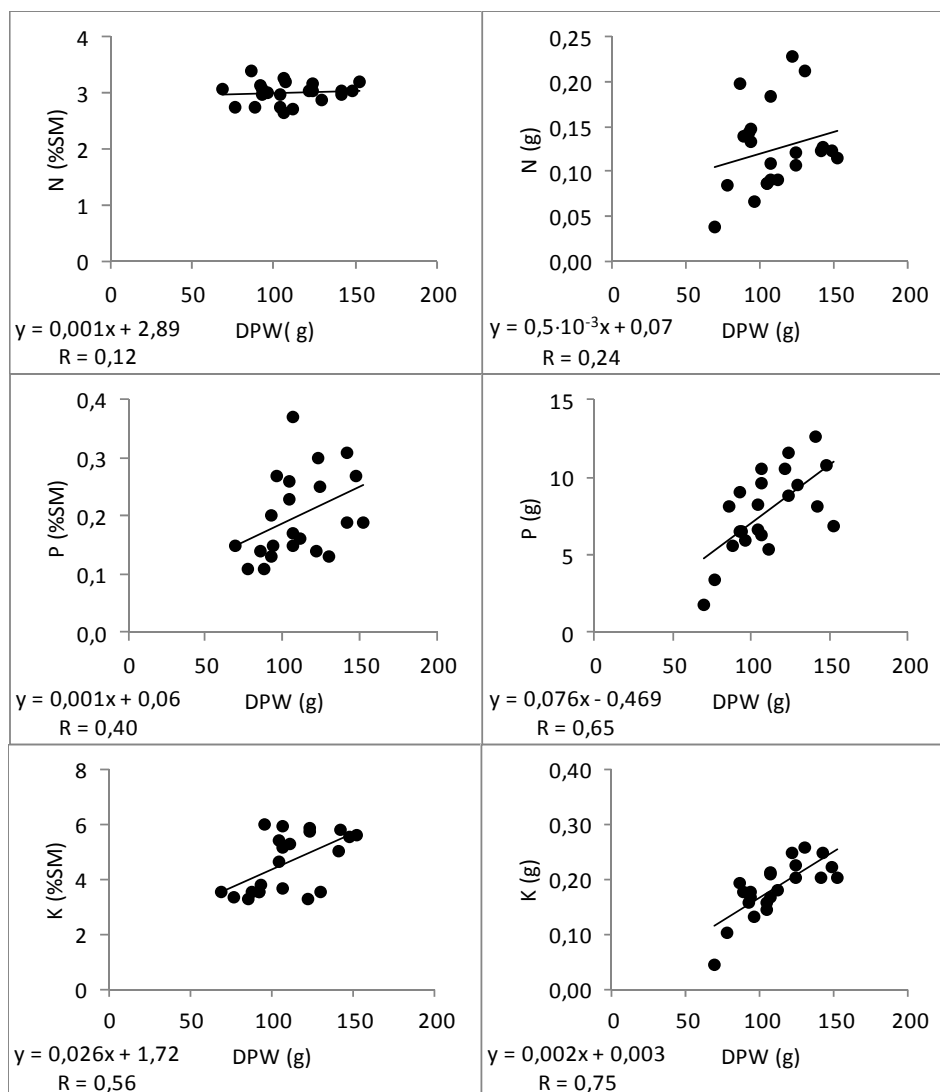
Pobór wody i składników mineralnych są wzajemnie powiązane. Zwiększona koncentracja składników mineralnych pobranych z gleby wywołuje gradient potencjału skutkujący przepływem wody do korzeni (parcie korzeniowe). Obniżenie stężenia jonów w strumieniu soku komórkowego wpływa także na zmniejszenie poboru wody przez roślinę (Atwell 1999).

Istnieje wiele doniesień o wpływie zawartości fosforu w glebie a wzrostem korzeni (Atwell 1999, Bandurska 2007, Grzebisz 2009). Mollier i Pellerin (1999) poddali analizie relacje między zawartością fosforu w biomasie korzeni a ich masą lub długością, z uwzględnieniem zawartości fosforu w glebie. W badaniach własnych zawartość fosforu w korzeniach nie wykazywała istotnej zależności z całkowitą długością korzeni (dane niepokazane) ani długością korzeni w wierzchniej nawożonej warstwie gleby (rys. 42). Stwierdzono natomiast występowanie istotnej relacji między zawartością fosforu w korzeniach a udziałem masy korzeni w wierzchniej warstwie gleby, w stosunku do całkowitej masy korzeni w poszczególnych obiektach. Podobna zależność między zawartością P w SMK a udziałem długości korzeni w wierzchniej warstwie gleby, w stosunku do całej długości korzeni, charakteryzowała się wyższym współczynnikiem korelacji. Obserwacja ta wydaje się potwierdzać wpływ fosforu w nawożonych wierzchnich warstwach gleby na przyrost długości korzeni w tych warstwach.

Zawartość składników mineralnych w liściach roślin pochodzących z poszczególnych obiektów o zróżnicowanej gęstości gleby wskazuje, że składniki te w największym stopniu zostały wykorzystane w obiekcie z glebą luźną i średnio zagęszczoną z nawożeniem po stronie zagęszczonej (L/S(N)). Zawartość składników mineralnych w liściach pochodzących z obiektu L/S(N) była wyższa niż w obiektach L/L(N) i S/S(N). Natomiast ilość składników mineralnych w liściach roślin z obiektu M/M(N) była około dwukrotnie mniejsza niż z obiektów, w których gleba w części kolumny glebowej była luźna (L/M(N) i L(N)/M).

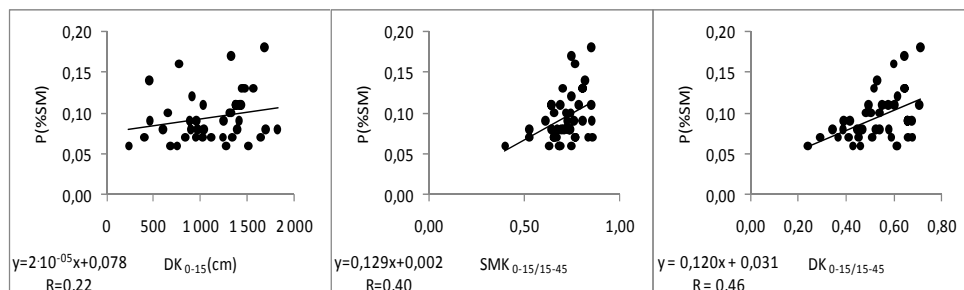
Zawartość składników mineralnych w częściach systemu korzeniowego jednej rośliny była modyfikowana nawożeniem i była na ogół wyższa w części systemu korzeniowego pochodzącego z gleby nawożonej. Wyjątkiem były obiekty z glebą

mocno zagęszczoną L/M(N) i S/M(N), w których zawartość składników mineralnych była wyższa w części systemu korzeniowego pochodzącego z gleby nienawożonej.



Rys. 41. Zależność między zawartością i masą N, P, K w częściach nadziemnych a dobowym poborem wody (DPW)

Fig. 41. Relations between concentration and amount of N, P, K in plant upper parts and daily water uptake (DPW)



Rys. 42. Zależność między zawartością fosforu w suchej masie korzeni $P(\%SM)$ a długością korzeni w warstwie 0-15 cm (DK_{0-15}), ilorazem suchej masy korzeni z głębokości powyżej i poniżej 15 cm ($SMK_{0-15/15-45}$) oraz ilorazem długości korzeni z głębokości powyżej i poniżej 15 cm ($DK_{0-15/15-45}$)

Fig. 42. Relations between phosphorous content in root dry mass $P(\%SM)$ and root length in 0-15 cm layer (DK_{0-15}) quotient of root dry mass below and above 15 cm depth ($SMK_{0-15/15-45}$), and quotient of root length below and above 15cm depth ($DK_{0-15/15-45}$)

4.8. Kompensacyjny wzrost i pobór wody

Zjawisko kompensacyjnego wzrostu korzeni obserwujemy, gdy wzrost korzeni ograniczony przez czynniki zewnętrzne, jest kompensowany intensywniejszym przyrostem długości lub biomasy części systemu korzeniowego znajdującej się w glebie o korzystniejszych warunkach. Analogicznie kompensacyjny pobór wody obserwujemy, gdy roślina transpiruje na poziomie transpiracji potencjalnej lub zbliżonym to tego poziomu w warunkach niedoborów wody w glebie dzięki poborowi wody z np. głębszych wilgotniejszych warstw gleby, w mniejszym stopniu przerośniętych przez korzenie (Lipiec i in. 2011).

W prezentowanych badaniach własnych dwa czynniki mogły przyczyniać się do kompensacyjnego wzrostu i poboru wody przez korzenie. Te czynniki to: zróżnicowany opór mechaniczny osiągający wartości krytyczne w obiektach z glebą mocno zagęszczoną i różna dostępność składników pokarmowych wynikająca ze zlokalizowanego nawożenia. Zjawisko kompensacyjnego wzrostu roślin można zaobserwować, porównując masę korzeni lub części nadziemnych roślin z obiektów z glebą równomiernie mocno zagęszczoną z obiektami, w których w połowie kolumny panowały korzystniejsze warunki dla wzrostu roślin (np. rys. 7 i 8). W obiektach tych wyraźnie widoczne jest zwiększenie biomasy części nadziemnych i korzeni oraz długości korzeni do poziomu zbliżonego do obiektów z glebą luźną i średnio zagęszczoną.

Innym efektem obserwowanym w obiektach z glebą równomiernie, mocno zagęszczoną jest kompensacyjny pobór wody z warstwy o mniejszym stopniu zagęszczenia (15-30 cm) w porównaniu do wierzchniej mocno zagęszczonej warstwy

gleby. Świadczy o tym ponad dwukrotny wzrost wartości JPW z głębokością do wartości maksymalnej na głębokości 15-30cm, najwyższej spośród wszystkich badanych obiektów wynoszącej $0,2 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$. Zdaniem wielu autorów (Kamakura i Furukawa 2009, Simunek i Hopmans 2009) kompensacyjny pobór wody jest reakcją roślin na niedobory wody w zasięgu znacznej części systemu korzeniowego. Wyniki uzyskane w badaniach własnych wskazują, że kompensacyjny pobór większej objętości wody przez korzenie z gleby o mniejszym stopniu zagęszczenia niż z gleby mocno zagęszczonej (rys. 32) był realizowany głównie poprzez intensywniejszy wzrost korzeni w glebie o korzystniejszych warunkach (rys. 15) niż przez zmianę wartości JPW (rys. 34). Wartości JPW osiągały podobną wartość dla korzeni z gleby o różnym stopniu zagęszczenia. Wnioski te wspierają wyniki uzyskane w kulturach hydroponicznych przez Yan i in. (2011). W badaniach tych autorzy ci wykazali, że efekty kompensacyjne korzeni kukurydzy realizowane są głównie przez intensywniejszy wzrost korzeni niż przez zmiany ich aktywności.

5. PODSUMOWANIE I WNIOSKI

Przeprowadzono badania mające określić nierozpoznaną dostatecznie reakcję kukurydzy na zróżnicowanie oporu mechanicznego gleby oraz dostępności wody i składników mineralnych w zasięgu systemu korzeniowego jednej rośliny. Czynnikiem modyfikującym dostępność składników pokarmowych było zlokalizowane zagęszczenie i nawożenie gleby. Wykorzystany w doświadczeniu system utrzymania potencjału i zużycia wody glebowej pozwolił na określenie poboru wody przez wydzielone części podzielonego systemu korzeniowego rosnące w różnych warunkach.

Na podstawie przeprowadzonych badań można sformułować następujące stwierdzenia i wnioski:

1. W analizowanym zakresie gęstości gleby, odpowiadającym glebie luźnej, średnio i mocno zagęszczonej, niezależnie od rozmieszczenia dawki składników mineralnych, wzrost zagęszczenia skutkował ogólnym spadkiem biomasy roślin. Pomiary biomasy części nadziemnych roślin wskazują, że w warunkach nierównomiernego zagęszczenia gleby korzystniejsze warunki dla przyrostu masy części nadziemnych roślin występowały, gdy składniki mineralne zlokalizowane były w glebie o mniejszej gęstości.
2. W obiektach z glebą równomiernie zagęszczoną zlokalizowane nawożenie wierzchniej warstwy skutkowało intensywniejszym wzrostem korzeni w glebie wzbogaconej w składniki mineralne. Efekt ten był najintensywniejszy w glebie luźnej i zmniejszał się ze wzrostem gęstości gleby.

3. Głównym czynnikiem ograniczającym pobór wody przez rośliny z gleby mocno zagęszczonej okazało się skrócenie długości korzeni wynikające z podwyższonego oporu penetracji. Negatywny wpływ mocnego zagęszczenia gleby utrzymywał się także w głębszych, luźniejszych warstwach gleby. Krótsze korzenie rosnące w glebie mocno zagęszczonej cechowały się większą efektywnością poboru wody w porównaniu do korzeni z gleby luźnej i średnio zagęszczonej. Jednak zwiększenie efektywności poboru wody nie kompensowało skrócenia korzeni wywołanego zwiększonym oporem penetracji gleby.

4. Zlokalizowane nawożenie wprowadzone do gleby mocno zagęszczonej było mniej efektywnie wykorzystane niż nawożenie gleby luźnej i mocno zagęszczonej, ale łagodziło skutki niekorzystnego wpływu mocnego zagęszczenia gleby na wzrost roślin. Stwierdzono zwiększenie całkowitej długości korzeni oraz udziału korzeni cienkich w nawożonej połowie kolumny z glebą mocno zagęszczoną, w porównaniu do korzeni z części nienawożonej. Nawożenie gleby zagęszczonej modyfikowało także rozmieszczenie długości korzeni z głębokością, czego przykładem są zamiany długości korzeni w obiekcie z glebą mocno zagęszczoną i zlokalizowanym nawożeniem, gdzie długość korzeni w glebie pod warstwą nawożoną była większa niż pod glebą nienawożoną.

5. Znaczny opór mechaniczny dla wzrostu korzeni w mocno zagęszczonej glebie wierzchniej warstwy w obiektach z nierównomiernym zagęszczeniem skutkowało intensywniejszym wzrostem korzeni w luźniejszej glebie pod warstwą zagęszczoną. Podobną zmianę rozmieszczenia korzeni z głębokością stwierdzono także w drugiej części podzielonego systemu korzeniowego tej samej rośliny znajdującego się w glebie mniej zagęszczonej. Wskazuje to na negatywne oddziaływanie mocnego zagęszczenia gleby na cały system korzeniowy rośliny, także na korzenie znajdującą się w glebie luźniejszej.

6. Wyniki analizy rozkładów długości korzeni w funkcji ich średnicy w obiektach z glebą równomiernie zagęszczoną i zlokalizowanym nawożeniem w jednej połowie kolumny glebowej wskazują, że decydujący wpływ na długość korzeni cienkich w glebie luźnej i średnio zagęszczonej odgrywa na ogół zagęszczenie gleby, a w glebie mocno zagęszczonej oba czynniki: zagęszczenie i dostępność składników mineralnych.

7. W kolumnach, których część powierzchni została mocno zagęszczona, obserwowano wyraźne skrócenie korzeni cienkich, zarówno w wierzchniej warstwie, w części mocno zagęszczonej jak i luźnej i średnio zagęszczonej a także w głębszych warstwach kolumny glebowej. Dodatkowo w tych obiektach rejestrowano zwiększony udział korzeni grubych, niezależnie od gęstości gleby. Wskazuje to na ogólną reakcję roślin na stres związany ze zwiększonym oporem

mechanicznym gleby występującym w zasięgu części systemu korzeniowego jednej rośliny. Zakres średnic, w którym obserwowano zmiany, wskazuje, że w obiektach z glebą zagęszczoną ograniczeniu podlega szybkość wzrostu lub wytwarzania korzeni bocznych.

8. Analiza długości korzeni w badanych obiektach pozwoliła stwierdzić, że szybszy wzrost korzeni pozwolił efektywniej pobierać składniki mineralne z obiektów równomiernie nawożonych (większa objętość gleby nawożonej) w porównaniu do obiektów ze zlokalizowanym nawożeniem (wyższe stężenie składników mineralnych).

9. Stwierdzone stosunkowo nieduże wartości współczynnika opisującego średnicę najdłuższej frakcji korzeni, w zestawieniu z dużymi wartościami jednostkowego poboru wody wskazują, że wypadkowe przewodnictwo radialne korzeni w dolnych warstwach gleby jest większe niż korzeni z warstw wyżej położonych.

10. Kompensacyjny, intensywniejszy pobór wody przez korzenie z gleby o mniejszym stopniu zagęszczenia był realizowany głównie poprzez preferencyjny wzrost korzeni w glebie o korzystniejszych warunkach niż przez zmianę objętości wody pobranej przez jednostkę długości korzeni.

11. Analiza ilości składników mineralnych (NPK) pobranych z gleby wskazuje, że zostały one w największym stopniu wykorzystane w obiekcie z glebą luźną i średnio zagęszczoną z nawożeniem gleby średnio zagęszczonej.

12. Stwierdzono występowanie istotnego związku między zawartością fosforu w korzeniach a udziałem korzeni w wierzchniej, wzbogaconej w fosfor warstwie gleby, co potwierdza pozytywny wpływ fosforu na przyrost długości korzeni.

13. Uzyskane wyniki potwierdzają potencjalny, korzystny wpływ zlokalizowanego nawożenia na możliwość ograniczenia zanieczyszczenia środowiska nawozami wypłukiwanymi poniżej zasięgu korzeni, poprzez stymulację wzrostu korzeni w glebie nawożonej i warstwach niżej położonych. Przeprowadzone badania wykazały, że wzrost i struktura systemu korzeniowego były uzależnione od zagęszczenia gleby oraz rozmieszczenia nawozów. Nierównomierne zagęszczenie gleby w obrębie systemu korzeniowego rośliny nawożonej rzędowo wpływało na pobieranie przez roślinę substancji mineralnych z gleby w sposób zależny od wzajemnego położenia obszaru nawożonego i zagęszczonego. Różnice w ilości pobranej wody przez korzenie z wydzielonych objętości gleby, położonych w tej samej odległości od rośliny sugerują, że użycie średniej wartości wskaźników takich jak długość korzeni w jednostce objętości gleby i średniej odległości między korzeniami dla niejednorodnych warunków w danej warstwie jest niewskazane.

6. PIŚMIENNICTWO

- Abu-Hamdeh N.H., 2003. Compaction and subsoiling effects on corn growth and soil bulk density. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 67, 1213-1219.
- Adamczyk J., Zagierski S., 2005. Nowe odmiany mieszańcowe kukurydzy hodowli roślin Smolice (w ofercie po 2000 roku). *Kukurydza rośliną przyszłości. Agro Serwis*, 97-99.
- Ahmad N., Hassan F.U., Belford R.K., 2009. Effect of soil compaction in the sub-humid cropping environment in Pakistan on uptake of NPK and grain yield in wheat (*Triticum aestivum*) I. Compaction. *Field Crops Research*, 110, 54-60.
- Alameda D., Anten N.P.R., Villar R., 2012. Soil compaction effects on growth and root traits of tobacco depend on light, water regime and mechanical stress. *Soil & Tillage Research*, 120, 121-129.
- Almeda D., Villar R., 2012. Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 79, 49-57.
- Amato M., Ritchie J.T., 2002. Spatial distribution of roots and water uptake of maize (*Zea Mays* L.) as affected by soil structure. *Crop Sci.*, 42, 773-780.
- Anghinoni I., Barber S.A., 1980. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. *Agron. J.*, 172, 655-668.
- Araki H., Iijima M., 2005. Stable isotope analysis of water extraction from subsoil in upland rice (*Oryza sativa* L.) as affected by drought and soil compaction. *Plant Soil*, 270, (1-2), 147-157.
- Atwell B.J., 1999. Gaining water and nutrients, root function. In *Plants in Action. Adaptation in Nature, Performance in Cultivation* (Eds B. J. Atwell, P. E. Kriedemann, C. G. N. Turnbull). Macmillan Education Australia Pty Ltd, Melbourne, Australia.
- Bandurska H., 2007. Odżywianie mineralne roślin. W: *Fizjologia roślin. Od teorii do nauk stosowanych*. (Ed. Kozłowska M.) PWRiL.
- Baran A., Pińczuk G., Zając T., Jasiewicz C., 2011. Wpływ odmiany i sposobu nawożenia na zawartość i nagromadzenie makroelementów w charakterystycznych fazach rozwojowych kukurydzy (*Zea mays*). *Acta Agrophysica*, 17(2), 255-265.
- Bécel C., Vercambre G., Pagès L., 2012. Soil penetration resistance, a suitable soil property to account for variations in root elongation and branching. *Plant Soil* 353, 169-180. DOI 10.1007/s11104-011-1020-7.
- Bengough A.G., 2011. Root Responses To Soil Physical Limitations. W: *Encyclopedia of Agrophysics*. Red. Gliński J., Horabik J., Lipiec J., 709-712.
- Bengough A.G., Croser C., Pritchard J., 1997. A biophysical analysis of root growth under mechanical stress. *Plant and Soil* 189, 155-164.
- Bengough, A.G., Mullins, C.E., 1990. Mechanical impedance to root-growth – a review of experimental-techniques and root-growth responses. *Journal of Soil Science* 41, 341-358.
- Bengough A.G., Young I.M., 1993. Root elongation of seedling peas through layered soil of different penetration resistances. *Plant and Soil*, 149, 129-139.
- Bingham I.J., Bengough A.G., 2003. Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength. *Plant and Soil*, 250, 273-282.
- Bingham I.J., Bengough A.G., Rees R.M. 2010., Soil compaction – N interactions in barley, Root growth and tissue composition. *Soil & Tillage Research*, 106, 241-246.

- Biondini M., 2008. Allometric scaling laws for water uptake by plant roots. *Journal of Teoretical Biology*, 251, 35-59.
- Blouin M., Barot S., Roumet C., 2007. A quick method to determine root biomass distribution in diameter classes. *Plant Soil*, 290, DOI 10.1007/s11104-006-9169-1, 371-381.
- Braim M.A., Chaney K., Hodgson D.R., 1992. Effects of simplified cultivation on the growth and yield of spring barley on a sandy loam soil. 1. Shoot growth and grain yield; response to nitrogen. *Soil Tillage Research*, 22, 159-171.
- Chassot A., Richner W., 2002. Root Characteristics and Phosphorus Uptake of Maize Seedlings in a Bilayered Soil *Agron. J.*, 94, 118-127.
- Chassot A., Stamp P., Richner W., 2001. Root distribution and morphology of maize seedlings as affected by tillage and fertilizer placement. *Plant and Soil*, 231, 1, 123-135.
- Chen X.P., Zhang F.S., Cui Z.L., Li F., Li J.L., 2010. Optimizing soil nitrogen supply in the root zone to improve maize management. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 74, 1367-1373.
- Clarkson D. 1985. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Ann Rev. Plant Physiol.*, 16, 77-155.
- Costa C., Dwyer L.M., Zhou X., Dutilleul P., Hamel C., Reid L.M., Smith D.L., 2002. Root development. Root morphology of contrasting maize genotypes. *Agron. J.*, 94, 96-101.
- Costa S.E.V.G.A., Souza E.D., Anghinoni I., Flores J.P.C., Vieira F.C.B., Martins A.P., Ferreira, E.V.O., 2010. Patterns in phosphorus and corn root distribution and yield in long-term tillage systems with fertilizer application. *Soil & Tillage Research*, 109, 41-49.
- Czyż E.A., 2005. Wpływ systemów uprawy roli na wybrane właściwości fizyczne gleby i plonowanie kukurydzy w monokulturze. *Pamiętnik Puławski*, 140, 35-47.
- Doussan C., Page's L., Vercambre G., 1998a. Modelling of the hydraulic architecture of root systems, an integrated approach to water absorption – model description. *Ann. Bot.*, 81, 213-223.
- Doussan C., Vercambre G., Page's L., 1998b. Modelling of the hydraulic architecture of root systems, an integrated approach to water absorption – distribution of axial and radial conductances in maize. *Ann. Bot.*, 81, 225-232.
- Drozd J., Nowak L., 2006. *Gospodarka wodna gleby. Nawadnianie roślin* (Red. Kaczmarczyk i Nowak). PWRiL
- Dubas A., 2003. Kukurydza. W, *Szczegółowa uprawa roli*. Red. Jasińska Z., Kotecki A. Wrocław, t. 1, 263-287.
- Dunbabin V.M., Diggle A.J., Rengel Z., van Hugten R., 2002. Modelling root growth. Modelling the interactions between water and nutrient uptake and root growth. *Plant and Soil*, 239, 19-38.
- Ehlers W., Goss M., 2003. *Water Dynamics in Plant Production*. Cabi Publishing, Bristol, ISBN 0 85199 694 9.
- Engels Ch., Neumann G., Gahoonia T.S., Gerge E., Schenk., M., 2000. Assessing the ability of roots for nutrient acquisition. W, *Root Methods. A Handbook*. Smith A. L., Bengough A. G., Engels C., van Noordwijk M., Pellerin S., van de Geijn S. C. (Red.). Springer.
- Fitter, A.H., 1994 *Architecture and biomass allocation as components of the plastic response of root systems to soil heterogeneity*. W: *Exploitation of environmental heterogeneity of plants. Ecophysiological processes above- and below ground* (Red. M. M. Caldwell i R. W. Pearcy), 305-323. San Diego, Academic Press.
- Flood P.J., Harbinson J., Aarts M.G.M., 2011. Natural genetic variation in plant photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 16, 6, 327-335.
- Fotyła M., Mercik S., 1995. *Chemia rolna*. Wydawnictwo Naukowe PWN.

- Frensch J., Steudle E., 1989. Axial and radial hydraulic resistance to roots of maize (*Zea Mays* L.). *Plant Physiol.*, 91, 719-726.
- Girin T., El-Sayed El-Kafafi, Widiez T., Erban A., Hubberten H.M., Kopka J., Hoefgen R., Gojon A., Lepetit M., 2010. Identification of arabidopsis mutants impaired in the systemic regulation of root nitrate uptake by the nitrogen status of the plant. *Plant Physiol.*, 153, 1250-1260.
- Gliński J., Lipiec J., 1990. *Soil Physical Conditions and Plant Root*. CRC Press.
- Gojon A., Nacry P., Davidian J.C., 2009. Root uptake regulation, a central process for NPS homeostasis in plants. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 12, 328-338.
- Grzebisz W., 2004. Pierwiastki w środowisku. Potas. *Journal of Elementology*. Vol. 9 (4) (supplement), ISBN 83-919608-0-3, 120.
- Grzebisz W., 2008. Nawożenie roślin uprawnych. Podstawy nawożenia. T1. PWRiL.
- Grzebisz W., 2009. Nawożenie roślin uprawnych. Nawozy i systemy nawożenia. T2. PWRiL.
- Grzebisz W., 2012. Technologie nawożenia roślin uprawnych – fizjologia plonowania. Część II. Zboża i kukurydza. PWRiL, Poznań, 280.
- Grzebisz W., Domański P., Wolny S., 2008. *Produkcja roślinna, t 2. Czynniki produkcji roślinnej*. Wyd. Hortpress, 328.
- Grzesiak M.T., 2006. Impact of soil compaction on root architecture, leaf water status, gas exchange and growth of maize and triticale seedlings. *Plant Root*. 3, 10-16. doi,10.3117/plantroot.3.10.10-16.
- Hendriks L., Claassen N., Jungk A., 1981. Z. *Pflanzenernaehr. Bodenk.*, 144, 486-499.
- Hodge A., 2004. The plastic plant, root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, 162,9-24.
- Hopmans J.W, Bristow K.L., 2002. Current capabilities and future needs of root water and nutrient uptake modeling. *Advances in Agronomy*, 77, 103-183.
- Hu T., Kang S., Li F., Zhang J., 2011. Effects of partial root-zone irrigation on hydraulic conductivity in the soil – root system of maize plant. *Journal of Experimental Botany*, 1-10, doi,10.1093/jxb/err110.
- Hund A., Trachsel S., Stamp P., 2009. Growth of axile and lateral roots of maize, I development of a phenotyping platform. *Plant Soil*, 325, 335-349.
- Hutchings M.J. John E.A., 2004. The effects of environmental heterogeneity on root growth and root/shoot partitioning. *Annals of Botany*, 94, 1-8.
- Ivanov I.I., Kudoyarova G.R., Trapeznikov V.K., 1998. The effect of local application of fertilizer on the content of cytokinins in the xylem sap of maize. *Biologia Plantarum* 41, 4, 587-590.
- Javaux M, Schroder T, Vanderborght J, Vereecken H., 2008. Use of a three-dimensional detailed modeling approach for predicting Root water uptake. *Vadose Zone Journal*, 7, 1079-1088.
- Janik G., 2005. Zastosowanie reflektometrii czasowej (TDR) do wyznaczania poboru wody przez masę korzeniową kukurydzy w końcowej fazie wegetacji. *Acta Agrophysica*, 6(2), 359-369
- Jackson R.B., Caldwell M.M., 1993. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, 74 (2), 612-614.
- Jadczyzyn T., Kowalczyk J., Lipiński W., 2010. Zalecenia nawozowe dla roślin uprawy polowej i trwałych użytków zielonych. Wydawnictwo IUNG-PIB.
- Jasińska Z., 2003. Czynniki warunkujące plonowanie roślin. W, *Szczegółowa uprawa roślin*. Red. Jasińska Z., Kotecki A., t. 1, 16-30.
- Jones B., Ljung K., 2012. Subterranean space exploration, the development of root system architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 15, 97-102.

- Jurga J., 2008. Wpływ wielokrotnego przejazdu ciągnika na zmiany naprężeń pod kołami oraz przyrosty gęstości objętościowej gliny lekkiej. *Inżynieria Rolnicza*, 10, 108, 81-87.
- Kęsik T., Konopiński M., Błażewicz-Woźniak M., 2006. Wpływ uprawy przedzimowej i mulczu z roślin okrywających na retencję wody, zagęszczenie i porowatość dyferencyjną gleby po przezimowaniu. *Acta Agrophysica*, 7(4), 915-926.
- Kamakura M., Furukawa A., 2009. Compensatory function for water transport by adventitious roots of *Ipomoea pes-care*. *J. Plant Res.*, 122, 327-333.
- Kang S., Liang Z., Hu W., Zhang J., 1998. Water use efficiency of controlled alternate irrigation on root-divided maize plants. *Agricultural Water Management*, 38, 69-76.
- Kaniuczak Z., Pruszyński S., 2009. *Metodyka integrowanej produkcji kukurydzy*. PIORIN. Warszawa.
- Kowalik P.J., Scalenghe R., 2009. Potrzeby wodne roślin energetycznych jako problem oddziaływania na środowisko w Polsce. *Polska Inżynieria Środowiska pięć lat po wstąpieniu do Unii Europejskiej*. T. 3, 61-69.
- Kozicz J., 1996. Ugniatanie gleby mechanizmami jezdnyimi agregatów przy uprawie roślin zbożowych i okopowych. *Post. Nauk Roln.*, 4, 96, 51-64.
- Kozłowska M., Politycka B., 2007. Fotosynteza i aktywność fotosyntetyczna roślin. W: *Fizjologia roślin. Od teorii do nauk stosowanych*. (Red. Kozłowska M.) PWRiL. 214-250.
- Krouk G., Ruffel S., Gutierrez R.A., Gojon A., Crawford N.M., Coruzzi G.M., Lacombe B., 2011. A framework integrating plant growth with hormones and nutrients. *Trends in Plant Science*, 16, 4, 178-182.
- Kroulik M., Kumhala F., Hula J., Honzik I., 2009. The evaluation of agricultural machines field trafficking intensity for different soil tillage technologies. *Soil & Tillage Research*, 105, 171-175.
- Kruczek A., 2004. Gromadzenie suchej masy w początkowym okresie wzrostu jako wyznacznik reakcji mieszańców kukurydzy na sposób nawożenia i termin siewu. *Acta Agrophysica*, 4(2), 361-372.
- Kruczek A., Sulewska H., 2005. Wpływ sposobu nawożenia, terminu siewu i odmian na gromadzenie składników mineralnych przez kukurydzę w początkowym okresie rozwoju. *Acta Agrophysica*, 5(3), 683-694.
- Kruczek A., Szulc P. 2006. Effect of fertilization method on the uptake and accumulation of mineral components in the initial period of maize development. *Int. Agrophysics*, 20(1), 11-22.
- Kuhlmann H., 1990. Importance of the subsoil for the K nutrition of crops. *Plant and Soil*, 127, 129-136.
- Kuś J., Krasowicz S., Igras J., 2009. Perspektywiczne kierunki zmian produkcji rolniczej w Polsce. W: *Stan i kierunki zmian w produkcji rolniczej (wybrane zagadnienia)*. *Studia i raporty IUNG-PIB*. 17. (Red., Harasim A.), 74-92.
- Lark R.M., Milne A.E., Addiscott T.M., Goulding K.W.T., Webster C.P., O'Flaherty S., 2004. Scale- and location-dependent correlation of nitrous oxide emissions with soil properties, an analysis using wavelets. *European Journal of Soil Science*, 55, 611-627.
- Li Z., Xu C., Li K., Yan S., Qu X., Zhang J., 2012. Phosphate starvation of maize inhibits lateral root formation and alters gene expression in the lateral root primordium zone. *BMC Plant Biology* 2012, 12, 89 doi,10.1186/1471-2229-12-89.
- Lima J.E., Kojima S, Takahashi H, von Wiren N., 2010. Ammonium triggers lateral root branching in arabidopsis in an ammonium transporter 1,3-dependent manner. *Plant Cell*, 22, 3621-3633.

- Lipiec J., Håkansson I., 2000. Influences of degree of compactness and matric water tension on some important plant growth factors. *Soil Till Res.*, 53, 87-94.
- Lipiec J., Kubota T., Iwama H., Hirose J., 1988. Measurement of plant water use under controlled soil moisture condition by the negative pressure circulation technique. *Soil Sci. Plant Nutr.*, 34, 417-428.
- Lipiec J., Hatano R., 2003. Quantification of compaction effect on soil physical properties and crop growth. *Geoderma*, 116, 107-136.
- Lipiec J., Nosalewicz, Pietrusiewicz J., 2011. Crop responses to soil physical conditions. W: *Encyclopedia of Agrophysics*. Red. Gliński J., Horabik J., Lipiec J., 167-176.
- Lipiec J., Nosalewicz A., 2001. Wpływ zagęszczenia gleby w warstwie podornej na wzrost pszenicy w doświadczeniu fitotronowym. *Acta Agrophysica*, 53, 101-107.
- Lipiec J., Nosalewicz A., 2002. Wzrost pędów pszenicy w zależności od miejscowego zagęszczenia gleby. *Acta Agrophysica*, 78, 151-157.
- Liu J., An X., Cheng L., Chen F., Bao J., Yuan L., Zhang F., Mi G., 2010. Auxin transport in maize roots in response to localized nitrate supply. *Annals of Botany*, 106, 1019-1026.
- Lloyd J., 1999. Gaining water and nutrients, root function. W: *Plants in Action. Adaptation in Nature, Performance in Cultivation* (Red. B. J. Atwell, P. E. Kriedemann, C. G. N. Turnbull). Macmillan Education Australia Pty Ltd, Melbourne, Australia.
- Løes A.K., Gahoonia T.S., 2004. Genetic variation in specific root length in Scandinavian wheat and barley accessions. *Euphytica*, 137, 243-249.
- Lo'pez-Bucio J., Cruz-Ramírez A., Herrera-Estrella L., 2003. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 6, 280-287.
- Mallants D. Tseng P. H., Toride N., Timmerman A., Feyen J., 1997. Evaluation of multimodal hydraulic functions in characterizing a heterogeneous field soil. *J. Hydrol.*, 195, 172-199.
- Mamman E., Ohu J.O., Crowther T., 2007. Effect of soil compaction and organic matter on the early growth of maize (*Zea mays*) in a vertisol. *Int. Agrophysics*, 21(4), 367-375.
- Marschner P., Baumann K., 2003. Changes in bacterial community structure induced by mycorrhizal colonization in split-root maize. *Plant and Soil*, 251, 279-289.
- Michalski T., 2012. Kukurydza – roślina z przyszłością. W: *Kukurydza i sorgo – produkcja, wykorzystanie, rynek*. Red., Michalski T. Szymańska G., Materiały konferencyjne, 4-6.
- Michalski T., Kowlik I., 2007. Nawożenie startowe jako metoda poprawy efektywności nawożenia i obniżki kosztów produkcji kukurydzy. *Inżynieria Rolnicza*, 6(94), 167-174.
- Mollier A., Pellerin S.J., 1999. Maize root system and development as influenced by phosphorus deficiency. *J. Exp. Bot.*, 50, 487-497.
- Muller C., 2000. Modeling soil-biosphere interactions. CABI Publishing.
- Nissen P., 2002. Uptake mechanisms. W: Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U. (Red.) *Plant roots, the hidden half*. Marcel Dekker inc., New York, 417-502.
- North G.B., Nobel P.S., 1996. Radial hydraulic conductivity of individual root tissues of *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller as soil moisture varies. *Annals of Botany*, 77, 133-142.
- Nosalewicz A., Lipiec J., 2002. Wpływ miejscowego zagęszczenia i uwilgotnienia gleby na wzrost i funkcjonowanie korzeni pszenicy. *Acta Agrophysica*, 78, 199-208.
- Nosalewicz A., Lipiec J., 2013. The effect of compacted soil layers on vertical root distribution and water uptake by wheat. *Plant Soil*, 10.1007/s11104-013-1961-0.
- Nosalewicz A., Nosalewicz M., 2011. The effect of soil compaction on dehydrogenase activity in bulk soil and rhizosphere. *Int. Agrophysics*, 25(1), 1, 47-51.

- Novak V., Vidovic J., 2003. Transpiration and nutrient uptake dynamics in maize (*Zea mays* L.). *Ecological Modelling*, 166, 99-107.
- Oikeh S.O., Kling J.G., Horst W.J., Chude V.O., Carsky R.J., 1999. Growth and distribution of maize roots under nitrogen fertilization in plinthite soil. *Field Crops Research*, 62, 1-13.
- Philip, J.R., 1966. Plant water relations, some physical aspects. *Annual Review of Plant Physiology*, 17, 245-268.
- Pierret A., Moran C.J., 2012. Plant roots and soil structure. W: *Encyclopedia of Agrophysics*. Red. Gliński J., Horabik J., Lipiec J., 628-632.
- Rieger M., Litvin P., 1999. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. *Journal of Experimental Botany*, 50, 331, 201-209.
- Roose T., Fowler A.C., 2004. A model for water uptake by plant roots. *Journal of Theoretical Biology*, 228, 155-171.
- Runowski H., 2002. Rozwój zrównoważony rolnictwa i gospodarstw rolniczych. W: *Wies i rolnictwo, perspektywy rozwoju*. IERiGŻ, Warszawa, 139-156.
- Ryser P., 1998. Intra- and interspecific variation in root length, root turnover and the underlying parameters. W: *Lambers H, Poorter H, Van Vuuren MMI (Red.) Variation in plant growth*. Backhuys Publishers, Leiden, 441-465.
- Ryzak M., Bieganski A., 2010. Determination of particle size distribution of soil using the laser diffraction – comparison with aerometric method. *Int. Agrophysics*, 24(2), 177-181.
- Sanderson J., 1983. Water uptake by different regions of the barley root. Pathways of radial flow in relation to development of the endodermis. *Journal of Experimental Botany*, 34, 140, 240-253.
- Schortemeyer M., Feil B., Stamp P., 1993. Root morphology and nitrogen uptake of maize simultaneously supplied with ammonium and nitrate in a split-root system. *Annals of Botany*, 72, 107-115.
- Schulte E.E., Kelling K.A., 2011. Plant Analysis, a Diagnostic Tool. *National Corn Handbook*. <http://www.extension.purdue.edu/extmedia/NCH/NCH-46.html>.
- Segal E., Kushnir T., Mualem Y., Shani U., 2008. Water uptake and hydraulics of the root hair rhizosphere. *Vadose Zone J.*, 7, 1027-1034, doi,10.2136/vzj2007.0122.
- Shein E.V., 2011. Physics of plant nutrition. W: *Encyclopedia of Agrophysics*. Red. Gliński J., Horabik J., Lipiec J., 660-662.
- Shenoy V.V., Kalagudi G.M., 2005. Enhancing plant phosphorus use efficiency for sustainable cropping. *Biotechnology Advances*, 23, 501-513.
- Shi J., Zuo Q., 2009. Root water uptake and root nitrogen mass of winter wheat and their simulations. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 73, 1764-1774, doi,10.2136/sssaj2009.0002.
- Simunek J., Hopmans J.W., 2009. Modeling compensated Root water and nutrient uptake. *Ecological Modelling*, 220, 505-521.
- Skawina T., Kossowski J., Stępniewski W., Walczak R., 1999. Fizyczne właściwości gleb. W: *Gleboznawstwo*. Red. Zawadzki S., PRiL.
- Skowrońska M., Filipek T., 2009. Akumulacja azotu i fosforu przez kukurydzę pod wpływem ograniczonego nawożenia potasem. *Proceedings of ECOpole*, 3, 1, 109-112.
- Somma F., Hopmans J.W., Clausnitzer V., 1998. Transient three-dimensional modeling of soil water and solute transport with simultaneous root growth, root water and nutrient uptake. *Plant and Soil*, 202, 281-293.
- Sweeney D.W., Kirkham M.B., Sisson J.B., 2006. Crop and soil response to wheel-track compaction of a claypan soil. *Agron. J.*, 98, 637-643. doi,10.2134/agronj2005.0254.

- Stanisławska-Głubiak E., Korzeniowska J., 2010. Skuteczność zlokalizowanego nawożenia kukurydzy i grochu w tradycyjnym i zerowym systemie uprawy roli. *Fragm. Agron.*, 27(1), 160-169.
- Szulc P., Waligóra H., 2010. Response of maize hybrid (*Zea mays* L.), stay-green type to fertilization with nitrogen, sulphur, and magnesium. Part II. Plant development and the uptake of mineral components. *Acta Sci. Pol., Agricultura*, 9(1), 41-54.
- Tanaka H., Dhonukshe P., Brewer P.B., Friml J., 2006. Spatiotemporal asymmetric auxin distribution, a means to coordinate plant development. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 63, 2738-2754.
- Tanaka S., Yamauchi A., Yano K., Ijiima M., Tatsumi J., 2000. Plastic development of maize root system in relation to nitrogen acquisition. *Root Res.*, 9, 167-171.
- Tardieu F., 1988a. Analysis of the spatial variability of maize root density I. Effect of wheel compaction on the spatial arrangement of roots. *Plant and Soil*, 107, 259-266.
- Tardieu F., 1988b. Analysis of the spatial variability of maize root density II. Distances between roots. *Plant and Soil*, 107, 267-272.
- Tardieu F., 1988c. Analysis of the spatial variability of maize root density III. Effect of a wheel compaction on water extraction. *Plant and Soil*, 109, 257-262.
- Thornley J.H.M., Johnson I.R., 2000. Plant and crop modeling. A mathematical Approach to plant and crop physiology. The Blackburn Press.
- Tubeileh A., Groleau-Renaud V., Plantureux S., Guckert A., 2003. Effect of soil compaction on photosynthesis and carbon partitioning within a maize – soil system. *Soil & Tillage Research*, 71, 151-161.
- van Vuuren, M.M.I., Robinson, D., Griffiths, B.S., 1996. Nutrient inflow and root proliferation during the exploitation of a temporally and spatially discrete source of nitrogen in soil. *Plant Soil*, 178, 185-192.
- Varney G.T., Canny M.J., 1993. Rates of water uptake into the mature root system of maize plants. *New Phytologist*, 123, 775-786.
- Varney G.T., Canny M.J., Wang X.L., McCully M.E., 1991. The branch roots of *Zea*. I. First order branches, their number, sizes and division into classes. *Ann. Bot. (Lond)* 67, 357-364.
- Vysotskaya L.B., Arkhipova T.N., Timergalina L.N., Dedov A.V., Veselov S.Y., Kudoyarova G., 2004. Effect of partial root excision on transpiration, root hydraulic conductance and leaf growth in wheat seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 42, 251-255.
- Whalley W.R., Clark L.J., 2012. Drought stress, effect on soil mechanical impedance and root (crop) growth. W: *Encyclopedia of Agrophysics*. Red. Gliński J., Horabik J., Lipiec J., 709-712.
- Whalley W.R., Clark L.J., Gowing D.J.G., Cope R.E., Lodge R.J., Leeds-Harrison P. B., 2006. Does soil strength play a role in wheat yield losses caused by soil drying? *Plant and Soil*, 280, 279-290.
- Whalley W.R., Lipiec J., Stepniewski W., Tardieu F., 2000. Control and Measurement of the Physical Environment in Root Growth Experiments. W: *Root Methods. A Handbook*. Smith A. L., Bengough A. G., Engels C., van Noordwijk M., Pellerin S., van de Geijn S. C. (red.). Springer.
- Yan H., Li K., Ding H., Liao C., Li X., Yuan L., Li C., 2011. Root morphological and proteomic responses to growth restriction in maize plants supplied with sufficient N. *Journal of Plant Physiology*, 168, 1067-1075.
- Yano K., Kume T., 2005. Root morphological plasticity for heterogeneous phosphorus supply in *Zea mays* L., *Plant Prod. Sci.*, 8(4), 427-432.
- Yu G., Zhuang J., Nakayama K., Jin Y., 2007. Root water uptake and profile soil water as affected by vertical root distribution. *Plant Ecol.* 189,15-30 DOI 10.1007/s11258-006-9163-y.

- Yu Z., Peng Y., Yun-Feng P., Xue-Xian L., Fan-Jun C., Chun-Jian L., 2012. Fine root patterning and balanced inorganic phosphorus distribution in the soil indicate distinctive adaptation of maize plants to phosphorus deficiency. *Pedosphere*, 22(6), 870-877.
- Zhang, H., Jennings A., Barlow P.W., Forde B.G., 1999. Dual pathways for regulation of root branching by nitrate. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 96, 6529-6534.
- Zhuang J., Yu G.R., Nakayama K., 2001. Scaling of root length density of maize in the field profile. *Plant Soil*, 235, 135-142.
- Zhuang J., Nakayama K., Yu Gui-Rui., Urushisaki T., 2001. Estimation of root water uptake of maize, an ecophysiological perspective. *Field Crops Research*, 69, 201-213.
- Zobel R.W., Alloush G.A., Belesky D.P., 2006. Differential root morphology response to no versus high phosphorus in three hydroponically grown forage chicory cultivars. *Environ Exp Bot.*, 57, 201-208.
- Zobel R.W., Kinraide T.B., Baligar V.C., 2007. Fine root diameters can change in response to changes in nutrient concentrations. *Plant Soil*, 297, 243-254

7. STRESZCZENIE

Niejednorodność gleby stanowi naturalną cechę ośrodka wzrostu korzeni, a znaczny zakres zmienności właściwości gleby jest obserwowany w skali odległości zbliżonej do zasięgu korzeni jednej rośliny. W warunkach pola uprawnego zmienność właściwości gleby powstaje w wyniku procesów naturalnych i związanych z techniką uprawy. Zmienność zasobności gleby w składniki mineralne zostaje uwidatniona w procesie zlokalizowanego nawożenia roślin, zabiegu zalecanego w uprawie kukurydzy.

Celem przeprowadzonych badań było określenie wpływu zlokalizowanego nawożenia i zagęszczenia gleby w obrębie systemu korzeniowego jednej rośliny na wzrost korzeni i części nadziemnych kukurydzy oraz pobieranie wody i rozpuszczonych w niej substancji mineralnych.

W 45-dniowym doświadczeniu, prowadzonym w kontrolowanych warunkach laboratoryjnych, części pionowo podzielonego systemu korzeniowego kukurydzy wzrastały w kolumnach z glebą o średnicy 20 i wysokości 45 cm. Warunki panujące w kolumnach glebowych miały w pewnym uproszczeniu odzwierciedlać warunki panujące wokół rośliny, której część systemu korzeniowego wzrastała w glebie zagęszczonej przejazdami maszyn rolniczych i, która została poddana nawożeniu w sposób zlokalizowany z nawozami wprowadzonymi do gleby, o różnym stopniu zagęszczenia (luźnej, średnio i mocno zagęszczonej). W badaniach wykorzystano aparaturę utrzymującą potencjał wody glebowej na stałym, optymalnym dla wzrostu roślin poziomie i pozwalającą na pomiar zużycia wody przez części pionowo podzielonego systemu korzeniowego kukurydzy.

W badanym zakresie gęstości gleby odpowiadającym glebie luźnej, średnio i mocno zagęszczonej w górnej warstwie gleby, niezależnie od rozmieszczenia

dawki składników mineralnych, wzrost zagęszczenia skutkował ogólnym spadkiem masy roślin. Wyższa biomasa części nadziemnych analizowanych obiektów wskazuje, że w warunkach nierównomiernego zagęszczenia gleby korzystniejsze warunki dla przyrostu masy części nadziemnych roślin występują, gdy składniki mineralne zlokalizowane są w glebie o mniejszej gęstości. W glebie równomiernie zagęszczonej zlokalizowane nawożenie wierzchniej warstwy skutkowało intensywniejszym wzrostem korzeni w glebie wzbogaconej w składniki mineralne. Efekt ten był najwyraźniejszy w glebie luźnej i zmniejszał się ze wzrostem gęstości gleby. Zlokalizowane nawożenie gleby mocno zagęszczonej było mniej efektywne niż nawożenie gleby luźnej i mocno zagęszczonej, ale do pewnego stopnia łagodziło skutki niekorzystnego wpływu mocnego zagęszczenia gleby. Stwierdzono zwiększenie całkowitej długości korzeni, zmiany rozmieszczenia długości korzeni z głębokością oraz udziału korzeni cienkich w nawożonej połowie kolumny z glebą mocno zagęszczoną, w porównaniu do korzeni z części nienawożonej.

Głównym czynnikiem ograniczającym pobór wody przez rośliny z gleby mocno zagęszczonej okazał się wpływ podwyższonego oporu penetracji warunkującego skrócenie długości korzeni. Krótsze korzenie z obiektów z glebą mocno zagęszczoną cechowały się większą efektywnością poboru wody, w porównaniu do korzeni z gleby luźnej i średnio zagęszczonej. Jednak zwiększenie efektywności poboru wody nie kompensowało skrócenia korzeni wywołanego zwiększonym oporem penetracji gleby.

Znaczny opór mechaniczny dla wzrostu korzeni w części wierzchniej warstwy gleby w obiektach z nierównomiernym zagęszczeniem skutkował intensywniejszym wzrostem korzeni w luźniejszej glebie pod warstwą zagęszczoną. Taką samą zmianę rozmieszczenia korzeni z głębokością stwierdzono także w drugiej części podzielonego systemu korzeniowego tej samej rośliny, rosnącego w glebie mniej zagęszczonej. W glebie nierównomiernie zagęszczonej, której przynajmniej połowa powierzchni została mocno zagęszczonej, obserwowano wyraźne skrócenie korzeni cienkich, zarówno w części mocno zagęszczonej, luźnej i średnio zagęszczonej oraz w głębszych warstwach kolumny glebowej. Zakres średnic, w którym obserwowano zmiany, wskazuje, że w obiektach z glebą zagęszczoną, ograniczeniu podlega szybkość wzrostu lub wytwarzania korzeni bocznych. Wskazuje to na negatywny wpływ znacznego zagęszczenia gleby, w którym znajduje się część systemu korzeniowego, na korzenie znajdujące się poza glebą mocno zagęszczoną.

Porównanie wzrostu korzeni w kolumnach glebowych ze zlokalizowanym i równomiernym nawożeniem tą samą dawką składników mineralnych pozwoliło stwierdzić, że szybszemu wzrostowi korzeni sprzyja zwiększenie objętości gleby wzbogaconej w składniki mineralne, a w mniejszym stopniu wzrost stężenia składników mineralnych.

Kompensacyjny pobór większej objętości wody przez korzenie z gleby o mniejszym stopniu zagęszczenia był realizowany głównie poprzez intensywniejszy wzrost korzeni w glebie o korzystniejszych warunkach niż przez zmianę objętości wody pobranej przez jednostkę długości korzeni.

Uzyskane wyniki pokazują, że wzrost i struktura systemu korzeniowego są uzależnione od zagęszczenia gleby oraz rozmieszczenia nawozów. Nierównomierne zagęszczenie gleby w obrębie systemu korzeniowego rośliny nawożonej rzędowo wpływało na pobieranie przez roślinę wody i substancji mineralnych z gleby w sposób zależny od wzajemnego położenia obszaru nawożonego i zagęszczonego. Różnice we wzroście i w ilości pobranej wody przez podzielony system korzeniowy jednej rośliny sugerują, że użycie średniej wartości wskaźników takich jak długość korzeni w jednostce objętości gleby i średniej odległości między korzeniami dla niejednorodnych warunków w danej warstwie może być mylące.

Słowa kluczowe: zlokalizowane zagęszczenie gleby, zlokalizowane nawożenie, podzielony system korzeniowy, kukurydza, długość korzeni, pobór wody

8. SUMMARY

EFFECT OF LOCALIZED SOIL FERTILIZATION AND COMPACTION ON WATER AND NUTRIENTS UPTAKE BY MAIZE

Soil heterogeneity is a natural feature of plant growth environment, and a large range of its variability can be observed at the distance scale of the range of a single plant root system. That type of variability of soil properties occurs in the field as a result of natural processes and cultivation. The range of variability of soil properties can be increased by localized fertilizer placement advised in maize cultivation.

The aim of the studies was to evaluate the impact of localized soil fertilization and compaction within maize root system on shoot and root growth and on the uptake of water and minerals.

Split root experiment on maize growing for 45 days in controlled environment was conducted. Parts of one plant root system were growing in soil columns 45 cm high and 20 cm in diameter. Soil conditions during the experiment were aimed to reflect soil compacted by agriculture machinery traffic and with start fertilization performed into soil of different density (loose, moderately and heavily compacted). The system for maintaining constant soil water potential, at a level optimum for plant growth level and allowing for monitoring plant water uptake by parts of the split maize root system was used.

Within the range of soil density corresponding to loose, moderately and heavily compacted top soil layer, irrespectively of fertilizer placement the increase of soil compaction was accompanied by general decrease of plant biomass. Higher plant shoot biomass of studied objects shows, that under heterogeneous soil compaction, better plant growth conditions occurs when minerals are placed into loose soil. Localized fertilization of uniformly compacted soil leads to more intense root growth in soil enriched with minerals. The effect was the strongest in loose soil and was decreasing with increase of soil density. Localized fertilization of heavily compacted soil was less effective, however it slightly decreased the negative effects of soil compaction. The roots were longer, root length distribution with depth was modified and the contribution of thin roots was higher in fertilized part of heavily compacted soil as compared to the unfertilized half of the soil column.

The main factor limiting root water uptake from heavily compacted soil was increased soil mechanical resistance limiting root length. Shorter roots in heavily compacted soil had greater water uptake efficiency as compared to loose and moderately compacted soil although it did not compensate the root shortening resulting from increased soil resistance.

Increased soil mechanical resistance to root growth in top soil of heterogeneously compacted soil resulted in increased root growth in looser soil beneath the compacted layers. Similar root length distribution was observed in the second part of a single plant split root system even if it was growing in looser soil. Both parts of a split root system of which at least one part was growing in compacted soil had shortened thin roots irrespectively of soil compaction and the depth. This indicates a negative effect of compacted soil in which a part of the root system grows, on roots growing in looser soil.

The comparison of root growth in columns with localized or uniform fertilization with the same dose of minerals allowed to conclude that roots grow faster with increase of fertilized soil volume than with increase of minerals concentration.

Compensatory water uptake by roots from looser soil was achieved mostly by more intense root growth in a soil with better growth conditions than unitary water uptake increase.

The results show that the growth and structure of root system are dependent on the state of soil compaction and fertilizer placement. Heterogeneous soil compaction and fertilization within a root system of one plant affects uptake of water and minerals depending on the interplay of these factors. The differences in the growth and water uptake by parts of a split root system growing in such a heterogeneous environment showed that the use of average values may be misleading.

Keywords: localized soil compaction, localized fertilization, split root system, maize, root length, water uptake

Adres autora:

Artur Nosalewicz
Instytut Agrofizyki im. Bohdana Dobrzańskiego PAN
ul. Doświadczalna 4
20-290 Lublin
e-mail: a.nosalewicz@ipan.lublin.pl

Address of Author:

Artur Nosalewicz
Institute of Agrophysics Polish Academy of Sciences
ul. Doświadczalna 4
20-290 Lublin
e-mail: a.nosalewicz@ipan.lublin.pl