

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Olga NOVAK

**FIZIOLOŠKI ODZIV KORUZE (*Zea mays* L.) NA
SUŠO V TLEH Z RAZLIČNO ZBITOSTJO**

MAGISTRSKO DELO

Magistrski študijski program – 2. stopnja

Ljubljana, 2014

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Olga NOVAK

**FIZIOLOŠKI ODZIV KORUZE (*Zea mays* L.) NA SUŠO V TLEH Z
RAZLIČNO ZBITOSTJO**

MAGISTRSKO DELO
Magistrski študij – 2. Stopnja

**PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF MAIZE (*Zea mays* L.) TO
DROUGHT IN SOIL WITH DIFFERENT COMPACTION**

M. SC. THESIS
Master Study Programmes

Ljubljana, 2014

Magistrsko delo je zaključek Magistrskega študijskega programa 2. stopnje agronomije. Delo je bilo opravljeno na Katedri za aplikativno botaniko, ekologijo, fiziologijo rastlin in informatiko Oddelka za agronomijo Biotehniške fakultete v Ljubljani.

Študijska komisija Oddelka za agronomijo je za mentorja magistrskega dela imenovala prof. dr. Dominika Vodnika in somentorico prof. dr. Heleno Grčman.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: izr. prof. dr. Marijana JAKŠE
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Član: prof. dr. Dominik VODNIK
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Član: izr. prof. dr. Helena GRČMAN
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Član: doc. dr. Ludvik ROZMAN
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Datum zagovora: 26. 9. 2014

Magistrsko delo je rezultat lastnega raziskovalnega dela. Podpisana se strinjam z objavo svojega dela na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je delo, ki sem ga oddala v elektronski obliki, identično tiskani verziji.

Novak Olga

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD Du2
 DK UDK 633.15:581.1:631.43(043.2)
 KG fiziologija rastlin/fotosinteza/stres/suša/zbitost tal/koruza/voda v tleh
 AV NOVAK, Olga
 SA VODNIK, Dominik (mentor), GRČMAN, Helena (somentor)
 KZ SI – 1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
 ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo
 LI 2014
 IN FIZIOLOŠKI ODZIV KORUZE (*Zea mays* L.) NA SUŠO V TLEH Z RAZLIČNO ZBITOSTJO
 TD Magistrsko delo (Magistrski študijski program – 2. stopnja)
 OP X, 37 str., 4 pregl., 21 sl., 28 vir.
 IJ sl
 JI sl/en
 AI V magistrski nalogi smo preučili, kako zbijanje tal vpliva na rast in fotosintetsko učinkovitost koruze (*Zea mays* L.) pri normalni in zmanjšani (suša) razpoložljivosti vode. Predpostavili smo, da bo prišlo do pomembne interakcije med obema dejavnikoma, to pomeni, da bo večja zbitost prispevala k pomanjkanju vode. Rastline koruze so bile posajene v talnih kolonah v rastlinjaku. Substrat v kolonah smo zbili, da smo dosegli tri stopnje zbitosti tal (majhna, srednja in velika zbitost). Rastline so 50 dni rasle v normalnih razmerah, preden smo pričeli z obravnavanjem suše pri polovici rastlin (kontrolne so ostale dobro zalite). Rastline, ki so bile izpostavljene stresu, so se na pomanjkanje vode odzvale z zmanjšanjem vodnega potenciala in manjšo prevodnostjo listnih rež, kar je še dodatno omejilo fotosintetsko aktivnost. Meritve fluorescence so pokazale, da se je neto fotosinteza še dodatno zmanjšala zaradi ne-stomatalnih učinkov sušnega stresa. Vremenske razmere tekom naših meritev (zelo vroči in suhi dnevi) so skrajšali čas izvedbe poskusa; močan sušni stres je bil dosežen že v 7-ih dneh. Ker končni volumni substrata že na začetku niso bili izenačeni pri različnih zbitostih in zaradi na splošno premajhnih volumnov substrata za podporo velike porabe vode, nismo mogli natančno pojasniti interakcije med zbitostjo tal in sušo.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Du2
 DC UDK 633.15:581.1:631.43(043.2)
 CX plant physiology/photosynthesis/maize/*Zea mays*/wather stress/drought stress/soil compaction
 AU NOVAK, Olga
 AA VODNIK, Dominik (supervisor) GRČMAN, Helena (co-supervisor)
 PP SI – 1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
 PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Agronomy
 PY 2014
 TI PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF MAIZE (*Zea mays* L.) TO DROUGHT IN SOILS WITH DIFFERENT COMPACTION
 DT M. Sc. Thesis (Master Study Programmes)
 NO X, 37 p., 4 tab., 21 fig., 28 ref.
 LA sl
 AL sl/en
 AB In our thesis we examined how soil compaction influences the growth and photosynthetic performance of maize (*Zea mays* L.) under normal and reduced (drought) water availability. We presumed that there will be a significant interaction between both factors, i.e. that greater compaction will contribute to water stress. We set a greenhouse experiment with maize plants grown in soil columns. The substrate in columns was compacted to reach three soil density levels (low-, medium- and high soil compaction). Plant had been grown for 50 day under optimal conditions before drought treatment was started in half of the plants (the controls remained well watered). Stressed plants responded to water deprivation by significant decrease of water potential and reduction of stomatal conductivity which further limited photosynthetic activity. Fluorescence measurements revealed that net-photosynthesis was additionally reduced due to non-stomatal effects of water stress. Weather conditions during our observations (very hot and dry days) shortened the running time of our experiment; a severe water drought stress was reached already in 7 days. Since the end-volumes of the substrate were not equalized between different compaction treatments at the beginning of the experiment and were in general too small to support high water consumption, we were not able to thoroughly elucidate the interaction between compaction and drought.

KAZALO VSEBINE

	Str.
KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA (KDI)	III
KEY WORDS DOCUMENTATION (KWD)	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO PREGLEDNIC	VII
KAZALO SLIK	VIII
OKRAJŠAVE IN SIMBOLI	X
 1 UVOD	 1
1.1 POVOD ZA RAZISKAVO	1
1.2 NAMEN DELA	2
1.3 HIPOTEZE	2
2 PREGLED OBJAV	3
2.1 ZBITOST TAL V KMETIJSKI PROIZVODNJI	3
2.1.1 Vpliv zbitosti tal na fizikalno kemijske lastnosti tal	4
2.2 ODZIV RASTLIN NA POVEČANO ZBITOST TAL	5
2.2.1 Odziv rasti in razvoja rastlin	5
2.2.2 Motnje preskrbe rastlin z vodo	6
2.2.3 Motnje mineralne prehrane rastlin	8
3 MATERIALI IN METODE DELA	10
3.1 OBMOČJE IZVEDBE POSKUSA	10
3.2 MATERIAL	10
3.2.1 Tla	10
3.2.2 Rastlinski material	11
3.3 METODE	11
3.3.1 Zasnova poskusa	11
3.3.2 Shema poskusa	11
3.3.3 Seznam opravil	12
3.3.4 Vremenske razmere v času poskusa	13
3.3.5 Merilne metode	13

3.3.5.1 Merjenje vsebnosti klorofila	13
3.3.5.2 Meritve fotosinteze	14
3.3.5.3 Merjenje vodnega potenciala	15
3.3.5.4 Merjenje vsebnosti vode v tleh	16
3.3.5.5 Analiza fotosinteznih pigmentov	17
3.3.6 Statistične metode	20
4 REZULTATI	21
4.1 VSEBNOST VODE V TLEH	21
4.2 VODNI POTENCIAL	21
4.3 STOMATALNA PREVODNOST	22
4.4 TRANSPIRACIJA	23
4.5 FOTOSINTEZA	24
4.6 FOTOSINTETSKA UČINKOVITOST	25
4.7 UČINKOVITOST IZRABE VODE	25
4.8 ODVISNOST FOTOSINTEZE OD STOMATALNE PREVODNOSTI	26
4.9 FOTOSINTEZA V ODVISNOSTI OD DEJANSKE FOTOSINTEZNE UČINKOVITOSTI	27
4.10 FOTOSINTEZNI PIGMENTI	28
5 RAZPRAVA IN SKLEPI	30
6 POVZETEK	34
7 VIRI	35
ZAHVALA	

KAZALO PREGLEDNIC

	Str.
Preglednica 1: Kemične in fizikalne lastnosti tal v Moškanjcih.	10
Preglednica 2: Potek opravljenih del in meritev, Ljubljana 2012.	12
Preglednica 3: Povprečne temperature v času izvajanja meritev (od 8.00 h do 16.00 h) po dnevih ter povprečne dnevne temperature.	13
Preglednica 4: Povprečja fotosintetskih pigmentov +/- standardne napake v listih koruze po dnevih za obravnavanji zalivano (K) in nezalivano (S) ter različne zbitosti tal (M-majhna, S-srednja, V-velika). Puščice prikazujejo povečano/zmanjšano za obravnavanje zalivano (K) glede na nezalivano (S).	28

KAZALO SLIK

	Str.
Slika 1: Zemljevid naravne dovzetnosti tal za zbitost v 27 državah članicah EU (Vodna ..., 2009).	2
Slika 2: Količina pridelka v odvisnosti od zbitosti tal in vremena (DeJong-Hughes in sod., 2001).	6
Slika 3: Linearna korelacija med vodnim potencialom lista in prevodnostjo listnih rež pri različnih zbitosti tal (L – malo zbita tla, M – srednje zbita tla, S – močno zbita tla). Črtkane črte kažejo stopnjo zaupanja, pri $P = 0,05$ in "r" je koeficient korelacije (Grzesiak in sod., 2013).	8
Slika 4: Shema poskusa v steklenjaku.	12
Slika 5: Povprečne in maksimalne temperature v mesecu juliju 2012 iz sinoptične meteorološke postaje Ljubljana-Bežigrad.	13
Slika 6: Klorofilmetar SPAD – 502 (Minolta) (ENVCO, 2013).	14
Slika 7: Prenosni merilni sistem LiCor-6400 (Novak, 2012).	15
Slika 8: Tlačna (Scholander-jeva) komora (Katedra za aplikativno ..., 2009).	16
Slika 9: Sonda in HH2 moisture meter (Delta – T Devices) (Eijkelkamp, 2013).	17
Slika 10: Shematski prikaz tekočinske kromatografije visoke ločljivosti – HPLC (Čerin, 2010).	18
Slika 11: Homogenizator Ultra-turrax (Janke & Kunkel GmbH & Co. KG) in ostali pripomočki za pripravo vzorcev za HPLC (foto: Novak).	19
Slika 12: Vsebnost vode v kolonah za obravnavanji zalivano (levo) in nezalivano (desno) za različne zbitosti tal (M – majhna, S – srednja, V – velika), prikazana so povprečja $\pm$ standardne napake, $N = 6$.	21
Slika 13: Vodni potencial koruze za obravnavanji zalivano (levo) in nezalivano (desno) za različne zbitosti tal (M – majhna, S – srednja, V – velika), prikazana so povprečja $\pm$ standardne napake, $N = 6$.	21
Slika 14: Prevodnost listnih rež koruze ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni. Rdeči kvadratici pomenijo, da so bile takrat rastline zalite.	22
Slika 15: Transpiracija koruze ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni.	23

Slika 16: Fotosinteza koruze ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni.	24
Slika 17: Fotosintetska učinkovitost koruze po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni.	25
Slika 18: Učinkovitost izrabe vode koruze ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni.	26
Slika 19: Fotosinteza (P_n) v odvisnosti od stomatalne prevodnosti (g_s) za obravnavanja KM – namakano, majhna zbitost, KS – namakano, srednja zbitost, KV – namakano, močna zbitost, SM – nenamakano, majhna zbitost, SS – nenamakano, srednja zbitost, SV – nenamakano, močna zbitost.	27
Slika 20: Fotosinteza (P_n) v odvisnosti od dejanske fotosintezne učinkovitosti (F_v'/F_m') za obravnavanja KM – namakano, majhna zbitost, KS – namakano, srednja zbitost, KV – namakano, močna zbitost, SM – nenamakano, majhna zbitost, SS – nenamakano, srednja zbitost, SV – nenamakano, močna zbitost.	27
Slika 21: Vidno razbarvanje lista koruze (foto: Novak).	33

OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

ABA	abscizinska kislina
FAO	Food Agriculture Organization
FDR	Frequency Domain Reflectometry
HPLC	Sistem za tekočinsko kromatografijo visoke ločljivosti (high performance liquid chromatography)
IRGA detektor	infra-rdeči plinski analizator (infra red gas analyzer)
WUE	učinkovitost izrabe vode (water use efficiency)

1 UVOD

1.1 POVOD ZA RAZISKAVO

Eksponentna rast prebivalstva sili kmetijstvo v pridelovanje zadostnih količin hrane. Poleg pridelovanja hrane za prebivalstvo oziroma krme za živali, pa tla izkoriščamo tudi za pridobivanje industrijskih oziroma energetskih rastlin. Posodabljanje tehnologije in intenziviranje pridelave je pripeljalo do uporabe večjih in težjih strojev. Ti omogočajo lažje in hitrejšo izvajanje opravil na polju, vendar so ključni vzrok za zbijanje tal. Problem zbijanja, ki se pojavlja po vsem svetu pa pospešuje ali povzroča tudi druge degradacijske procese.

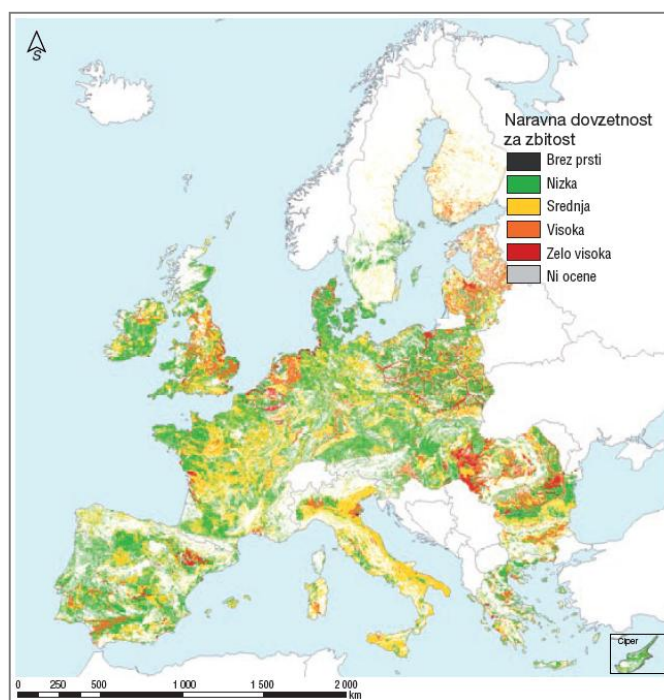
Povečana zbitost spremeni lastnosti tal, kot sta poroznost in prepustnost. Pore se pretrgajo, gibanje plina in vode skozi tla pa je ovirano. Zadrževalna kapaciteta tal za vodo se zmanjša, posledično je slabša tudi aeracija tal, kar vpliva na talno bioto. V rastlinski pridelavi se zbitost negativno odraža v količini in kakovosti pridelka. Razlago lahko iščemo v negativnih učinkih zbitosti na rast korenin, v motnjah sprejema vode in mineralnih hranil. Poleg učinkov na korenine pa se povečana zbitost tal odraža tudi v zmanjšani listni površini, veliko avtorjev poroča tudi o zmanjšanju fotosinteze (Vodna ..., 2009).

Poleg negativnih vplivov na rastline in končno na pridelek, zbita tla vplivajo tudi na ostale ekološke funkcije. Na zbitih tleh se poveča površinski odtok vode, poveča se vodna in vetrna erozija, ti trije dejavniki pa so glavni povzročitelji degradacije tal v Evropi. Suha zbita tla omogočajo lažje izpiranje pesticidov v podtalnico, zaradi slabše rasti korenin pride do izpiranja dušika. V zbitih tleh, nasičenih z vodo potekajo anaerobni procesi, ki v ozračje sproščajo toplogredne pline (Keller in sod., 2013). Vse to so dejavniki, ki močno vplivajo na kakovost okolja in ne samo na učinkovitost pridelave hrane.

V svetu je zaradi zbitosti degradiranih 68 milijonov ha kmetijskih zemljišč, od tega 33 milijonov ha v Evropi (Hamza in Anderson, 2005) (Slika 1). Te številke niso velike glede na to, da se s kmetijsko mehanizacijo pri direktni setvi, brez obdelave tal povozi 30 % površine njive, pri minimalni obdelavi tal se povozi 60 % površine, pri konvencionalni obdelavi pa se povozi več kot 100 % površine njive (Radford in sod., 2001). Seveda pa na zbijanje samih tal vplivajo še ostali dejavniki, kot so vrsta tal, globina tal ter vremenske razmere v času obdelave.

Kmetovalci namenijo premalo pozornosti vplivu zbitih tal na rastline. Uporabljajo težko kmetijsko mehanizacijo, velikokrat zaradi narave dela tla obdelujejo ob neugodnih razmerah in s tem povzročijo zbijanje tal. Posledično sta rast in razvoj rastlin na takšnih površinah slabša, kmetovalci pa v zmoti velikokrat iščejo vzroke v nezadostni založenosti tal s hranili.

S poskusom smo želeli pokazati, kakšni so vplivi zbitih tal na rastline, da bi omogočili lažje razumevanje in prepoznavanje teh znakov v naravi.



Slika 1: Zemljevid naravne dovzetnosti tal za zbitost v 27 državah članicah EU (Vodna ..., 2009).

1.2 NAMEN DELA

Cilj naloge je proučiti, kako povečana zbitost tal vpliva na rast, razvoj ter na nekatere fiziološke procese (fotosinteza, dihanje, vodna bilanca, mineralna prehrana) pri izbrani kmetijski rastlini. Za preučevano rastlino smo si izbrali koruzo, ker je ena izmed glavnih poljščin, ki se prideluje pri nas in v svetu. Koruza, v primerjavi z drugimi kmetijskimi rastlinami, dobro prenaša sušni stres, kar nam je omogočilo lažje opazovanje sočasnega vpliva sušnega stresa in zbitosti tal na rastline koruze.

1.3 HIPOTEZE

Postavili smo naslednje delovne hipoteze:

- pričakujemo, da bo zaradi zbitosti tal prišlo do motenj sprejema vode in zmanjšanje razpoložljivosti vode v poskusni rastlini.
- pričakujemo, da se bo pri rastlinah na zbitih tleh ob nastopu suše prej pojavila stomatalna inhibicija fotosinteze.

2 PREGLED OBJAV

2.1 ZBITOST TAL V KMETIJSKI PROIZVODNJI

Zbijanje tal je stiskanje talnih delcev, ki v tleh zmanjšuje velikost por in s tem razpoložljivega prostora za zrak in vodo. Zbitost tal je oblika fizikalne degradacije tal, ki je pogosto posledica nepravilnega ravnanja kmetovalcev. Posledice so zmanjšani pridelki in povečana možnost pojava erozije.

Obstaja več načinov zbijanja tal, v grobem jih delimo na naravne in umetne načine zbijanja tal (Badalíková, 2010).

Naravni način zbijanja tal je predvsem pogojen z lastnostmi tal:

- vpliv dežnih kapelj, ki povzročijo zaskorjenost površja. Zaskorji se približno 1 cm površja, odvisno od lastnosti tal. Pojav zaskorjenosti je problematičen predvsem po setvi, ker rastline ne morejo vznikniti. Pri močni zaskorjenosti površja je infiltracija vode v tla slabša, zaradi večjega površinskega odtoka.
- pritisk rasti korenin
- zaporedno zamrzovanje in taljenje

Umetni načini zbijanja tal, zaradi vpliva človeka:

Neposredni:

- priključki za obdelavo zemlje, primer: oranje vedno na isti globini
- prehodi, pritiski in zdrs kmetijske mehanizacije

Posredni:

- slaba kmetijska praksa: slaba založenost tal z organskimi snovmi, nepravilno izvajanje kolobarja, slaba založenost tal s hranili

Do zbijanja tal pri obdelavi zemlje prihaja pod vplivom različnih kombinacij tlačnih in strižnih napetosti v tleh in sicer z neposrednim prenosom sile na tla, na primer: teže strojev, vozil ali pa z induciranimi deformacijami kot posledice delovanja orodij in strojev za obdelavo tal. Škodljive so zlasti vibracije (Mrhar, 2005).

Kako močno so tla podvržena zbijanju tal pa je odvisno od stanja in vrste tal. Tla, slabo založena z organsko snovjo, so bolj podvržena zbijanju, ker ne tvorijo močnih talnih agregatov, prav tako ima na stopnjo zbitosti tal velik vpliv vlaga v tleh (Wolkowski in Lowery, 2008). Visoka vsebnost soli v tleh ter nizek pH so prav tako dejavniki, ki prispevajo k slabši stabilnosti talnih agregatov, posledično so taka tla podvržena zbijanju (Liedekerke in Panagos, 2012). Peščena tla so občutljiva na zbijanje, kadar so nasičena z vodo. Z zbijanjem se fizikalne lastnosti tal razmeroma malo spremenijo in jih lahko z ustrezno obdelavo tal spravimo v prvotno stanje. Meljasto ilovnata tla z majhno vsebnostjo koloidnih delcev in posledično slabšo strukturo so močno podvržena zbijanju. Srednje in fino teksturna ilovnata in glinena tla so odporna proti zbijanju pri majhni vsebnosti vode,

pri veliki vsebnosti vode pa lahko pride do močne zbitosti, katere posledice težko popravimo (Horn in sod., 1995).

2.1.1 Vpliv zbitosti tal na fizikalno kemijske lastnosti tal

Zbijanje tal neposredno vpliva na spremembo fizikalno kemijskih lastnosti tal, zmanjšana je funkcija tal v smislu življenjskega prostora, s tem je zmanjšan obseg in stopnja obnove takih tal. Številne talne funkcije so odvisne od sposobnosti tal pri izmenjavi zraka. Kemijska in biološka aktivnost sta odvisni od količine kisika v tleh. Strukturne lastnosti zemljišč se stalno spreminjajo zaradi različnih načinov upravljanja s tlemi, različnih vremenskih razmer in biološke aktivnosti. Spremembe strukture tal lahko imajo negativne ali pozitivne vplive na funkcije tal. Negativni vpliv na strukturo tal je porušitev strukture zaradi zbijanja tal, pozitivni pa oblikovanje sistemov por, ki ustvarjajo ugodno okolje za rast rastlin in delovanje organizmov (Weisskopf in sod., 2010).

Neposreden učinek zbijanja tal se kaže v povečanju gostote tal, ki se izraža v g/cm^3 . V pedologiji navajajo zbitost posameznih talnih horizontov s tako imenovano gostoto zložbe talnih delcev (g_z), ki jo izračunajo po obrazcu:

$$g_z = g_v + 0,009 \% \text{ glin v tleh}, \quad \dots(1)$$

pri čemer je g_v označena prostorninska masa - gostota suhega vzorca tal (Mrhar, 2005).

Mejne vrednosti stopnje zbitosti tal izračunane po omenjenem obrazcu so:

- malo zbita tla do $1,40 \text{ g/cm}^3$
- srednje zbita tla $1,4 - 1,75 \text{ g/cm}^3$
- zelo zbita tla nad $1,75 \text{ g/cm}^3$

Večja kot je gostota tal, bolj neugodno vpliva na procese v tleh. S povečanjem gostote tal se zmanjša poroznost tal. Uničijo se predvsem velike pore, ki jih imenujemo makropore in so bistvene za gibanje vode in zraka v tleh. Z zbijanjem se uniči struktura tal. Zaradi vseh teh dejavnikov se zmanjša stopnja infiltracije vode, prav tako je zmanjšana hidravlična prevodnost tal (gibanje vode v tleh, ko so nasičena z vodo) (Duiker, 2004).

Zbijanje tal vpliva tudi na stanje hranil in rastlinski privzem le teh. Slaba zračnost zbitih tal povzroči izgube dušika z denitrifikacijo, iz organske snovi se ga manj izloči, poveča se izguba dušika, ki ga vnesemo z mineralnimi gnojili, tudi če so tla vlažna pa je transport nitrata in amonija do korenin rastlin slabši (Duiker, 2004).

Vpliv zbitih tal na kemične lastnosti tal sta raziskovala Głąb in Gondek (2014) in ugotovila, da je zbitost tal v njihovem poljskem poskusu povzročila znižanje pH vrednosti tal, kar je povzročilo večjo razpoložljivost Zn v tleh. Preučevali so tudi vpliv gnojenja zbitih tal z dušikom in rezultati so pokazali močno povečano razpoložljivost mineralnega dušika v tleh, razpoložljivost P in K pa se je močno zmanjšala. Hkrati se je z večjo razpoložljivostjo N v tleh zmanjšal pH, kar pa je spet vodilo v povečanje razpoložljivosti nekaterih mikroelementov, v njihovem primeru Mn in Zn. V njihovem primeru se vsebnost dušika v zbitih tleh ni zmanjšala, kot so to navajali nekateri drugi avtorji (Lipiec in

Stepniewski, 1995). Iz tega lahko sklepamo, da so odzivi procesov, ki se odvijajo v tleh, močno odvisni od le teh; je pa dejstvo, da zbita tla prispevajo tudi k izpuščanju toplogrednih plinov (CO_2 , CH_4 , med drugimi tudi N_2O) in s tem pripomorejo h globalnemu segrevanju ozračja (Horn in sod., 1995).

2.2 ODZIV RASTLIN NA POVEČANO ZBITOST TAL

Na rast in razvoj rastlin vplivajo različni okoljski dejavniki. Zbita tla so eden od okoljskih dejavnikov, ki vplivajo na rizosfero rastline, ki je ključnega pomena za izmenjavo snovi med rastlino in tlemi. Zbita tla pomenijo za rastlino fizični stres in vplivajo na slabšo aktivnost izmenjalnih procesov tla-rastlina. Kvalitativne in kvantitativne spremembe v tleh in posledično spremembe v izmenjalnih procesih med rastlino in tlemi, ki jih povzroča zbijanje tal, negativno vplivajo na rast in razvoj rastline s tem pa tudi na donos in kakovost pridelkov.

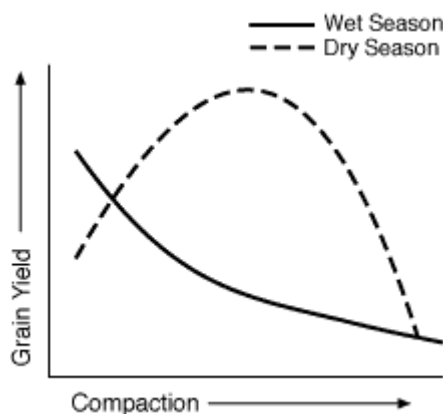
2.2.1 Odziv rasti in razvoja rastlin

Zbijanje tal ima lahko tako zaželene kot nezaželene učinke na rast rastlin (DeJong-Hughes in sod., 2001).

ZAŽELENI UČINKI ZBIJANJA TAL: Ob setvi rahlo stisnjena zemlja pospeši kalivost semena, ker je kontakt med semenom in tlemi boljši – predvsem se izboljša privzem vode. Zmerno zbijanje tudi zmanjša izgubo vode iz tal, ki bi potencialno lahko izhlapela in je tako na voljo rastlinam. V praksi uporabljajo t.i. valjarje, ki jih uporabljajo po setvi poljščin, za boljši vznik.

NEZAŽELENI UČINKI ZBIJANJA TAL: Čezmerno stiskanje zemlje ovira rast korenin, s tem je absorpcijska površina korenin zmanjšana, posledično je izkoristek vode in hranil tudi manjši. Če pri zbitih tleh nastopi suša, lahko rastline zelo hitro propadejo, zaradi majhne absorpcijske površine korenin. Na drugi strani je problem tudi prevelika količina padavin pri zbitih tleh. Zračnost takih tal je zmanjšana, poveča se denitrifikacija, prizadet je metabolizem korenin, pojavijo se bolezni in vse to vpliva na občutno zmanjšanje pridelka, lahko tudi propada rastlin.

Raziskave poljščin kažejo, da se te odzivajo na zbitost tal, kot je prikazano na Sliki 2. V suhem letu se donosi rastlin s povečevanjem zbijanja tal povečujejo. Na določeni točki pa zbijanje nima več pozitivnega vpliva na rastline in začnejo pridelki z nadaljnjim zbijanjem padati. Če pa so tla mokra, se donosi rastlin ob kakršnemkoli zbijanju zmanjšajo (DeJong-Hughes in sod., 2001).



Slika 2: Količina pridelka v odvisnosti od zbitosti tal in vremena (DeJong-Hughes in sod., 2001)

V raziskavi Tubeileh in sod. (2003) so preučevali vpliv zbitosti na rast in razvoj koruze. Ugotovili so, da imajo zbita tla največji vpliv na razvoj korenin. Koreninska masa močno zbitih tal je bila v primerjavi s srednje zbitimi tlemi manjša, v povprečju za 21-37 %. Tudi razvoj listov je bil počasnejši, vendar se je statistično značilna razlika pokazala šele pri starosti rastlin 6-7 tednov. Tudi v raziskavi Nevens in Reheul (2003) so prišli do zaključkov, da imajo zbita tla negativen učinek na rast koruze. Pridelek je bil manjši za 13,2 %, poleg manjših rastlin so opazili tudi zakasnjeno cvetenje.

2.2.2 Motnje preskrbe rastlin z vodo

Spremembe, ki nastanejo ob zbijanju tal nimajo nujno neposrednega vpliva na razvoj korenin in privzem vode, ampak posredno vplivajo na ukoreninjenje in delovanje korenin s spremembami v tleh, ki so posledica zbijanja. Spremembe v strukturi tal, pokanje tal, trdnost tal, skupni volumen por, količina velikih por, volumska vsebnost vode, hidravlična in plinska prevodnost tal, vsaka od teh posameznih sprememb vpliva na odziv korenin in s tem na odziv celotne rastline.

Voda je eden izmed pomembnejših dejavnikov, oziroma lahko rečemo najpomembnejši dejavnik rasti in razvoja rastlin, saj sodeluje v večini pomembnejših fizioloških procesov. Voda je v rastlinski celici topilo, transportni medij, reaktant oziroma substrat (fotoliza vode v fotosintezi, hidroliza škroba,...) (Taiz in Zeiger, 2010), hkrati pa je najpogostejši omejujoči abiotski dejavnik rasti (suša).

Za dober privzem vode je potreben dobro razvit koreninski sistem, ki ima veliko površino za črpanje vode in posledično tudi hranil. Absorpcija vode v rastlino poteka na osnovi razlike v vodnem potencialu tal in korenine. Ta gradient pa ima pri rastlinah, ki hitro oddajajo vodo in rastlinah, ki jo oddajajo počasi, različni osnovi. Če rastlina malo transpirira, gre za aktivno ali osmotsko absorpcijo vode, če pa rastlina močno transpirira, pa gre za vlek vode skozi korenine. Pomembno je tudi primerno razmerje med površino korenin in površino listov rastline, ki pogojuje učinkovitost transpiracije in s tem tudi preskrbljenosti rastline z vodo. Transpiracijo uravnavajo listne reže s svojim zapiranjem in odpiranjem, ki pa je posledica različnih regulatornih dejavnikov (koncentracija CO_2 v

celicah, svetloba, temperatura, veter, vodni potencial lista). Vodni potencial lista pa je odvisen od preskrbljenosti rastline z vodo. Nekatere rastline začnejo listne reže zapirati pri vodnem potencialu 0,7 do -1,5 MPa, tudi podnevi, ker na ta način poskušajo varčevati z vodo, ki je osnova za njihovo delovanje (Taiz in Zeiger, 2010).

Najboljši kazalec vodnega stresa je sprememba v vodnem potencialu tkiva in sicer padec potenciala tlaka – turgorja. Navzven se to kaže v venenju rastline, v skrajnem primeru tudi odmrtnje rastline. Na nivoju celice in procesov v rastlini so na vodni stres najbolj občutljivi: celična rast, izgradnja celične stene, sinteza proteinov in redukcija nitrata (Taiz in Zeiger, 2010).

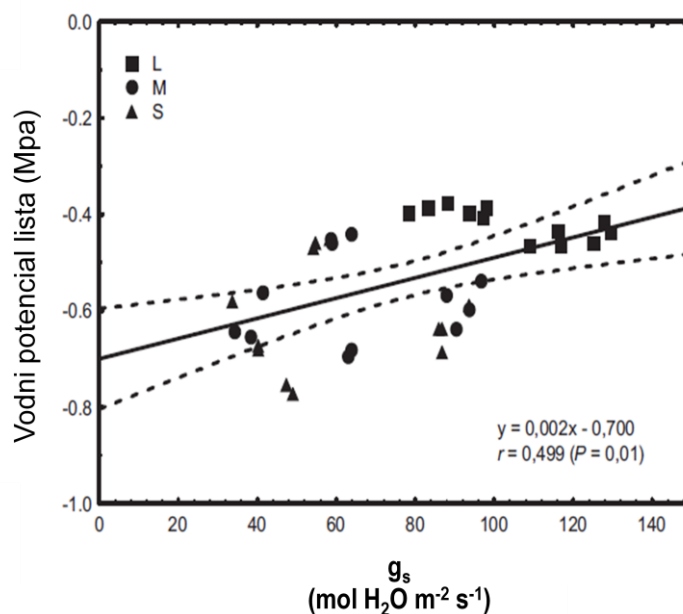
V raziskavi Grzesiak in sod. (2013) so preučevali vpliv zbitosti tal na vodni potencial lista in izmenjavo plinov pri koruzi in pšenici. Poskusne rastline so rasle v rizoboksih širine 25 cm, višine 40 cm, debeline 2 cm (skupni volumen 2 L) v rastni komori s kontroliranimi pogoji (temperatura, zračna vlaga, osvetlitev, namakanje). Rizobokse so napolnili z mešanico vrtnje zemlje - 85 % (ilovnata tla) ter 15 % meljasto-peščene ilovice. Skupni volumen por je pri malo zbitih tleh 53,5 %, pri srednje zbitih 49,0 %, pri močno zbitih 47,2 %. pH tal je 7,1, vsebnost organskega ogljika 0,7. Vrednost malo zbitih tal je 1,1 g/cm³, srednje 1,34 g/cm³ in močno zbitih tal 1,58 g/cm³. Pri koruzi se je vodni potencial lista v času od 8.00 do 16.00 ure pri močni zbitosti tal zmanjšal na -0,8 MPa. Pri pšenici se je v tem času, pri močni zbitosti, zmanjšal na -1,0 MPa. Vodni potencial lista je odziv različnih mehanizmov in se spreminja glede na hormonske signale (npr.: ABA-abscizinska kislina), ki prihajajo iz korenin.

V zbitih tleh rastline ne morejo v koreninah ustvariti dovolj močan turgor, ki bi potiskal zemljo na stran. Tako je pritok vode do korenine ali v korenino oviran, kar pri rastlinah povzroči stres. V koreninah se prične izločati hormon abscizinska kislina (ABA), ki po rastlini potuje preko ksilema in na rastlino učinkuje na način, da se pričnejo listne reže v listih pripirati. Na ta način rastlina varčuje vodo – vodni potencial lista se poveča, vendar je hkrati zmanjšana tudi asimilacija ogljika. Ta pojav imenujemo stomatalna inhibicija fotosinteze, hkrati se zmanjša tudi transpiracija (Grzesiak in sod., 2013).

Zmanjšanje biomase rastlin, ki so rasle na zbitih tleh, je povezano z razmerjem izmenjave plinov. Rezultati raziskave Grzesiak in sod. (2013) so pokazali zmanjšanje fotosinteze tako pri koruzi kot pri pšenici. Voda ni bila omejujoč dejavnik in zato je zmanjšanje fotosinteze posledica vpliva zbitih tal. Pri rastlinah, ki rastejo na močno zbitih tleh, lahko svetloba na rastišču predstavlja preveliko energijo zaradi česar pride do poškodb fotosintetskih pigmentov. Takšne poškodbe vodijo v manjšo fotosintezo rastlin, pa tudi v pripiranje listnih rež in manjšo transpiracijo. Če se reže dalj časa zaprte, pride do sprememb v sintezi klorofila, funkcionalnih in strukturnih sprememb v kloroplastih in motenj v akumulaciji in razporeditvi asimilacijskih produktov. Pri nizkem vodnem potencialu lista so motnje fotosinteze na molekularni ravni povezane z zmanjšanim elektronskim transportom preko fotosistema II in s strukturnimi poškodbami fotosistema II in LHC kompleksa.

V isti raziskavi (Grzesiak in sod., 2013) je raziskovalce zanimalo, ali je med vodnim potencialom lista in parametri izmenjave plinov (fotosinteza, transpiracija, prevodnost listnih rež) kakšna povezava. Statistično značilnih povezav pri koruzi ni bilo, je pa bila

najmočnejša povezava pri koruzi in pšenici med vodnim potencialom lista in prevodnostjo listnih rež, ki nakazuje tesno povezavo med njima (Slika 3).



Slika 3: Linearna korelacija med vodnim potencialom lista in prevodnostjo listnih rež pri različnih zbitostih tal (L – malo zbita tla, M – srednje zbita tla, S – močno zbita tla). Črtkane črte kažejo stopnjo zaupanja, pri $P = 0,05$ in "r" je koeficient korelacije (Grzesiak in sod., 2013).

2.2.3 Motnje mineralne prehrane rastlin

Zaradi sprememb v tleh je moten tudi privzem hranil. Rastlinski koreninski sistem se v zbitih tleh ne razvije pravilno in s tem je izmenjava snovi med tlemi in koreninami rastlin spremenjena oziroma ovirana. Zbita tla povzročijo razvoj plitvega in nerazvejanega koreninskega sistema, razvoj katerega se razlikuje v odvisnosti od vrste rastline in lahko tudi od sorte. Tak koreninski sistem je manj učinkovit, predvsem pri izkoriščanju slabo mobilnih mineralnih hranil. Tudi privzem dobro mobilnih mineralnih hranil je lahko oviran ali onemogočen zaradi kemijskih sprememb v rizosferi. V kolikšni meri rastline izkoriščajo hranila iz zbitih tal je predvsem odvisno od stopnje zbitosti tal, vsebnosti vode v tleh in pa založenosti tal s hranili.

Lipiec in Stepniewski (1995) poročata, da ima lahko v tleh, ki so dobro založena s hranili in dobro preskrbljena z vodo, zmerno zbijanje tal pozitiven učinek na privzem hranil. V tleh z optimalno količino vode je hidravlična prevodnost tal z zmernim zbijanjem izboljšana tako v primeru masnega toka kot tudi pri difuziji ionov, lahko pa se poveča tudi koncentracija ionov v tleh. Pri nadaljnjem zbijanju pa pride pri določeni zbitosti do negativnih učinkov, ki vodijo v zmanjšanje difuzijskega koeficienta, pride do zmanjšanja por in s tem je tudi ovirana penetracija korenin. Masni tok je pomemben mehanizem pri transportu naslednjih hranil: N, Ca, Mg, S, B, Cu, Zn, Fe, Cl, z difuzijo pa poteka transport P in K.

Dolan in sod. (1992) so ugotavljali vpliv zbitih tal na privzem hranil P in K pri rastlinah koruze. Pri zbitih tleh je prišlo do zmanjšanja privzema hranil za 22 % v letu, ko je bilo padavin manj od letnega povprečja za čas rasti koruze. V letu, ko je bilo padavin več od letnega povprečja za čas rasti koruze, pa statističnih razlik v zmanjšanju privzema hranil ni bilo. Njihov poskus prikazuje močno povezanost vpliva suše in zbitosti tal. Ta dva ločena dejavnika sama po sebi ne bi naredila opazne škode, v kombinaciji pa je učinek na rast in razvoj rastlin negativen.

Nevens in Reheul (2003) sta preučevala vpliv zbitih tal na privzem in vsebnost dušika pri koruzi za silažo. Vpliv zmanjšanja dušika v rastlini naj bi bila posledica zmanjšane rasti korenin rastline in zmanjšane stopnje mineralizacije dušika v tleh. Privzem dušika pri koruzi na zbitih tleh se je zmanjšal za 23,2 % (46,2 kg/ha). Količina dušika v rastlinah ob žetvi je bila, pri zbitih tleh, ravno tako manjša.

3 MATERIALI IN METODE DELA

3.1 OBMOČJE IZVEDBE POSKUSA

Poskus je potekal v letu 2012. Izvedli smo ga v steklenjaku na Laboratorijskem polju Biotehniške fakultete v Ljubljani. Meritve smo opravili v laboratoriju Katedre za aplikativno botaniko, ekologijo, fiziologijo rastlin in informatiko ter Katedri za pedologijo in varstvo okolja.

3.2 MATERIAL

Pri izvedbi poskusa smo za sestavo kolon uporabili PVC obroče višine 10 cm in premera 15 cm. Dva obroča smo skupaj sestavili s pomočjo gumijaste manšete in silikona. Za drenažo kolon smo uporabili kremenčev pesek. Zemljo smo zbili z debelejšo leseno palico. Za namakanje smo na dno kolone pritrdili cevko, ki je bila povezana s plastično posodico, v katero smo dozirali vodo, kjer je bilo potrebno. Vsaka kolona je imela svojo posodico za namakanje.

3.2.1 Tla

Poskus smo zastavili v kolonah, zato je bilo potrebno zemljo pripeljati. Pripeljali smo jo iz Moškanjcev v maju 2012. Tla Ptujsko – Dravskega polja so se razvila na peščeno prodnatih rečnih nanosih in spadajo v skupino evtričnih rjavih tal. Tekstura tal je ilovnata (Preglednica 1).

Preglednica 1: Kemične in fizikalne lastnosti tal v Moškanjcih.

Fizikalne lastnosti tal	
Glina (%)	20,30
Melj (%)	48,20
Pesek (%)	31,50
Kemijske lastnosti tal	
pH	6,00
Kationska izmenjalna kapaciteta (mmol / 100 g)	17,50
Razmerje C/N	9,00
Izmenljivi Ca ²⁺ (mmolc/ 100g)	8,05
Izmenljivi Mg ²⁺ (mmolc/ 100g)	0,60
Izmenljivi K ⁺ (mmolc/ 100g)	1,10
Izmenljivi Na ⁺ (mmolc/ 100g)	0,06
Nasičenost z bazami (%)	56,00
Organski ogljik v tleh	1,45
Skupni dušik	0,16
P ₂ O ₅ [mg/100g]	35,20
K ₂ O [mg/100g]	38,10

3.2.2 Rastlinski material

Za izvedbo poskusa smo izbrali hibrid koruze 'PR38A79' (FAO 330), ki je primeren za setev na območjih celotne Slovenije in ima odlične lastnosti, zato se veliko kmetovalcev odloči za setev tega hibrida. Hibrid 'PR38A79' spada med trde zobanke, glede na čas zorenja pa ga uvrščajo med srednje pozne sorte. Odlikuje ga hitra mladostna rast in razvoj dobrega koreninskega sistema, kar vpliva na dobro odpornost hibrida na sušo. Primeren je za pridelavo koruze za zrnje in za silažo, odlikujejo ga visoki pridelki in glede na zrelostni razred (FAO 330) v jeseni hitro sprošča vodo iz zrnja. V Sloveniji se uporablja predvsem za pridelavo suhega zrnja (Katalog ..., 2013).

3.3 METODE

3.3.1 Zasnova poskusa

Poskus smo zasnovali v steklenjaku Laboratorijskega polja BF. Proučevali smo odziv rastline na razvijajočo sušo ob majhni, srednji in veliki zbitosti tal (glej Sliko 4). Zemljo smo najprej presejali skozi 4 mm sito in jo s tem homogenizirali. Kolone smo sestavili iz PVC obročev višine 10 cm in premera 15 cm, s pomočjo gumijaste manšete in silikona. Na dno kolon smo vstavili cevke za namakanje in nasuli 2 cm kremenčevega peska, ki je služil kot drenaža. Za dosego različnih zbitosti tal smo zatehtali različne količine zemlje. Za dosego gostote $1,1 \text{ g/cm}^3$, t.j. majhne zbitosti, smo zatehtali 1901,0 g zemlje in jo samo nasuli v kolone, za dosego gostote $1,3 \text{ g/cm}^3$ (srednja zbitost) smo zatehtali 2246,7 g zemlje, katero smo s pomočjo debelejšje lesene palice rahlo zbili, za dosego gostote $1,5 \text{ g/cm}^3$ (velika zbitost) smo zatehtali 2592,3 g zemlje, katero je bilo potrebno močno zbiti. Ko so bile kolone napolnjene z zemljo smo jih namočili z vodo do poljske kapacitete tal, nato smo posejali seme koruze. Polovico rastlin smo med poskusom redno namakali, polovici pa nismo dodajali vode.

3.3.2 Shema poskusa

Slika 4 prikazuje shemo poskusa. Za vsako obravnavanje (MS, SS, VS, MN, SN, VN) je bilo šest ponovitev, torej je bilo vse skupaj posajenih 36 rastlin koruze.

MS	VN	MN
VS	MN	VN
SS	VS	MS
SS	SN	MN
MS	SS	SN
MS	SN	VN
VS	SN	SS
SN	SS	MS
SN	MN	VN
VN	VS	MS
MN	VS	VN
SS	VS	MN

Legenda:

MS - majhna zbitost, suša

SS - srednja zbitost, suša

VS - velika zbitost, suša

MN - majhna zbitost, namakano

SN - majhna zbitost, namakano

VN - majhna zbitost, namakano

Slika 4: Shema poskusa v steklenjaku

3.3.3 Seznam opravil

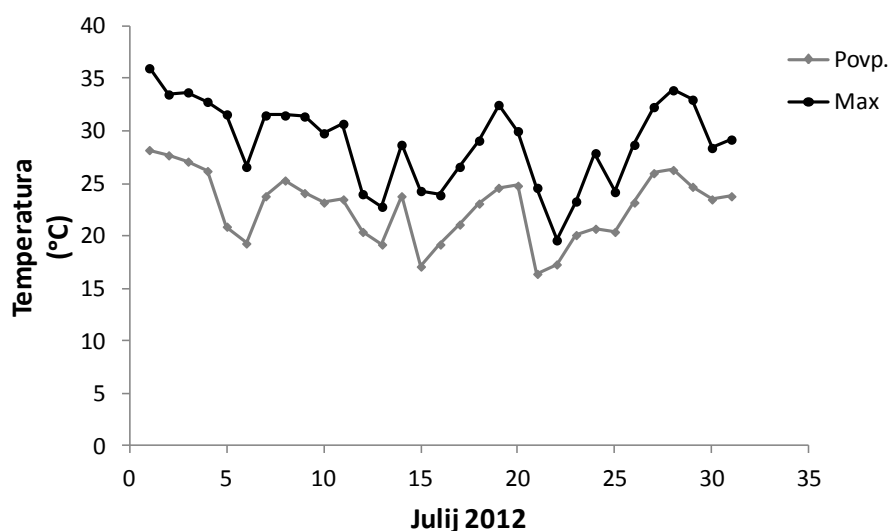
V Preglednici 2 so predstavljena vsa opravila, ki smo jih izvedli v času poskusa.

Preglednica 2: Potek opravljenih del in meritev, Ljubljana 2012.

DATUM	OPRAVLJENO DELO / MERITEV
2.5.2012	Dovoz zemlje
8.5.2012	Presevanje zemlje skozi 4 mm sito
23.5.2012	Tehtanje zemlje za napolnitev kolon
31.5.2012	Polnjenje kolon z zemljo
1.6.2012	Zalivanje kolon
4.6.2012	Zalivanje kolon
5.6.2012	Saitev koruze 'PR38A79'
24.7.2012	Zalivanje kolon. Pričetek meritev fotosinteze. Sedmi polno razviti list pri koruzi
25.7.2012	Izvajanje meritev fotosinteze, vsebnosti klorofila, vodnega potenciala, TDR
26.7.2012	Izvajanje meritev fotosinteze, vsebnosti klorofila
27.7.2012	Izvajanje meritev fotosinteze, TDR. Kolone zalite do poljske kapacitete tal, vendar ne kolone, ki so bile namenjene preiskovanju vpliva sušnega stresa
28.7.2012	Izvajanje meritev fotosinteze, vsebnosti klorofila, vodnega potenciala, TDR
29.7.2012	Izvajanje meritev fotosinteze, vsebnosti klorofila, TDR. Kolone zalite do poljske kapacitete tal, vendar ne kolone, ki so bile namenjene preiskovanju vpliva sušnega stresa
30.7.2012	Izvajanje meritev fotosinteze, vsebnosti klorofila, vodnega potenciala, TDR. Kolone zalite s 50 ml vode, vendar ne kolone, ki so bile namenjene preiskovanju vpliva sušnega stresa. Tehtanje sveže mase koruze. Sedmi polno razviti list pri koruzi
6.8.2012	Tehtanje suhe mase koruze
30.11.2012	Mletje vzorcev za meritve HPLC
15.1.2013	Priprava vzorcev za meritve HPLC
16.1.-18.1.2013	Meritve HPLC

3.3.4 Vremenske razmere v času poskusa

V času izvajanja meritev, torej v mesecu juliju 2012, je bila povprečna mesečna temperatura 22,7°C, količina padavin pa 113 mm. To so splošni podatki, ki nam posebnega vpliva na potek izvajanja meritev oziroma na rezultate meritev, ne povejo veliko (Slika 5). V Preglednici 3 sem zato zbrala podatke oziroma povprečja temperatur za dneve izvajanja meritev in sicer za čas izvajanja meritev v posameznem dnevu, torej od osme ure zjutraj do štirih popoldne ter povprečne dnevne temperature. Podatki so iz sinoptične meteorološke postaje Ljubljana-Bežigrad, ki beleži podatke na pol ure (ARSO, 2012).



Slika 5: Povprečne in maksimalne temperature v mesecu juliju 2012 iz sinoptične meteorološke postaje Ljubljana-Bežigrad.

Preglednica 3: Povprečne temperature v času izvajanja meritev (od 8.00 h do 16.00 h) po dnevih ter povprečne dnevne temperature.

Datum	Povp. temp(°C)	Povp. dnevne temp. (°C)
24.7.2012	25,2	20,7
25.7.2012	21,6	20,4
26.7.2012	24,7	23,2
27.7.2012	28,5	26,0
28.7.2012	29,6	26,5
29.7.2012	29,4	24,7
30.7.2012	25,8	23,5

3.3.5 Merilne metode

3.3.5.1 Merjenje vsebnosti klorofila

Pri ugotavljanju vsebnosti klorofila v listih smo meritve opravili na posamezni rastlini in sicer na zadnjem polno razvitem listu, uporabili smo napravo SPAD-502 klorofilometer (Minolta, Japonska). Na vsaki rastlini smo na zadnjem polno razvitem listu izmerili tri vrednosti vsebnosti klorofila, zabeležili pa povprečje teh vrednosti. Merjenje vsebnosti

klorofila s SPAD-502 klorofilmetrom je nedestruktivna metoda, površina, ki jo potrebujemo za izvedbo meritve je lahko zelo majhna (2x3 mm), zato lahko meritve izvajamo tudi na manjših listih. Je zelo hitra in enostavna merilna metoda. Naprava SPAD-502 vsebuje dva vira svetlobe (650 in 940 nm) in detektor, ki meri prepustnost svetlobe skozi list. Ključno je, koliko svetlobe krajše valovne dolžine v listu absorbira klorofil. Izmerjene vrednosti (t.i. SPAD vrednosti) so ocena vsebnosti klorofila.



Slika 6: Klorofilmetar SPAD-502 (Minolta) (ENVCO, 2013)

3.3.5.2 Meritve fotosinteze

Na splošno lahko merimo fotosintezo s spremljanjem spreminjanja koncentracij CO_2 in O_2 v določeni omejeni atmosferi. Pri tem moramo upoštevati tudi druge fiziološke procese, pri katerih prihaja do izmenjave teh dveh plinov med rastlino in okoljem. To sta dihanje (respiracija) in svetlobno dihanje (fotorespiracija), pri katerih se O_2 porablja, CO_2 pa tvori. Meritve fotosinteze na svetlobi so torej spremljanje neto-fotosinteze (asimilacija + disimilacija) (Vodnik, 2001).

Za izvajanje meritev fotosinteze smo uporabili prenosni merilni sistem LiCor-6400 (LI-COR Biosciences, Lincoln, ZDA), ki meri CO_2 s pomočjo infra-rdečega plinskega analizatorja – IRGA. Metoda je natančno opisana v delu Vodnik (2001).



Slika 7: Prenosni merilni sistem LiCor-6400 (foto: Novak)

Meritve fotosinteze smo izvajali vsak dan v obdobju od 24.7.2012 do 30.7.2012, od osme ure zjutraj do približno šestnajste ure. Za izvedbo meritve smo si na rastlini izbrali zadnji polno razviti list koruze. V merilno kiveto smo vstavili list tako, da je bila celotna površina okenca merilne kivete pokrita z listom. Koncentracija CO_2 je bila uravnana na $400 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$, temperatura lista na 25°C , svetloba na $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, kar je bilo v svetlobnem saturacijskem območju fotosinteze. Posamezno meritev smo zaključili, ko je bila dosežena stabilna razlika med koncentracijo CO_2 v zraku, ki je bil v kiveto dovajan in zrakom, ki je izstopal iz kivete. Hkrati z zapisom fotosintetskih parametrov: neto fotosinteze (P_n), prevodnosti listnih rež (g_s), transpiracije (E), itd., je bil list osvetljen s saturacijskim svetlobnim pulzom, fluorometer na glavi merilne kivete pa je izmeril oddano svetlobo. Na ta način smo izmerili dejansko fotokemično učinkovitost (F_v'/F_m') merjenega lista.

3.3.5.3 Merjenje vodnega potenciala

Vodni potencial je merilo za razpoložljivost vode v nekem sistemu, v našem primeru rastlini koruze.

Uporabili smo metodo, ki temelji na vzpostavitvi ravnotežja, to je merjenje vodnega potenciala s tlačno (Scholander-jevo) komoro (Scholander in sod., 1964). Vodni potencial smo merili v treh terminih (25.7., 28.7., 30.7.2012). Za meritev vodnega potenciala koruze smo izbrali tretji polno razvit list koruze, katerega delček smo vstavili v tlačno komoro. Meritve smo izvajali okoli dvanajste ure, ko so rastline izpostavljene največjemu sušnemu stresu. Del lista posamezne rastline smo odrezali sproti in ga vstavili v odprtino

gumijastega tesnila, ki je vstavljeno v pokrov tlačne komore (chamber 3005-1223, Soil Moisture Equipment Corp., Goleta, ZDA). Pokrov z vstavljenim listom smo privili na tlačno komoro. Odrezano površino smo nato opazovali pod povečevalnim steklom in hkrati s počasnim odpiranjem ventila za dovod zraka povečevali tlak v komori. Ko se je na odrezani površini lista koruze pojavila ksilemska tekočina, smo ventil zaprli in odčitali tlak. Odčitani tlak ustreza velikosti ksilemskega negativnega tlaka, ki je bil v listu, preden smo ga odrezali.

Ko list odrežemo z rastline, tenzija v ksilemu preneha. Potencial tlaka (turgor) naraste do nič. Voda iz ksilema prehaja v sosednje celice, kjer je vodni potencial bolj negativen. Zaradi tega voda izgine iz odrezane površine listnega peclja. List zapremo v tlačno komoro in povečamo tlak do te mere, da se ksilemski sok spet pokaže na odrezani površini. Tlak, ki je za to potreben, po absolutni vrednosti ustreza tenziji oz. potencialu tlaka, ki je bil v ksilemu pred tem, ko smo list odrezali (Vodnik, 2001).



Slika 8: Tlačna (Scholander-jeva) komora (Katedra za aplikativno ..., 2009)

3.3.5.4 Merjenje vsebnosti vode v tleh

Vsebnost vode v kolonah smo merili hkrati z merjenjem fotosinteze pri rastlinah, uporabili smo FDR metodo. FDR (Frequency Domain Reflectometry – merjenje časa odboja) metoda je ena izmed najbolj razširjenih metod posrednega ugotavljanja vsebnosti vode v tleh in je nedestruktivna. Pri FDR metodi gre za določevanje dielektrične konstante medija, z merjenjem časa, ki ga potrebuje elektromagnetni val za širjenje vzdolž elektromagnetne linije (elektrode), ki je obkrožena z medijem.

Naprava je sestavljena iz sonde SM-200 in konzole – HH2 moister meter (Delta-T, Cambridge, VB), na katero je sonda priključena. Sonda ima elektrode v obliki dveh jeklenih palic, ki služijo kot prevodniki, tla okoli in med njimi pa služijo kot dielektrični medij. Naprava proizvaja visokofrekvenčni elektromagnetni signal, ki potuje preko elektrod in se na mestih s spremenjeno upornostjo deloma odbije. Preostali del signala potuje naprej do konca elektrod. Del signala, ki se odbije, se vrne nazaj v FDR sprejemnik.

Naprava meri čas med poslanim in sprejetim signalom. Za določeno linijsko dolžino je časovni interval obratno sorazmeren s hitrostjo širjenja signala v tleh, saj se hitrost zmanjša s povečanjem vsebnosti vode, pri čemer se poveča čas (Eijkelkamp, 2013).

Meritve smo izvajali tako, da smo sondo zapičili v kolono na način, da ni bila preblizu roba kolone in rastline, približno 5 cm globoko. Sprejemnik – HH2 moisture meter je podal vrednost v nekaj sekundah, katero smo zabeležili.

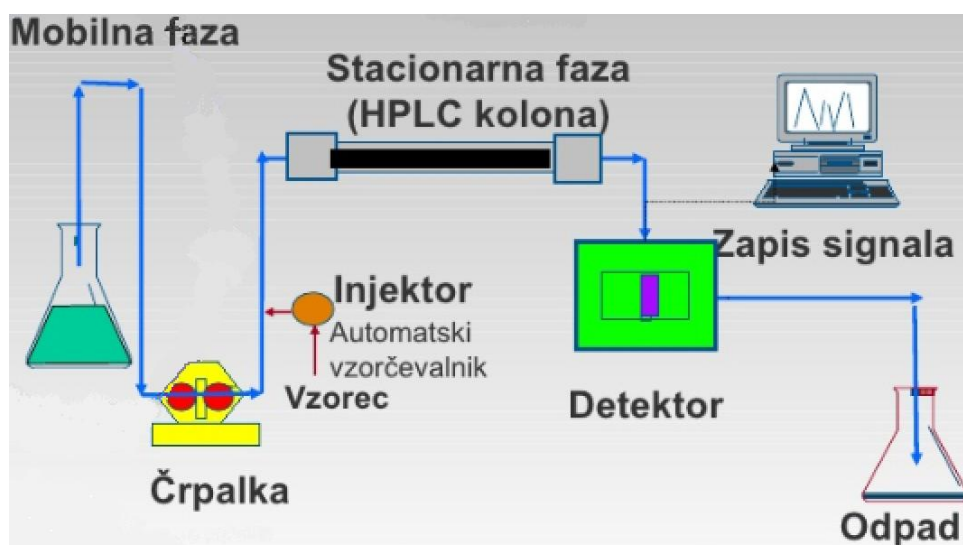


Slika 9: Sonda in HH2 moisture meter (Delta – T Devices) (Eijkelkamp, 2013)

3.3.5.5 Analiza fotosinteznih pigmentov

Analizo fotosinteznih pigmentov smo izvedli s pomočjo tekočinske kromatografije visoke ločljivosti – HPLC (High-Performance Liquid Chromatography).

Pri tekočinski kromatografiji visoke ločljivosti gre za fizično ločevanje posamezne komponente vzorca, da jih lahko identificiramo in določimo njihovo koncentracijo. Kakovost ločbe je odvisna od različnih dejavnikov: izbira stacionarne faze, sestava mobilne faze, dimenzije sistema (predvsem kolone), temperatura kolone, itd. Za vse kromatografske metode velja, da je ločevanje spojin posledica različnega zadrževanja le teh na/v stacionarni fazi (HPLC, 2009).



Slika 10: Shematski prikaz tekočinske kromatografije visoke ločljivosti – HPLC (Čerin, 2010)

Pri delu smo uporabljali naslednjo opremo:

- Liofilizator (ALPHA 1-4) CHRIST
- Hladilna omara (LTH)
- Mlinček Retsch MM200
- Tehtnica (Mettler PM 480)
- Homogenizator Ultra-turrax (Janke & Kunkel GmbH & Co. KG)
- HPLC (Spectra – Physics)
- Računalnik

Vzorci za analizo fotosinteznih pigmentov smo nabrali v treh terminih (25.7., 28.7., 30.7.2012), približno vedno ob istem času, okoli dvanajste ure. Vzorčen je bil tretji polno razvit list koruze, katerega smo del porabili za meritev vodnega potenciala rastline, del pa za analizo fotosinteznih pigmentov. Vzorci smo hranili na ledu, nadaljnje v laboratoriju pa v zamrzovalniku. V laboratoriju smo zamrznjene vzorce liofilizirali, nato zmleli v mlinčku (Retsch, Nemčija) in do uporabe shranili v temne prahovke, ki smo jih zapakirali v PVC vrečke, dodali silikagel in jih shranili v zamrzovalnik.

Pripravo vzorcev in analize fotosintetskih pigmentov smo opravljali v laboratoriju Katedre za aplikativno botaniko, ekologijo, fiziologijo rastlin in informatiko Oddelka za agronomijo.

V centrifugirke smo zatehtali od 0,05 g do 0,12 g zmletga, liofiliziranega rastlinskega materiala. Sledil je postopek ekstrakcije rastlinskega materiala. V centrifugirke, kjer je bilo rastlinskega materiala manj kot 0,06 g smo dodali 3 ml hladnega acetona, v centrifugirke kjer je bilo rastlinskega materiala več kot 0,06 g, pa smo dodali 5 ml hladnega acetona. Nato smo vzorce homogenizirali 20 sekund s pomočjo homogenizatorja Ultra-turrax

(Janke & Kunkel GmbH & Co. KG). Vzorci smo pustili nekaj minut na stojalu, da so se grobi delci usedli. Supernatant smo nato prefiltrirali skozi 0,45 µm injekcijski filter (RC – Vliesverstarkt filter, Sartorius AG) v vzorčno stekleničko za analizo.



Slika 11: Homogenizator Ultra-turrax (Janke & Kunkel GmbH & Co. KG) in ostali pripomočki za pripravo vzorcev za HPLC (Novak, 2013).

Kromatografski pogoji:

- HPLC sistem: Surveyor, Thermo Finnigan, San Jose, USA
- Detektor: DA (diode array) detektor
- Predkolona: Spherisorb ODS2 5U (5 µm, 7,5 x 4,6 mm)
- Kolona: Spherisorb ODS2 5U (5 µm, 250 x 4,6 mm)
- Volumen injiciranja: 20 µl
- Mobilna faza:

A – 100 volumskih enot aceonitrila

– 10 volumskih enot bidestilirane vode

– 5 volumskih enot metanola

B – 2 volumski enoti acetona

- 1 volumska enota etilacetata
- Gradient: linearni gradient od 10 % B do 75 % B v osemnajstih minutah, nato od 75 % do 70 % v sedmih minutah in od 70 % do 100 % v petih minutah
- Pretok mobilne faze: 1 ml / min
- Temperatura kolone: 5°C
- Temperatura avtomatskega podajalnika vzorcev: 4°C
- Detekcija: 440 nm
- Trajanje analize: 30 min

Koncentracije pigmentov smo izračunali po metodi eksterne standarda. Uporabili smo naslednje standarde: neoksantin, anteraksantin in violaksantin proizvajalca DHI Water & Environment, lutein, α-karoten in β-karoten proizvajalca Sigma, zeaksantin proizvajalca Applichem.

S HPLC napravo smo analizirali naslednje fotosintezne pigmente: neoksantin, violaksantin, anteraksantin, zeaksantin, lutein, klorofil b, klorofil a, α-karoten in β-karoten.

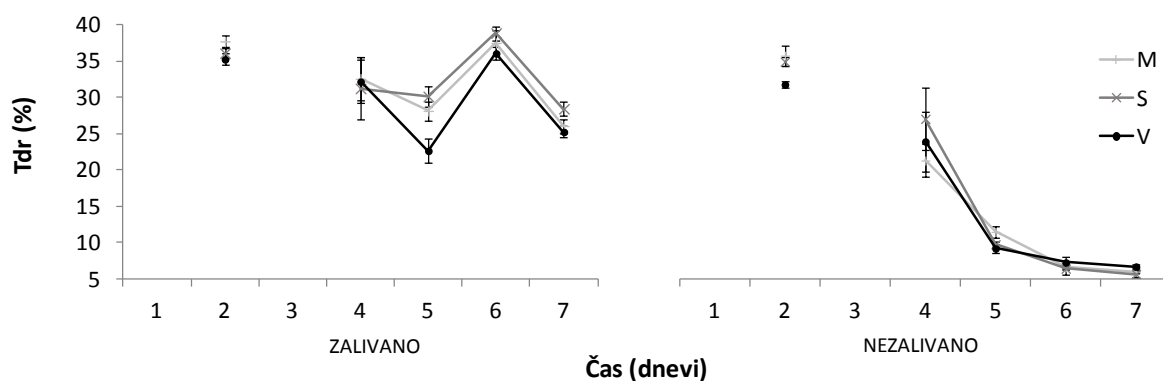
3.3.6 Statistične metode

Za statistično obdelavo in grafične prikaze nekaterih podatkov smo uporabili Microsoft Excel 2007. Rezultate meritev smo obdelali z metodami opisne statistike (povprečja, standardne napake). Za ugotavljanje statistično značilnih sprememb parametrov v času smo podatke obdelali s pomočjo R programa. Podatke smo analizirali z linearnim mešanim modelom, v katerega smo vključili dva fiksna dejavnika: čas in namakanje ter njuno interakcijo. Model smo naredili za obdobje namakanja – od četrtega dne dalje, torej smo imeli štiri ravni dejavnika čas (4., 5., 6., in 7. dan) in dve ravni dejavnika namakanje (namakanje in suša). Zbitost tal smo upoštevali kot slučajni dejavnik, prav tako kolono. Meritve na isti koloni v zaporednih dneh so bile namreč odvisne med seboj in to je bilo potrebno v modelu upoštevati. Prav tako je bilo potrebno upoštevati, da je zbitost tal vplivala na merjene spremenljivke, vendar tega dejavnika zaradi že opisanih dejstev v model nismo mogli vključiti kot fiksne – proučevanega.

4 REZULTATI

4.1 VSEBNOST VODE V TLEH

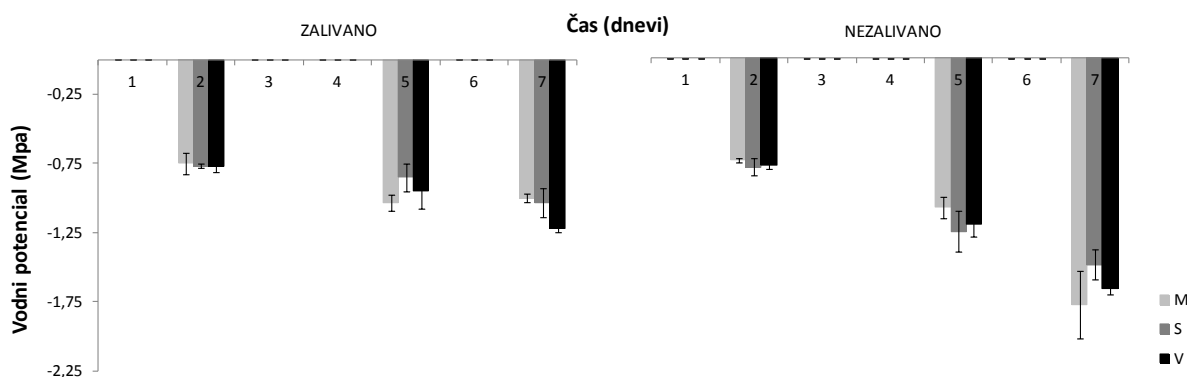
Meritve vsebnosti vode v tleh smo v času izvajanja meritev opravili petkrat. Na sliki 12 levi graf predstavlja zalivane kolone, desni graf pa nezalivane kolone. Vsebnost vode v zalivanih kolonah je nekoliko nihala. Povprečna vsebnost vode se je gibala med 25 in 40 %. V nezalivanih kolonah je vsebnost vode začela padati že četrty dan, ko so bile vrednosti med 20 in 25 %, peti dan pa je vsebnost vode še bolj strmo padla na okoli 10 %.



Slika 12: Vsebnost vode v kolonah za obravnavanji zalivano (levo) in nezalivano (desno) za različne zbitosti tal (M – majhna, S – srednja, V – velika), prikazana so povprečja ± standardne napake, N = 6.

4.2 VODNI POTENCIAL

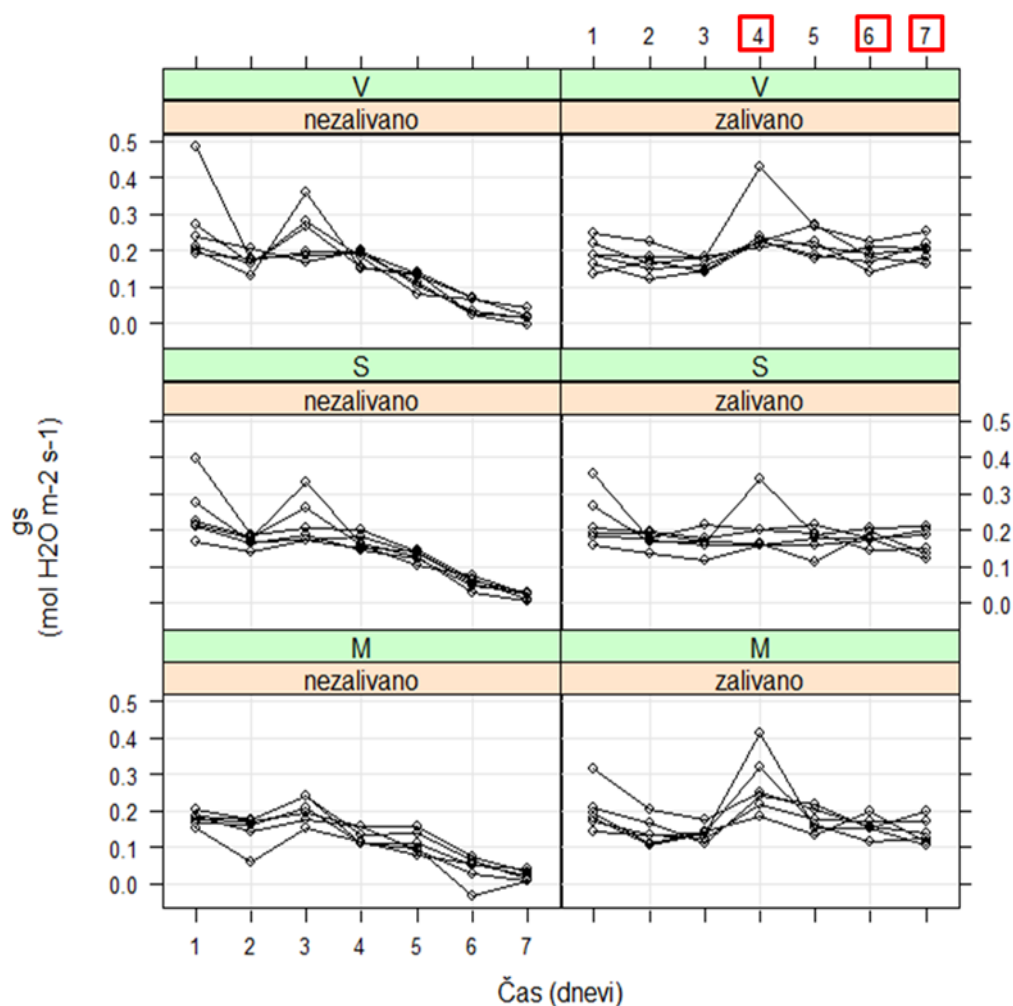
Vodni potencial koruze smo merili v treh terminih in sicer drugi, peti in sedmi dan v opoldanskem času. Vodni potencial pri zalivanih rastlinah je bil v povprečju med -0,75 MPa in -1,25 MPa v vseh treh merjenjih, medtem ko so se pri nezalivanih rastlinah pri drugem merjenju že pokazale razlike. Največja razlika v vodnem potencialu med zalivanimi in nezalivanimi rastlinami se je pokazala zadnji dan meritev, ko je bila vrednost pri zalivanih med -0,75 in -1,25 MPa, pri nezalivanih pa med -1,25 in -1,75 MPa, torej vodni potencial nezalivanih je bil v povprečju nižji približno za 1 MPa.



Slika 13: Vodni potencial koruze za obravnavanji zalivano (levo) in nezalivano (desno) za različne zbitosti tal (M – majhna, S – srednja, V – velika), prikazana so povprečja ± standardne napake, N = 6.

4.3 STOMATALNA PREVODNOST

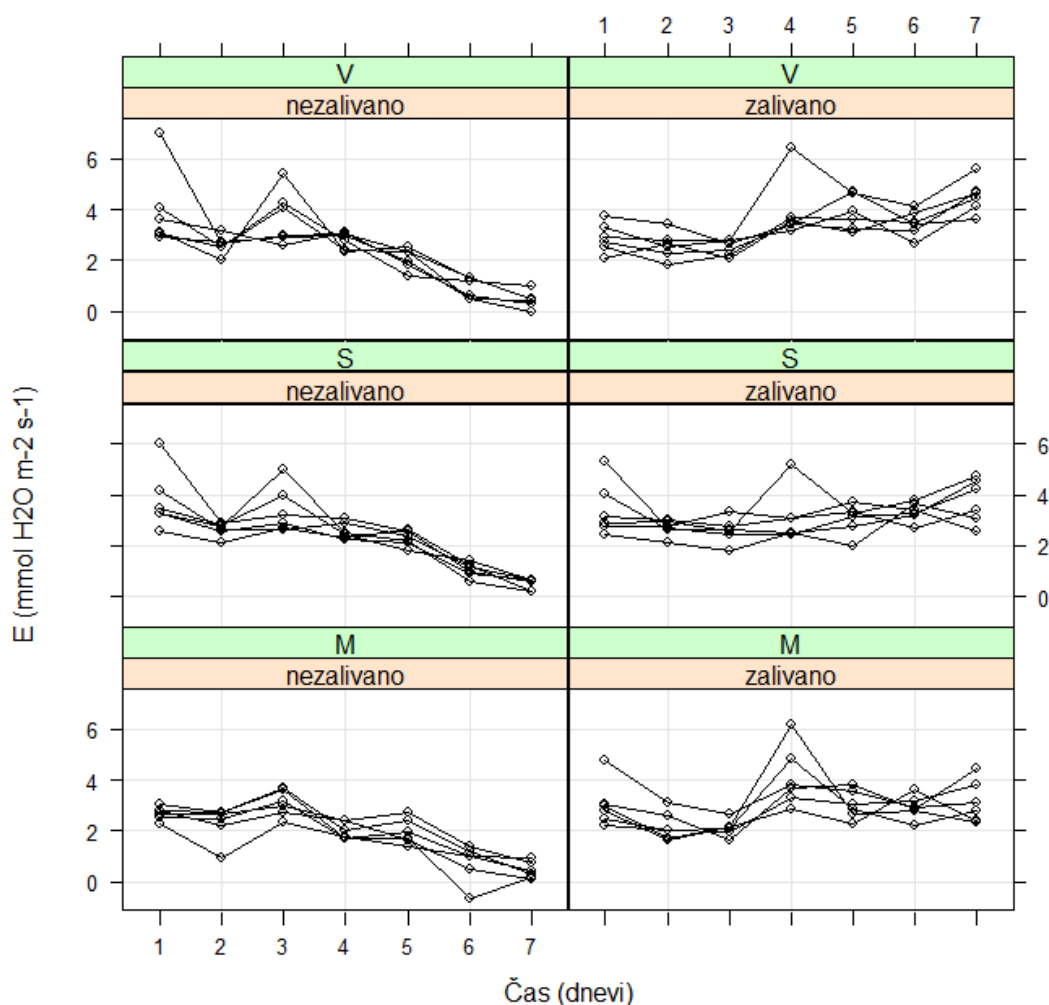
Pri namakanih rastlinah se je statistično značilna razlika pokazala med četrtem in petim dnev, povprečna prevodnost listnih rež se je zmanjšala za $0,04 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in pripadajoč 95 % interval zaupanja od $0,006$ do $0,07 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ter petim in šestim dnev, ko se je povprečna prevodnost listnih rež zmanjšala za $0,07 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in pripadajoč 95 % interval zaupanja od $0,04$ do $0,11 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Slika 14). Povprečje prevodnosti listnih rež četrty dan je bilo $0,24$, peti dan pa $0,19 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Pri nenamakanih rastlinah je statistično značilna razlika samo med četrtem in petim dnev in sicer se je povprečna prevodnost listnih rež v povprečju zmanjšala za $0,05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in pripadajoč 95 % interval zaupanja od $0,02$ do $0,09 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Povprečje prevodnosti listnih rež četrty dan je bilo $0,16 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. V vseh štirih dneh je bila povprečna prevodnost listnih rež namakanih rastlin statistično značilno večja kot povprečna prevodnost listnih rež nenamakanih rastlin, s časom se je ta razlika povečevala.



Slika 14: Prevodnost listnih rež koruze ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni. Rdeči kvadrati pomenijo, da so bile takrat rastline zalite.

4.4 TRANSPIRACIJA

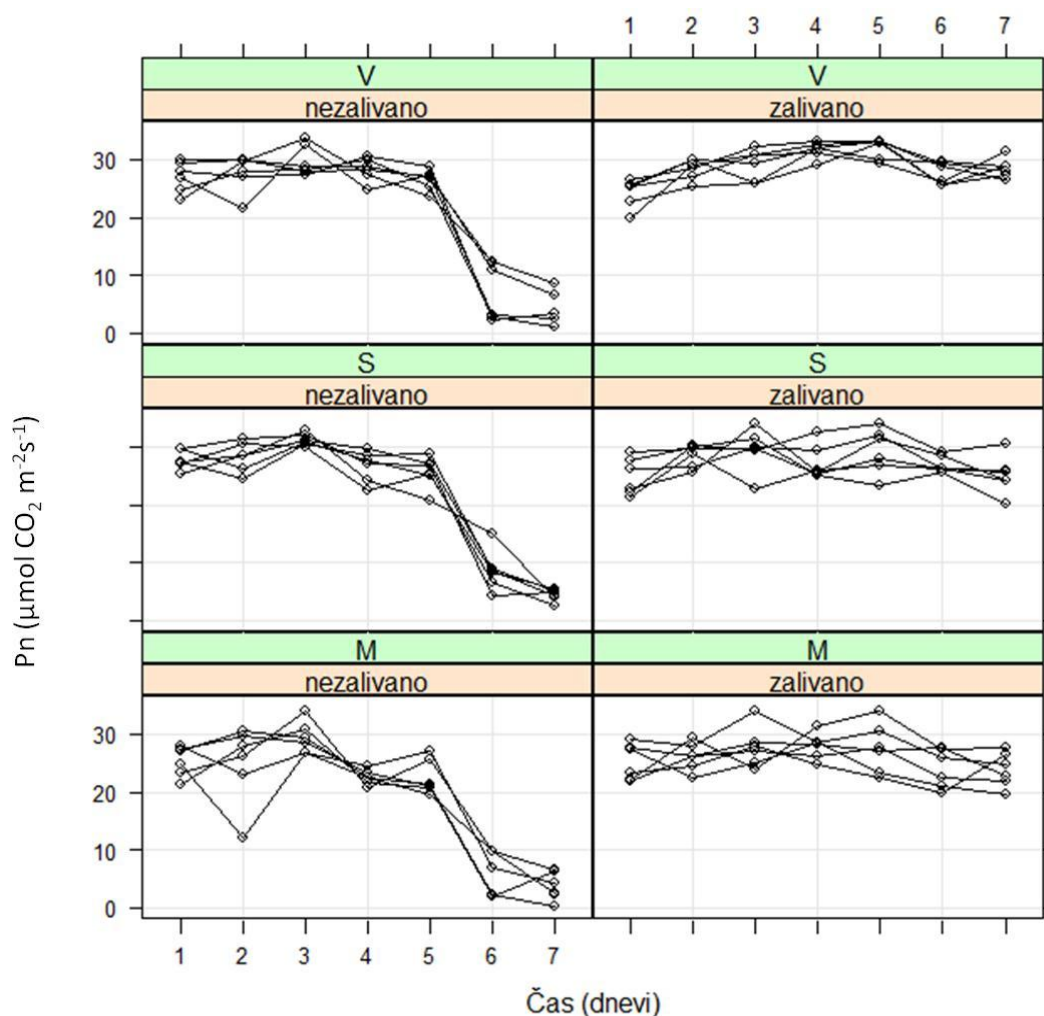
Graf prevodnosti listnih rež in graf transpiracije koruze v odvisnosti od časa sta si zelo podobna, kar odraža soodvisnost teh dveh procesov. Pri namakanih rastlinah se je statistično značilna razlika pokazala med petim in šestim dnevom, povprečna transpiracija se je zmanjšala za $1,22 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in pripadajoč 95 % interval zaupanja od 0,7 do $1,8 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Slika 15). Povprečna transpiracija namakanih rastlin peti dan je bila $2,1 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Pri nenamakanih rastlinah se je statistično značilna razlika pokazala samo med šestim in sedmim dnevom in sicer se je povprečna transpiracija v povprečju povečala za $0,6 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in pripadajoč 95 % interval zaupanja od -1,14 do -0,01 $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Povprečna transpiracija nenamakanih rastlin peti dan je bila $3,3 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. V vseh štirih dneh je bila povprečna transpiracija namakanih rastlin statistično značilno večja kot povprečna transpiracija nenamakanih rastlin, s časom se je ta razlika povečevala.



Slika 15: Transpiracija koruze ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni.

4.5 FOTOSINTEZA

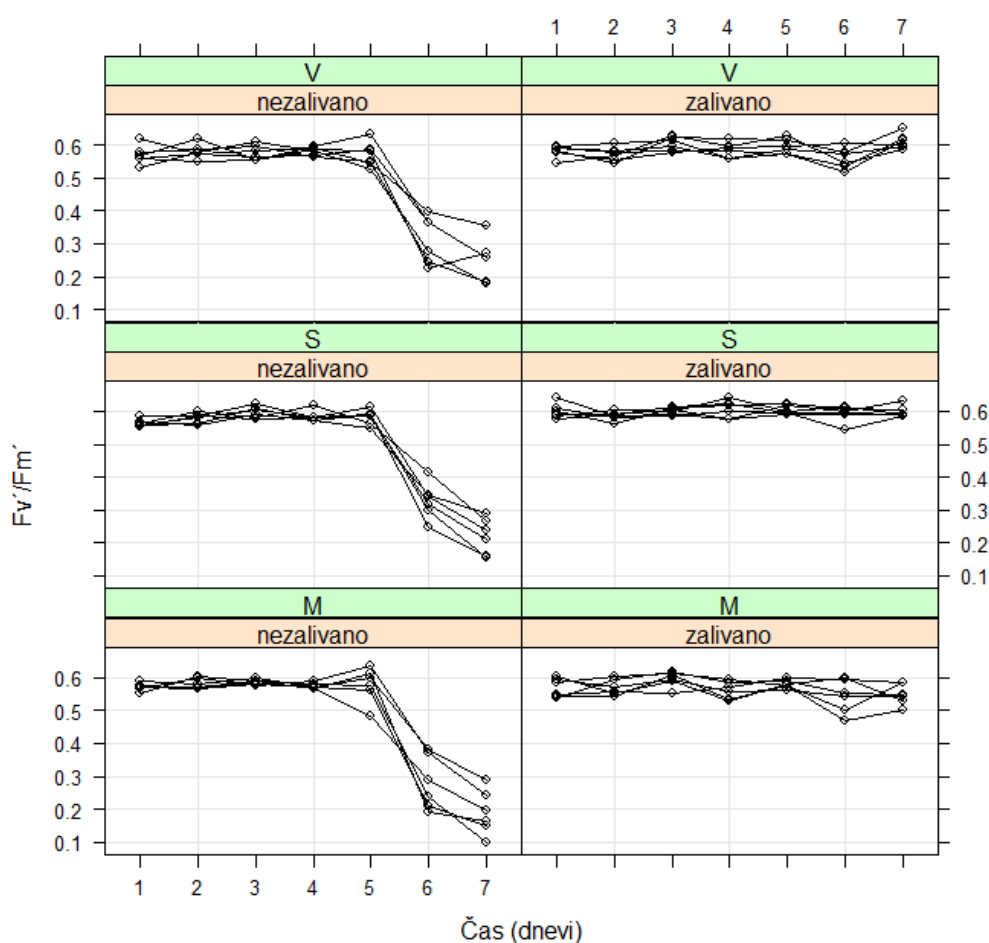
Pri namakanih rastlinah se je statistično značilna razlika v povprečni fotosintezi pokazala samo med petim in šestim dnev, zmanjšala se je za $3,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in pripadajoč 95 % interval zaupanja od 1,1 do $5,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Povprečna fotosinteza namakanih rastlin peti dan je bila $29,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Pri nenamakanih rastlinah ni bilo razlik v povprečni fotosintezi med četrtem in petim dnev, med petim in šestim dnev se je povprečna fotosinteza zmanjšala za 17,9 (95 % interval zaupanja od 15,6 do $20,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$), med šestim in sedmim dnev pa v povprečju za $2,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (95 % interval zaupanja od 0,4 do $5,0 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Povprečna fotosinteza nenamakanih rastlin peti dan je bila 24,9, šesti dan pa $7,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. V vseh štirih dneh je bila povprečna fotosinteza namakanih rastlin statistično značilno večja kot povprečna fotosinteza nenamakanih rastlin, s časom se je ta razlika povečevala.



Slika 16: Fotosinteza koruze ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni.

4.6 FOTOSINTETSKA UČINKOVITOST

Pri nenamakanih rastlinah je statistično značilna razlika pri fotosintetski učinkovitosti med petim in šestim dnev, povprečna fotosintetska učinkovitost se je zmanjšala za 0,27 in pripadajoč 95 % interval zaupanja od 0,24 do 0,30 ter med šestim in sedmim dnev, ko se je povprečna fotokemična učinkovitost zmanjšala za 0,09 in pripadajoč 95 % interval zaupanja od 0,05 do 0,12. Povprečna fotosintetska učinkovitost nenamakanih rastlin je bila peti dan 0,58, šesti dan pa 0,31. Pri namakanih rastlinah statistično značilnih razlik ni bilo. Povprečna fotokemična učinkovitost namakanih rastlin je bila statistično značilno večja kot povprečna fotokemična učinkovitost nenamakanih rastlin samo v zadnjih dveh dneh, ko se je ta razlika nekoliko povečala.

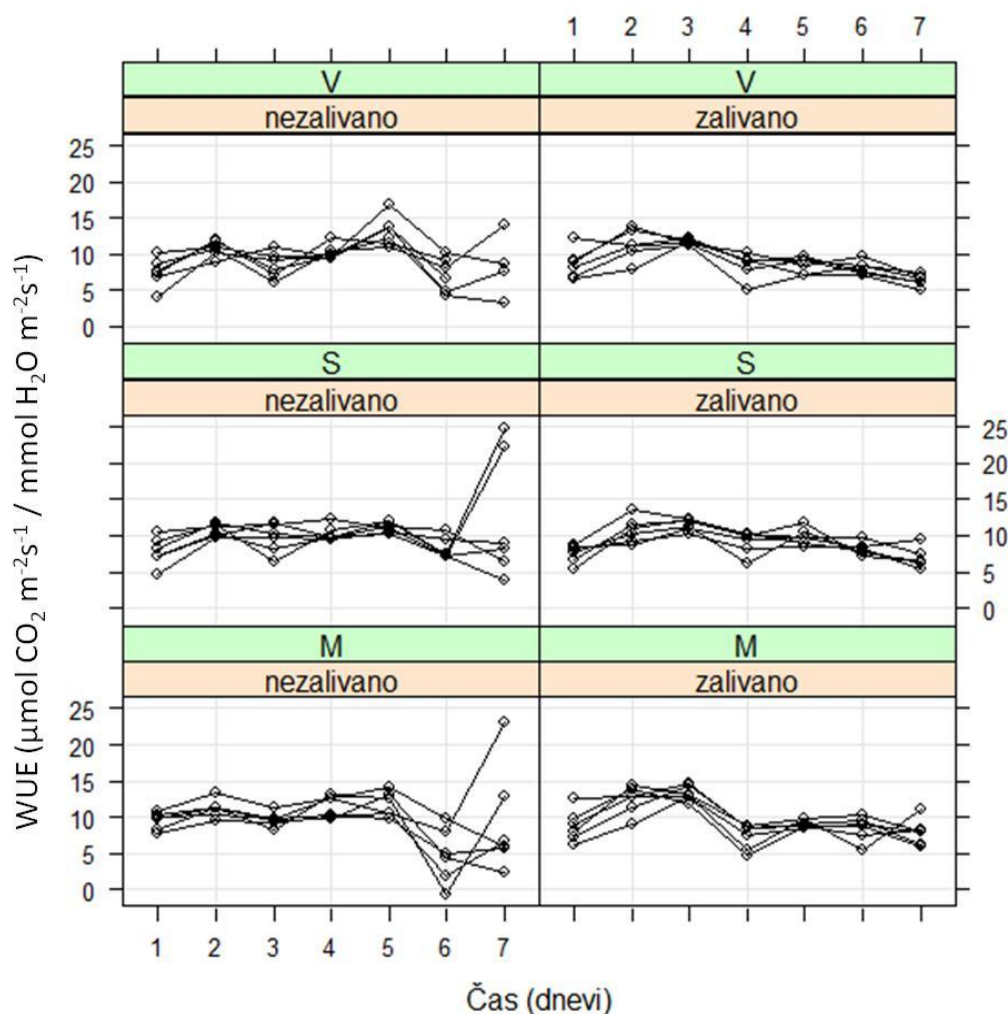


Slika 17: Fotosintetska učinkovitost koruze po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni.

4.7 UČINKOVITOST IZRABE VODE

Pri nenamakanih rastlinah je statistično značilna razlika pri učinkovitosti izrabe vode med petim in šestim dnev, povprečna WUE se je zmanjšala za 5,3 in pripadajoč 95 % interval zaupanja od 2,65 do 8,02 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ter šestim in sedmim dnev,

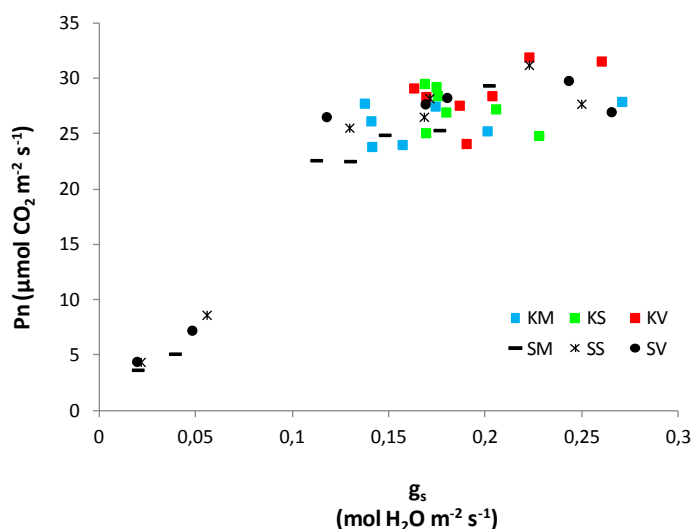
ko se je povprečna WUE povečala za $3,6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ in pripadajoč 95 % interval zaupanja od $-6,33$ do $-0,79 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Povprečna učinkovitosti izrabe vode nenamakanih rastlin peti dan je bila $12,0$, šesti dan pa $6,75 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Pri namakanih rastlinah statistično značilnih razlik ni bilo. Povprečna fotokemična učinkovitost namakanih rastlin je bila statistično značilno večja kot povprečna fotokemična učinkovitost nenamakanih rastlin samo v petem in sedmem dnevu.



Slika 18: Učinkovitost izrabe vode koruze ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) po dnevih, namakanosti in zbitosti, črte povezujejo podatke izmerjene na isti koloni.

4.8 ODVISNOST FOTOSINTEZE OD STOMATALNE PREVODNOSTI

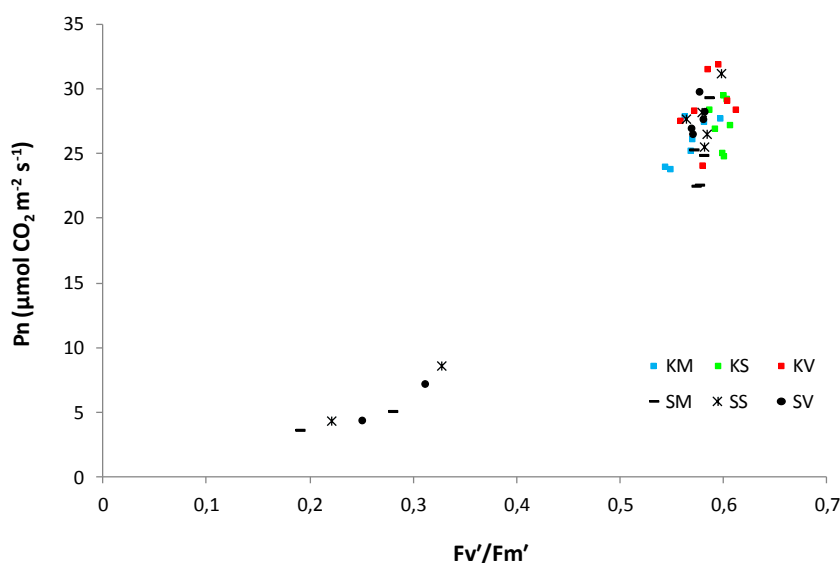
Slika 19 prikazuje odvisnost fotosinteze od stomatalne prevodnosti. Graf nakazuje, da imajo nezalivane rastline manjšo stomatalno prevodnost in posledično manjšo fotosintetsko aktivnost, kar pomeni, da gre za stomatalno inhibicijo fotosinteze. Stomatalna inhibicija fotosinteze pomeni, da se zaradi pomanjkanja vode pričnejo listne reže v listih pipirati, na ta način rastlina varčuje vodo – vodni potencial lista se poveča, vendar je hkrati zmanjšana tudi asimilacija ogljika (Grzesiak in sod. 2013).



Slika 19: Fotosinteza (P_n) v odvisnosti od stomatalne prevodnosti (g_s) za obravnavanja KM – namakano, majhna zbitost, KS – namakano, srednja zbitost, KV – namakano, močna zbitost, SM – nenamakano, majhna zbitost, SS – nenamakano, srednja zbitost, SV – nenamakano, močna zbitost.

4.9 FOTOSINTEZA V ODVISNOSTI OD DEJANSKE FOTOSINTEZNE UČINKOVITOSTI

Graf fotosinteze v odvisnosti od dejanske fotosintezne učinkovitosti nam nakazuje, da v določeni točki fotosintetski aparat ne deluje več optimalno. To nam nakazujejo točke, ki prikazujejo sušni stres. Do močnega paca fotosintetske učinkovitosti in posledično fotosinteze je prišlo šesti dan, ko je povprečna vrednost F_v'/F_m' 0,31, sedmi dan se je povprečna vrednost še dodatno zmanjšala na 0,22. Iz tega lahko sklepamo, da je prišlo do fotoinhibicije.



Slika 20: Fotosinteza (P_n) v odvisnosti od dejanske fotosintezne učinkovitosti (F_v'/F_m') za obravnavanja KM – namakano, majhna zbitost, KS – namakano, srednja zbitost, KV – namakano, močna zbitost, SM – nenamakano, majhna zbitost, SS – nenamakano, srednja zbitost, SV – nenamakano, močna zbitost.

4.10 FOTOSINTEZNI PIGMENTI

V Preglednici 4 imamo zbrane vrednosti fotosintetskih pigmentov po dnevih za različna obravnavanja. Obravnavanji namakano in nenamakano po majhni, srednji in veliki zbitosti (M, S, V) kažeta zelo raznolike vzorce, zato nekega skupnega trenda ni opaziti. Le v primeru klorofila a je opaziti, da so vrednosti po vseh datumih večje v SV (nenamakano, velika zbitost) kot v KV (namakano, velika zbitost) ter vrednosti betakarotena so po vseh datumih manjše v SV (nenamakano, velika zbitost) kot v KV (namakano, velika zbitost). Posledično je tudi razmerje (klorofil (a+b)/betakaroten) po vseh datumih v SV (nenamakano, velika zbitost) vedno večje kot v KV (namakano, velika zbitost).

Preglednica 4: Povprečja fotosintetskih pigmentov +/- standardne napake v listih koruze po dnevih za obravnavanji zalivano (K) in nezalivano (S) ter različne zbitosti tal (M – majhna, S – srednja, V-velika). Puščice prikazujejo povečano/zmanjšano za obravnavanje zalivano (K) glede na nezalivano (S).

Dnevi	Obravnavanje	Klorofil a	Klorofil b	β karoten	Lutein	Anteraksantin
2	KM	↑6525,1±494,1	↑2468,3±338,2	↓799,1±87,2	825±94,8	44,6±5,6
	KS	↑7402,0±169,8	↓2703,7±24,0	↓840,8±66,7	876,3±31,2	40,8±1,7
	KV	↓5796,3±904,0	↑2638,3±171,3	↑844,8±46,3	926,3±52,6	42,3±5,0
	SM	↓6056,3±259,7	↓1827,3±37,7	↑840,6±33,1	898,6±34,7	40,7±5,2
	SS	↓6151,0±317,2	↑2830,2±258,0	↑908,6±90,0	966,5±85,4	51,4±8,2
	SV	↑5802,7±88,3	↓2307,1±32,5	↓760,7±22,8	781,5±22,9	31,7±6,2
5	KM	↓4610,4±118,0	↓1399,7±166,8	↓703,6±56,4	700,8±47,7	38,8±2,6
	KS	↑5430,1±370,0	↑2528,9±398,2	↓845,8±180,0	860,8±135,1	41,3±6,3
	KV	↓4823,8±440,9	↓2290,8±98,2	↑825,4±10,2	751,2±31,6	37,7±2,5
	SM	↑5260,1±397,9	↑2538,0±199,2	↑849,3±94,3	868,9±64,6	44,8±2,6
	SS	↓4776,1±175,3	↓2239,5±152,4	↑777,6±72,0	760,9±60,2	41,1±9,2
	SV	↑4943,1±110,8	↑2354,4±139,7	↓809,1±68,0	825,2±27,8	50,4±4,6
7	KM	↑5451,9±106,2	↓1990,5±53,2	↓619,5±22,5	693,1±9,7	34±5,0
	KS	↓6040,9±367,6	↑2276,0±57,4	↑677,8±14,2	766,6±8,3	35,9±1,2
	KV	↓5379,9±251,0	↑2159,8±98,5	↑675,4±19,6	772±7,8	45,5±3,1
	SM	↓5386,7±383,6	↑2135,1±272,1	↑626,1±86,8	865,3±78,5	53,3±5,6
	SS	↑6129,6±222,7	↓2206,8±65,8	↓585,8±5,1	560,2±56,2	41,1±5,8
	SV	↑5551,0±160,7	↓2056,0±54,9	↓559,6±45,8	764,7±6,1	37,8±7,4

...se nadaljuje

nadaljevanje preglednice 4: Povprečja fotosintetskih pigmentov +/- standardne napake v listih koruze po dnevih za obravnavanje zalivano (K) in nezalivano (S) ter različne zbitosti tal (M – majhna, S – srednja, V – velika). Puščice prikazujejo povečano/zmanjšano za obravnavanje zalivano (K) glede na nezalivano (S).

Dnevi	Obravnavanje	Violaksantin	Klorofil a/b	Klorofil a+b	VA	kl. a+b/ VA	kl. a+b/ β karoten
2	KM	272,7 $\pm$ 29,3	2,6 $\pm$ 0,2	8993,3 $\pm$ 814,9	317,3 $\pm$ 34,9	28,3 $\pm$ 1,1	11,3 $\pm$ 0,2
	KS	293,6 $\pm$ 10,6	2,7 $\pm$ 0,1	10105,8 $\pm$ 185,8	334,4 $\pm$ 9,9	30,2 $\pm$ 1,2	12 $\pm$ 0,8
	KV	256,9 $\pm$ 49,5	2,2 $\pm$ 0,2	8434,6 $\pm$ 1072,6	299,3 $\pm$ 54,4	28,2 $\pm$ 2,9	10 $\pm$ 0,7
	SM	281,3 $\pm$ 17,4	3,3 $\pm$ 0,2	7883,6 $\pm$ 1068,1	322 $\pm$ 21,1	24,5 $\pm$ 1,9	9,4 $\pm$ 1,1
	SS	307,2 $\pm$ 14,0	2,2 $\pm$ 0,1	8981,2 $\pm$ 526,7	358,6 $\pm$ 21,9	25 $\pm$ 0,6	9,9 $\pm$ 0,7
	SV	265,8 $\pm$ 6,4	2,5 $\pm$ 0,0	8109,9 $\pm$ 120,8	297,4 $\pm$ 11,5	27,3 $\pm$ 0,6	10,7 $\pm$ 0,3
5	KM	148,8 $\pm$ 4,7	3,3 $\pm$ 0,2	6010,1 $\pm$ 562,1	187,6 $\pm$ 3,6	32 $\pm$ 3,4	8,5 $\pm$ 0,8
	KS	181,1 $\pm$ 13,8	2,1 $\pm$ 0,2	7959 $\pm$ 754,3	222,4 $\pm$ 13,2	35,8 $\pm$ 2,4	9,4 $\pm$ 1,3
	KV	183 $\pm$ 9,8	2,1 $\pm$ 0,1	7114,6 $\pm$ 528,5	220,7 $\pm$ 7,8	32,2 $\pm$ 1,9	8,6 $\pm$ 0,6
	SM	186,6 $\pm$ 25,0	2,1 $\pm$ 0,1	7798,1 $\pm$ 558,1	231,3 $\pm$ 24,7	33,7 $\pm$ 1,9	9,2 $\pm$ 0,7
	SS	167,8 $\pm$ 13,2	2,1 $\pm$ 0,1	7015,6 $\pm$ 309,2	208,9 $\pm$ 22,4	33,6 $\pm$ 2,4	9 $\pm$ 0,5
	SV	159,2 $\pm$ 10,9	2,1 $\pm$ 0,2	7297,5 $\pm$ 69,7	209,6 $\pm$ 15,0	34,8 $\pm$ 2,3	9 $\pm$ 0,7
7	KM	236,8 $\pm$ 6,2	2,7 $\pm$ 0,1	7442,4 $\pm$ 146,7	270,8 $\pm$ 4,4	27,5 $\pm$ 0,9	12 $\pm$ 0,3
	KS	232,9 $\pm$ 3,8	2,7 $\pm$ 0,1	8316,9 $\pm$ 424,3	268,8 $\pm$ 4,9	30,9 $\pm$ 1,0	12,3 $\pm$,6
	KV	232,2 $\pm$ 28,1	2,5 $\pm$ 0,0	7539,7 $\pm$ 347,7	277,6 $\pm$ 25,1	27,2 $\pm$ 1,4	11,2 $\pm$ 0,2
	SM	236,8 $\pm$ 18,4	2,5 $\pm$ 0,2	7521,8 $\pm$ 651,8	290,1 $\pm$ 12,8	25,9 $\pm$ 1,8	12 $\pm$ 0,7
	SS	231,5 $\pm$ 7,5	2,8 $\pm$ 0,0	8336,4 $\pm$ 287,0	272,6 $\pm$ 4,9	30,6 $\pm$ 1,6	14,2 $\pm$ 0,6
	SV	229,5 $\pm$ 32,3	2,7 $\pm$ 0,0	7607 $\pm$ 215,4	267,3 $\pm$ 26,3	28,5 $\pm$ 2,6	13,6 $\pm$ 0,8

5 RAZPRAVA IN SKLEPI

V našem poskusu nas je zanimal vpliv suše in zbitosti tal na rastlino koruze. Koruza je ena izmed najbolj prilagodljivih poljščin na sušo. Zaradi učinkovitega metabolizma (C_4 presnova) je dobro odporna na sušo.

Poskus smo izvajali, kot je že zgoraj omenjeno, v rastlinjaku. Rastline so bile posajene v kolonah z različno zbitim substratom. Za dosego različnih zbitosti tal smo zatehtali različne količine tal ter jo nato zbili na želen volumen. Za dosego nezbitih tal smo zatehtana tla samo nasuli v kolone. Ta pristop za dosego različnih zbitosti tal se je izkazal kot neprimeren, ker se je po določenem času v kolonah z nezbitim substratom ta posedel in ga je bilo količinsko manj kot pri ostalih dveh obravnavanjih (pri srednji in veliki zbitosti). Da bi dosegli različne zbitosti z enakim končnim volumnom substrata, bi bilo potrebno tla –substrat postopoma pripraviti. Nasuta tla bi morali tudi večkrat zaliti, ker takrat pride do posedanja. Po takšni pripravi tal, bi bilo stopnjo zbitosti koristno preveriti še s penetrometrom. Ker je bila prostornina kolon v našem poskusu relativno majhna (3,5 l), je možno, da je bila od količine tal, ki so jo vsebovale kolone, močno odvisna tudi razpoložljivost vode. Zaradi tega nismo mogli relevantno ovrednotiti vpliva zbitosti tal na rastline, saj je možno, da so na rezultate vplivali tudi drugi dejavniki, npr. omenjene razlike v razpoložljivosti vode. Zato smo zbitost v analizi podatkov upoštevali kot slučajni dejavnik.

Po začetni vzgoji rastlin z normalno preskrbo z vodo smo polovico rastlin v juliju izpostavili suši, tako da smo prenehali z zalivanjem. Kontrolne rastline so bile še naprej zalivane. Povprečna dnevna temperatura zadnjih štirih dni izvajanja meritev je znašala 25°C, povprečna temperatura zadnjih štirih dni v času izvajanja meritev (od 8 h do 16 h) pa 28°C. V nezalivanih kolonah je vsebnost vode četrty dan pričela naglo padati in zadnji sedmi dan so vrednosti znašale okoli 10 %. V zalivanih kolonah je vsebnost vode v substratu nekoliko nihala, ker smo četrty, šesti in sedmi dan kolone zalili. Nihanja vsebnosti vode v zalitih kolonah in hiter padec vsebnosti vode v nezalitih kolonah je posledica dejstva, da so bile temperature v času izvajanja poskusa izredno visoke. Te okoliščine za proučevanje učinkov napredujoče suše niso bile ugodne.

Dober pokazatelj sušnega stresa je vodni potencial rastline. Ko nastopi sušni stres, se vodni potencial rastline zmanjša. Posledično pride do kaskade procesov, ki se odvijajo v rastlini. Prične se sinteza rastlinskega hormona ABA, ki povzroči zapiranje listnih rež, posledično se zmanjša transpiracija in fotosinteza, saj rastlina skuša vzdrževati vodni status na račun zmanjšane prevodnosti listnih rež. Do zmanjšanja vodnega potenciala pri koruzi je prišlo tudi v našem poskusu. Vrednost pri zalivanih rastlinah je od -0,75 do -1,25 MPa, pri nezalivanih pa od -1,25 do -1,75 MPa. V raziskavi Hladnika in sod. (2009) so preučevali odziv rastlin koruze pri treh različnih zalivanjih (zalivano, srednje zalivano in malo zalivano) z vsebnostjo vode 24, 15 ter 10 %, in so pri vodnem potencialu ugotovili naslednje vrednosti: pri dobro zalivanih rastlinah je bil vodni potencial -0,35 MPa, pri srednje zalivanih -0,52 MPa, pri malo zalivanih pa -0,75 MPa. V raziskavi Grzesiak in sod. (2013) so preučevali vpliv zbitosti na rast in razvoj koruze, kjer voda ni bila omejujoč dejavnik, pa so prišli do naslednjih rezultatov: pri majhni zbitosti je bil vodni potencial -0,52 MPa, pri srednji zbitosti -0,85 MPa, pri veliki zbitosti pa -1,07 MPa. Ta raziskava

kaže, da se z zbitostjo, samo ob enaki količini dodane vode, zmanjša razpoložljivost vode. Če primerjamo vrednosti vodnega potenciala s prej navedenimi, so v našem poskusu vrednosti nižje tako pri zalivanih, kot pri nezalivanih rastlinah. Pri zalivanih je razlog lahko v neenakomernem zalivanju, kar se lahko vidi na grafu, ki prikazuje vsebnost vode v tleh ter delno tudi kot posledica zbitih tal. Pri nezalivanih pa so nizke vrednosti vodnega potenciala posledica sušnega stresa ter zbitosti tal.

Posledica nizkega vodnega potenciala je tudi zmanjšana stomatalna prevodnost. Na pomanjkanje vode je odziv stomatalne prevodnosti zelo hiter. Rastline ves čas nadzorujejo koncentracijo in porazdelitev hormona ABA, kar jim omogoča hitro odzivnost. Vpliv sušnega stresa vpliva na povečanje vsebnosti hormona ABA v rastlini za 50-krat v štirih do osmih urah. Hormon, ki ima tako velik vpliv na delovanje rastlin, se sintetizira tako v koreninah kot v listih, zato je odziv stomatalne prevodnosti zelo hiter (Taiz in Zeiger, 2010). V našem poskusu je stomatalna prevodnost koruze pri zalivanih rastlinah skozi celotno obdobje meritev znašala v povprečju od 0,15 do 0,25 mol H₂O m⁻²s⁻¹. Četrti dan je bila pri zalivanih rastlinah stomatalna prevodnost najvišja, ker smo rastline ponovno zalili do poljske kapacitete tal. Pri nezalivanih rastlinah je stomatalna prevodnost začela padati četrty dan meritev, povprečje meritev v tem dnevu je bila 0,16 in je nato strmo padalo vse do sedmega dne, ko je bila vrednost okoli 0 mol H₂O m⁻²s⁻¹. V raziskavi Hladnika in sodelavcev (2009) so pri treh različnih zalivanjih (zalivano, srednje zalivano in malo zalivano) z vsebnostjo vode 24, 15 ter 10 %, pri stomatalni prevodnosti ugotovili naslednje vrednosti: pri dobro zalivanih rastlinah je bila stomatalna prevodnost 0,28, pri srednje zalivanih 0,16, pri malo zalivanih pa 0,11 mol H₂O m⁻²s⁻¹. V raziskavi Grzesiak in sod. (2013) je stomatalna prevodnost pri koruzi pri malo zbitih tleh 1,22, pri srednje zbitih tleh 1,05, pri močno zbitih tleh pa 1,04 mol H₂O m⁻²s⁻¹. Statistično značilnih razlik v stomatalni prevodnosti med srednje in močno zbitimi tlemi ni bilo. Ugotovili so, da na stomatalno prevodnost vpliva vodni potencial rastline, katere vrednosti so bile v njihovem primeru posledica zbitosti, da pa so vplivi zbitosti na rastline zelo podobni kot vplivi sušnega stresa. V našem poskusu so bile vrednosti stomatalne prevodnosti precej nižje, zaradi že omenjenega skupnega učinka zbitosti ter močne suše.

S stomatalno prevodnostjo pa je pogojena transpiracija, ki je merilo izgube vode pri rastlini. Od vse vode, ki jo rastlina prečrpa skozi korenine, se jo le 1 % porabi v biokemičnih reakcijah fotosinteze in 2 % za omogočanje rasti, vse ostalo (97 %) pa izhlapi skozi reže v ozračje (Taiz in Zeiger, 2010). V našem poskusu je bila najmanjša vrednost transpiracije pri zalivanih rastlinah okoli 2, največja pa 4,5 mmol H₂O m⁻²s⁻¹. Pri nezalivanih rastlinah je do zmanjšanja transpiracije prišlo v četrtem dnevu, povprečje meritev v tem dnevu je bilo 2,46 mmol H₂O m⁻²s⁻¹, nato so vrednosti strmo padale – tako kot stomatalna prevodnost – skoraj do vrednosti 0 mmol H₂O m⁻²s⁻¹. V raziskavi Grzesiak in sod. (2013) so glede na zbitost (majhna, srednja, velika) povprečne vrednosti transpiracije bile 2,07, 1,68 ter 1,53 mmol H₂O m⁻²s⁻¹. V raziskavi je prišlo do zmanjšanja transpiracije ob večjih zbitostih. Tudi v našem poskusu je prišlo do zmanjšanja transpiracije, nekaj zaradi vpliva zbitosti, nekaj pa zaradi vpliva suše.

Rastline zalivanih kolon so tekom poskusa fotosintetizirale dokaj enakomerno med 20 in 30, povprečje je bilo 27,4 μmol CO₂ m⁻²s⁻¹. Pri nezalivanih rastlinah je prišlo do rahlega padca fotosinteze peti dan (povprečje 24,9 CO₂ m⁻²s⁻¹), nato pa je šesti dan vrednost močno

padla na 5 do 10 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, zadnji sedmi dan pa je bila vrednost od 0 do 5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. V raziskavi Hladnik in sod. (2009) so pri treh različnih zalivanjih pri fotosintezi ugotovili naslednje vrednosti: pri dobro zalivanih rastlinah je bila fotosinteza 22,8, pri srednje zalivanih 19,9 pri malo zalivanih pa 14,9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. V raziskavi Grzesiak in sod. (2013) je podobno kot v primeru transpiracije prišlo do zmanjšanja fotosinteze pri manjšemu volumnu zraka v tleh oziroma večji zbitosti. Rezultati raziskav potrjujejo naše rezultate zmanjšanja fotosinteze zaradi hkratnega učinka sušnega stresa in zbitosti.

Fotosintezi je sorazmerno razmerje F_v/F_m , ki je merilo potencialne fotokemične učinkovitosti PS II. Razmerje F_v/F_m pri vitalnih rastlinah in ugodnih razmerah dosega vrednosti do 0,83, kadar so rastline izpostavljene stresu so te vrednosti manjše (Vodnik, 2001). Vrednosti dejanske fotokemične učinkovitosti (F_v'/F_m') niso veliko nihale tekom meritev. Pri zalivanih rastlinah so se gibale med 0,55 in 0,65, prav tako pri nezalivanih rastlinah vse do šestega dne, ko so vrednosti močno padle (povprečje 0,3), kar nakazuje da se je močan sušni stres izrazil tudi v veliko slabšem delovanju fotosintetskega aparata na tilakoidah kloroplastov.

Učinkovitost izrabe vode (WUE) je kvantitativna mera za izmenjavo plinov pri rastlini. Ker je koruza C_4 rastlina, ima nekoliko večjo WUE v primerjavi s C_3 rastlinami. Razlika med C_4 in C_3 fotosintezo je ta, da pri C_4 fotosintezi prvo reakcijo vgradnje CO_2 v organske molekule katalizira encim fosfoenolpiruvat karboksilaza (PEP karboksilaza), ki ima veliko večjo afiniteto za CO_2 , kot pa Rubisco. Posledično je WUE pri C_4 rastlinah večja zato, ker imajo lahko reže bolj priprte in imajo vseeno dovolj CO_2 . WUE je bila pri zalivanih rastlinah koruze v povprečju 9,2, pri nezalivanih rastlinah je do padca WUE prišlo šesti dan, povprečje je znašalo 6,7 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$. V splošnem se sicer pri odzivu rastlin na sušo s pripiranjem rež WUE poveča (zaradi izrazitega zmanjšanja transpiracije); ob še močnejšem zapiranju rež pa se zmanjša tudi fotosinteza, zaradi česar pride do padca WUE.

Pri izmenjavi plinov, se pravi vode in ogljikovega dioksida, je pri rastlini odločilnega pomena preskrbljenost rastline z vodo. Če rastlini primanjkuje vode, ta v obrambi pred izgubo zapre listne reže, kar onemogoči vstop ogljikovega dioksida v rastlino in s tem zmanjša fotosintetsko aktivnost. Ob velikem deficitu tlaka vodne pare pride do tolikšnega zmanjšanja prevodnosti listnih rež, da povzroči stomatalno omejitev fotosinteze, kar se je zgodilo tudi v našem primeru.

V našem poskusu je poleg stomatalne inhibicije v zadnjih dneh prišlo tudi do zmanjšanja fotosinteze zaradi tako imenovane fotoinhibicije. To je pojav, ki ga povzroči močna svetlobna jakost v kombinaciji z ostalimi stresnimi dejavniki (v našem primeru pomanjkanje vode).

Obstajata dve vrsti fotoinhibicije:

- dinamična: pojavlja se v kratkih intervalih in je posledica fotozaščitnih mehanizmov ter
- kronična: dolgotrajno znižana moč asimilacije, ki je posledica svetlobnih poškodb (Taiz in Zeiger, 2010). V našem primeru je prišlo do kronične fotoinhibicije, kar nakazuje tudi vidno razbarvanje listov koruze (Slika 21).



Slika 21: Vidno razbarvanje lista koruze (foto: Novak).

Vpliv sušnega stresa in zbitosti tal na vsebnost pigmentov v rastlinah ni bil jasno razviden v našem poskusu. Bolj kot to, je v rezultatih opaziti, da so si vrednosti za violaksantin in klorofil (vključno z razmerjem klorofil a/b) bistveno bolj podobne po datumih kot po obravnavanjih, kar nakazuje na močan vpliv osvetlitve rastlin. Poleg ostalih dejavnikov, ki so vplivali na rastline, je zaradi močne osvetlitve prišlo tudi do fotoinhibicije fotosinteze.

V poskusu so se pokazali vplivi sušnega stresa na fiziološke parametre rastlin koruze, nismo pa mogli prikazati dejanskega vpliva zbitosti tal, zaradi neprimerne priprave poskusa.

Na podlagi rezultatov lahko podamo naslednje sklepe:

- V poskusu smo dosegli različno razpoložljivost vode med obravnavanji zalivano in nezalivano.
- Kljub pripravi različno zbitih tal zaradi neizenačenega končnega volumna tal v kolonah, dejanskega vpliva zbitosti na rastlino nismo mogli ovrednotiti. Izkazalo se je, da je bila v danih vremenskih razmerah od volumna tal v kolonah (ta je bil majhen, poraba vode pa zelo velika) močno odvisna razpoložljivost vode.
- Rastline so se na pomanjkanje vode odzvale z zapiranjem rež, prišlo je do stomatalne inhibicije fotosinteze. Pri močnejšem stresu lahko zmanjšanje fotosinteze delno pripišemo nestomatalnim učinkom.
- Zbitost smo obravnavali kot slučajni dejavnik zaradi napačnega pristopa pri postavitvi poskusa. Predvidevamo, da je zbitost vplivala na rezultate, t.j. da je prispevala k stopnji sušnega stresa. Zaradi zgoraj omenjenih razlogov pa tega prispevka nismo mogli ovrednotiti.

6 POVZETEK

Težnja po čimvečji pridelavi hrane vključuje uporabo težke kmetijske mehanizacije in s tem povzroča negativne vplive neposredno na tla, posredno pa na rastline in s tem pridelek ter tudi širše na ostale ekološke funkcije. V nalogi nas je zanimalo, kako zbijanje tal vpliva na rast in fotosintetsko učinkovitost koruze pri normalni in znižani (suša) razpoložljivosti vode. Predpostavili smo, da bo prišlo do pomembne interakcije med obema dejavnikoma, to pomeni, da bo večja zbitost prispevala k večjemu pomanjkanju vode.

Poskus je potekal v letu 2012. Izvedli smo ga v steklenjaku na Laboratorijskem polju Biotehniške fakultete v Ljubljani. Rastline so bile posajene v kolonah z različno zbitim substratom. Substrat v kolonah smo zbili, da smo dosegli tri stopnje zbitosti tal (majhna, srednja in velika zbitost). Za izvedbo poskusa smo izbrali hibrid koruze PR38A79 (FAO 330). Rastline smo 50 dni redno namakali, nato smo polovici rastlin še naprej redno dodajali vodo, polovici pa vode nismo dodajali več. Vremenske razmere tekom naših meritvev (zelo vroči in suhi dnevi) so skrajšali čas izvedbe poskusa; močan sušni stres je bil dosežen že v 7-ih dneh.

Meritve fotosinteze, stomatalne prevodnosti, transpiracije in fotosintetske učinkovitosti smo izvajali s prenosnim merilnim sistemom LiCor-6400 (LI-COR Biosciences, Lincoln, ZDA). Pri ugotavljanju vsebnosti klorofila v listih smo uporabili napravo SPAD-502 klorofilmetar (Minolta, Japonska). Vodni potencial smo merili s tlačno (Scholander-jevo) komoro (Scholander et al., 1964). Analizo fotosinteznih pigmentov smo izvedli s pomočjo tekočinske kromatografije visoke ločljivosti – HPLC (High-Performance Liquid Chromatography).

Pri meritvah fotosinteze, stomatalne prevodnosti, transpiracije in fotosintetske učinkovitosti so bile statistično značilne razlike med rastlinami, ki so bile namakane in nenamakane. Višje vrednosti fotosinteze so bile pri namakanih rastlinah. Rastline, ki so bile izpostavljene stresu, so se na pomanjkanje vode odzvale z zmanjšanjem vodnega potenciala in manjšo prevodnostjo listnih rež, kar je še dodatno omejilo fotosintetsko aktivnost. Meritve fluorescence so pokazale, da se je neto fotosinteza še dodatno zmanjšala zaradi ne-stomatalnih učinkov sušnega stresa.

Kljub pripravi različno zbitih tal, zaradi neizenačenega končnega volumna tal v kolonah, dejanskega vpliva zbitosti na rastlino nismo mogli ovrednotiti. Izkazalo se je, da je bila v danih vremenskih razmerah od volumna tal v kolonah (ta je bil majhen, poraba vode pa zelo velika) močno odvisna razpoložljivost vode. Predvidevamo, da je zbitost vplivala na rezultate, t.j. da je prispevala k stopnji sušnega stresa. Zaradi zgoraj omenjenih razlogov pa tega prispevka nismo mogli ovrednotiti.

7 VIRI

- ARSO. 2012. Ljubljana, Agencija Republike Slovenije za okolje, Urad za meteorologijo.
<http://meteo.arso.gov.si/> (16.4.2013)
- Badalíková B. 2010. Influence of soil tillage on soil compaction. V: Soil Engineering. Soil Biology, vol. 20. Berlin, Springer: (19-30)
<http://www.google.si/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=3&ved=0CCwQFjAC&url=http%3A%2F%2Fwww.springer.com%2Fcd%2Fcontent%2Fdocument%2Fcd%2Fdownload%2F9783642036804-c1.pdf%3FSGWID%3D0-0-45-1001451-p173919206&ei=LjohVP7DGYTXyQOh1YCYAw&usg=AFQjCNGXrq-AG9TqRgSxCFKrLmNjE4Dg9Q&sig2=ECraZGHKGgQEWWbrFuMhXg&bvm=bv.75775273,d.bGQ&cad=rja> (18.2.2013)
- Čerin A. 2010. HPLC Osnove SŠFKZ. Predavanje za laborante 4. letnika Srednje šole za farmacijo, kozmetiko in zdravstvo. Ljubljana, Srednja šola za farmacijo, kozmetiko in zdravstvo.
<http://www.slideshare.net/acerin/hplc-osnove-sfkz-ale-1832010> (16.4.2013)
- DeJong-Hughes J., Moncrief J. F., Voorhees W. B., Swan J. B. 2001. Soil compaction: Causes, effect and control. University of Minnesota Extension.
<http://www.extension.umn.edu/distribution/cropsystems/components/3115s01.html#section1> (22.2.2013)
- Dolan M.S., Dowdy R.H., Voorhees W.B., Johnson J.F., Bidwell Schrader A.M. 1992. Corn phosphorus and potassium uptake in response to soil compaction. *Agronomy Journal*, 84,4: 639-642
- Duiker S. W. 2004. Effects of soil compaction. Penn State College of Agricultural Sciences.
<http://pubs.cas.psu.edu/freepubs/pdfs/uc188.pdf> (19.2.2013)
- Eijkelkamp Agrisearch Equipment. Giesbeek.
<http://en.eijkelkamp.com/products/soil/in-situ-soil-physical-research/soil-moisture-meters/soil-moisture-meters-thetaprobe.htm> (12.4.2013)
- ENVCO. Environmental Equipment Suppliers, International Coverage.
<http://www.envcoglobal.com/catalog/product/leaf/spad-502-chlorophyll-meter.html> (10.4.2013)
- Vodna erozija-zbitost tal. Informativni biten št. 2. SoCo (Sustainable Agriculture and Soil Conservation 2007-2009) Evropske skupnosti. (maj 2009).
<http://agrilife.jrc.ec.europa.eu/documents/SLFactSheet-02.pdf> (19.2.2013)
- Głąb T., Gondek K. 2014. The influence of soil ompaction and N fertilization on physico-chemical properties of Mollic Fluvisol soil under red clover/grass mixture. *Geoderma*,

226-227: 204-212

- Grzesiak S., Grzesiak M. T., Hura T., Marcińska I., Rzepka A. 2013. Changes in root system structure, leaf water potential and gas exchange of maize and triticale seedlings affected by soil compaction. *Environmental and Experimental Botany*, 88: 2-10
- Hamza M. A., Anderson W.K. 2005. Soil compaction in cropping systems: A review of the nature, causes and possible solutions. *Soil and Tillage Research*, 82, 2: 121-145
- Hladnik J., Eler K., Kržan K., Pintar M., Vodnik D. 2009. Short-term dynamics of stomatal response to sudden increase in CO₂ concentration in maize supplied with different amounts of water. *Photosynthetica*, 47, 3: 422-428
- Horn R., Domżzał H., Słowińska-Jurkiewicz A., van Ouwerkerk C. 1995. Soil compaction processes and their effects on the structure of arable soils and the environment. *Soil and Tillage Research*, 35, 1-2: 23-36
- Katalog 2013. 2013. PIONEER semena holding GmbH. PHS poslovno svetovanje, Murska Sobota, 19 str.
<http://slovenia.pioneer.com/Portals/0/2014/2014%20hibridi/PR38A79%20INPR37K92%20web%2010.pdf>
- Katedra za aplikativno botaniko, ekologijo, fiziologijo rastlin in informatiko. 2009
Biotehniška fakulteta, Univerza v Ljubljani.
<http://web.bf.uni-lj.si/ag/botanika/Oprema.html> (12.4.2013)
- Keller T., Lamandé M., Peth S., Berli M., Delenne J.-Y., Baumgarten W., Rabbel W., Radjaï F., Rajchenbach J., Selvadurai A.P.S., Or D. 2013. An interdisciplinary approach towards improved understanding of soil deformation during compaction. *Soil and Tillage Research*, 128: 61-80
- Liedekerke M. V., Panagos P. 2012. Soil Susceptibility to Compaction. Joint Research Centre Institute for Environment and Sustainability.
<http://eusoils.jrc.ec.europa.eu/library/themes/compaction/susceptibility.html> (18.2.2013)
- Lipiec J., Stepniewski W. 1995. Effects of soil compaction and tillage systems on uptake and losses of nutrients. *Soil and Tillage Research*, 35(1-2): 37-52
- Mrhar M. 2005. Zbijanje tal pri obdelavi zemlje. Ljubljana.
<http://www.dkts.si/Izvedeni%20seminarji/Simpozij%202001/ZBIJANJE%20TAL%20PRI%20OBDELAVI%20ZEMLJE.pdf> (18.2.2013)
- Nevens F., Reheul D. 2003. The consequences of wheel-induced soil compaction and subsoiling for silage maize on a sandy loam soil in Belgium. *Soil and Tillage Research*, 70, 2:175-184
- Radford B. J., Yule D. F., McGarry D., Playford C. 2001. Crop responses to applied soil

compaction and to compaction repair treatments Soil and Tillage Research, 61, 3-4: 157-166

Scholander P.F., Hemmingsen E.A., Hammel H.T., Bradstreet E.D.P. 1964. Hydrostatic pressure + osmotic potential in leaves of mangroves + some other plants. – Proc. Nat. Acad.Sci.: 52: 119-125 str.

Taiz L., Zeiger E. 2010. Plant physiology. Fifth ed. Massachusetts, Publishers Sundeland: 755 str.

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 and Tillage Research, 71, 2: 151-161

Vodnik D. 2001. Fiziologija rastlin – praktične vaje, univerzitetni študij kmetijstvo-agronomija. Ljubljana, Univerza v Ljubljani. Biotehniška fakulteta: 12 str.

Weisskopf P., Reiser R., Rek J., Oberholzer H.-R. 2010. Effect of different compaction impacts and varying subsequent management practices on soil structure, air regime and microbiological parameters. Soil and Tillage Research, 111, 1: 65-74

Wolkowski R., Lowery B. 2008. Soil compaction: Causes, concerns and cures. University of Wisconsin-Extension: 8 str.
<http://www.soils.wisc.edu/extension/pubs/A3367.pdf> (18.2.2013)

ZAHVALA

Najprej bi se za vse strokovne nasvete, pomoč in razumevanje zahvalila mentorju prof. dr. Dominiku Vodniku in somentorici prof. dr. Heleni Grčman. Prav tako se zahvaljujem recenzentu doc. dr. Ludviku Rozmanu in predsednici komisije prof. dr. Marijani Jakše za strokovne nasvete in hitre popravke.

Zahvaljujem se svoji družini in Simonu, ki so mi tekom študija ves čas stali ob strani.

Zahvaljujem se sošolcem za odlično družbo tekom študija.