

WITOLD GRZEBISZ  
*Akademia Rolnicza w Poznaniu*

## SYSTEM KORZENIOWY ROŚLINY, A ŻYZNOŚĆ GLEBY

Żyzność gleby jest powszechnie rozumiana jako jej zdolność do dostarczania roślinom wody i składników pokarmowych. Definicja ta wskazuje na istnienie naturalnego układu ekologicznego, który z jednej strony składa się z gleby o określonej pojemności w stosunku do składników pokarmowych, a z drugiej z organizmu żywego tj. rośliny z jej potrzebami pokarmowymi. Wzrost i produkcja suchej masy przez roślinę jest rezultatem procesów metabolicznych, których ciągłość wymaga dostarczania materii. Z gleby dostarczane są woda i składniki pokarmowe, a ich absorpcja odbywa się poprzez korzeń. Zatem korzeń, a ściślej powierzchnia systemu korzeniowego stanowi strefę kontaktu rośliny z glebą. Trzeba być jednak zawsze świadomym, że wzrost i funkcjonowanie korzenia jest ściśle związane z funkcjonowaniem pędu. Proces pobierania składników pokarmowych przez roślinę należy więc rozpatrywać w układzie gleba—korzeń—pęd nadziemny.

Miarą żyzności gleby jest jej zasobność w składniki pokarmowe oraz zdolność ich udostępniania roślinie wyższej. Jednak sam fakt obecności składnika pokarmowego w glebie nie oznacza, że zostanie on pobrany przez roślinę. Warunkiem koniecznym tego procesu jest obecność w glebie organu absorpcji, a więc korzeni rośliny, a warunkiem dostatecznym dotarcie jonów pierwiastków do powierzchni korzenia. Rozważając wzajemne oddziaływanie rośliny i gleby należy zwrócić uwagę na fakt, że objętość jaką korzenie zajmują w warstwie ornej gleby w przypadku roślin uprawnych wynosi około 1% objętości gleby [3, 8]. Nasuwa się pytanie o relację między ilością składnika pokarmowego pobranego przez roślinę, a ilością potencjalnie dostępną dla niej. Wiersum [41, 42] uważa, że ilość pobranego przez roślinę uprawną składnika pokarmowego stanowi niewielką część tego, co mogłaby ona pobrać w sezonie wegetacyjnym.

Złożoność relacji zachodzących między glebą a rośliną w aspekcie pobierania składników pokarmowych utrudnia zdefiniowanie składnika pokarmowego, dostępnego dla rośliny uprawnej. Mengel [28] definiuje składnik pokarmowy przyswajalny jako formę pierwiastka, która jest łatwo pobierana przez korzenie roślin, a więc obejmuje zarówno fizyczny jak i chemiczny jego stan w glebie oraz aktywność systemu korzenio-

wego, jako organu absorpcji. Barber [5] jeszcze bardziej precyzuje pojęcie składnika pokarmowego, za który uważa ten, który osiągnie powierzchnię korzenia i zostanie zaabsorbowany z szybkością dostatecznie dużą, by wpływać na wzrost roślin. Willigen i Noordwijk [45] definiują składnik pokarmowy jako część składnika przyswajalnego znajdującą się w strefie ukorzenia rośliny i pobranego przez nią w jednym sezonie wegetacyjnym. Jednocześnie zwracają uwagę na zależność istniejącą między zawartością składnika pokarmowego w glebie, a samą glebą z jej właściwościami fizycznymi i chemicznymi oraz rośliną i przebiegiem pogody w sezonie wegetacyjnym. Z powyższych definicji wynika, że pobieranie składników pokarmowych ma charakter dynamiczny i zależy zarówno od aktywności gleby jak i rośliny. Fotyma [19] proponuje wyróżnienie w glebie fazy fizjologicznie aktywnej, którą tworzy system korzeniowy rośliny.

#### *Rozwój systemu korzeniowego rośliny w sezonie wegetacyjnym*

Roślina w całym okresie swego rozwoju wytwarza nowe korzenie, chociaż szybkość inicjacji nowych korzeni zmniejsza się podczas kwitnienia i w okresie dojrzewania nasion. Zatem aktualna wielkość systemu korzeniowego rośliny zależy od procesów pojawiania się nowych korzeni i obumierania starych. W każdym więc momencie rozwoju rośliny jej system korzeniowy składa się z korzeni o różnym wieku, a ich aktywność zależy od intensywności procesów metabolicznych organów nadziemnych. Poglądy na temat długości okresu funkcjonowania korzeni są bardzo zróżnicowane. Rozważa się przedział czasowy od kilku tygodni [24] do jednego roku, a nawet kilku lat [15, 38]. Willigen i Noordwijk [45] próbują wyjaśnić powyższą rozbieżność w oparciu o morfologię korzeni. Uważają, że krótki okres funkcjonowania dotyczy korzeni bocznych, a długi głównych osi korzeniowych. Z jednej strony należy określić wiek systemu korzeniowego rośliny jako całości, a w drugiej wiek indywidualnego korzenia. Rysunek 1 przedstawia dynamikę systemu korzeniowego w okresie od krzewienia do dojrzałości pełnej. Okazuje się, że w fazie dojrzałości pełnej masa korzeni żyta stanowiła zaledwie 40% masy wytworzonej w sezonie wegetacyjnym. Wymianę korzeni żyta w sezonie wegetacyjnym można przedstawić za pomocą równania:

$$r_1 = \frac{L_{n(e)}}{L_{r(e)}}$$

gdzie

$r_1$  — współczynnik wymiany korzeni w sezonie wegetacyjnym

- $L_{n(e)}$  — kumulatywna suma nowych korzeni od początku sezonu wegetacyjnego (cm lub g),  
 $L_{r(e)}$  — wielkość systemu korzeniowego rośliny w końcu sezonu wegetacyjnego (cm lub g).

Otrzymana w ten sposób wartość współczynnika wymiany korzeni w sezonie wegetacyjnym pozwala zrozumieć:

- dynamikę systemu korzeniowego w sezonie wegetacyjnym w zakresie przepływu energii i składników pokarmowych [18, 45],
- żywotność korzeni [24, 38].

Drugi aspekt tego zagadnienia to wiek indywidualnego korzenia i jego zdolność do pobierania składników pokarmowych. Wzrasta on wraz z odległością od stożka wzrostu. Mierząc pobieranie składnika pokarmowego wzdłuż korzenia mierzymy jednocześnie jego pobieranie w zależności od wieku tego organu rośliny. Pobieranie pierwiastków jest zróżnicowane w zależności od rodzaju jonu oraz wieku korzenia. Pobieranie jonów fosforu, potasu, azotu w małym stopniu zależy od wieku korzenia. Natomiast pobieranie jonów wapnia i magnezu odbywa się w najmłodszych strefach korzenia. Różnice w szybkości i miejsc absorpcji tych dwóch grup jonów wynikają z odmiennej ich drogi przepływu przez korę pierwotną do walca osiowego korzenia. Jony należące do pierwszej grupy są transportowane w symplazmie (tzw. droga symplastyczna), a do drugiej grupy w apoplazmie (droga apoplastyczna). Bariera dla przepływu jonów jest endoderma, w której z momentem zakończenia wzrostu wydłużeniowego korzenia pojawia się pasmo Caspariego. Utrudnia ono przepływ wody i składników mineralnych do walca osiowego korzenia. W rezultacie jony transportowane drogą symplastyczną bez trudności dopływają do walca osiowego, a jony przemieszczane drogą apoplastyczną napotykać na barierę w endodermie. Oznacza to, że proces pojawiania się nowych korzeni ma znacznie większe znaczenie dla zaopatrzenia rośliny w wapń niż w potas [1, 3, 4, 5, 10, 29, 30, 43, 45].

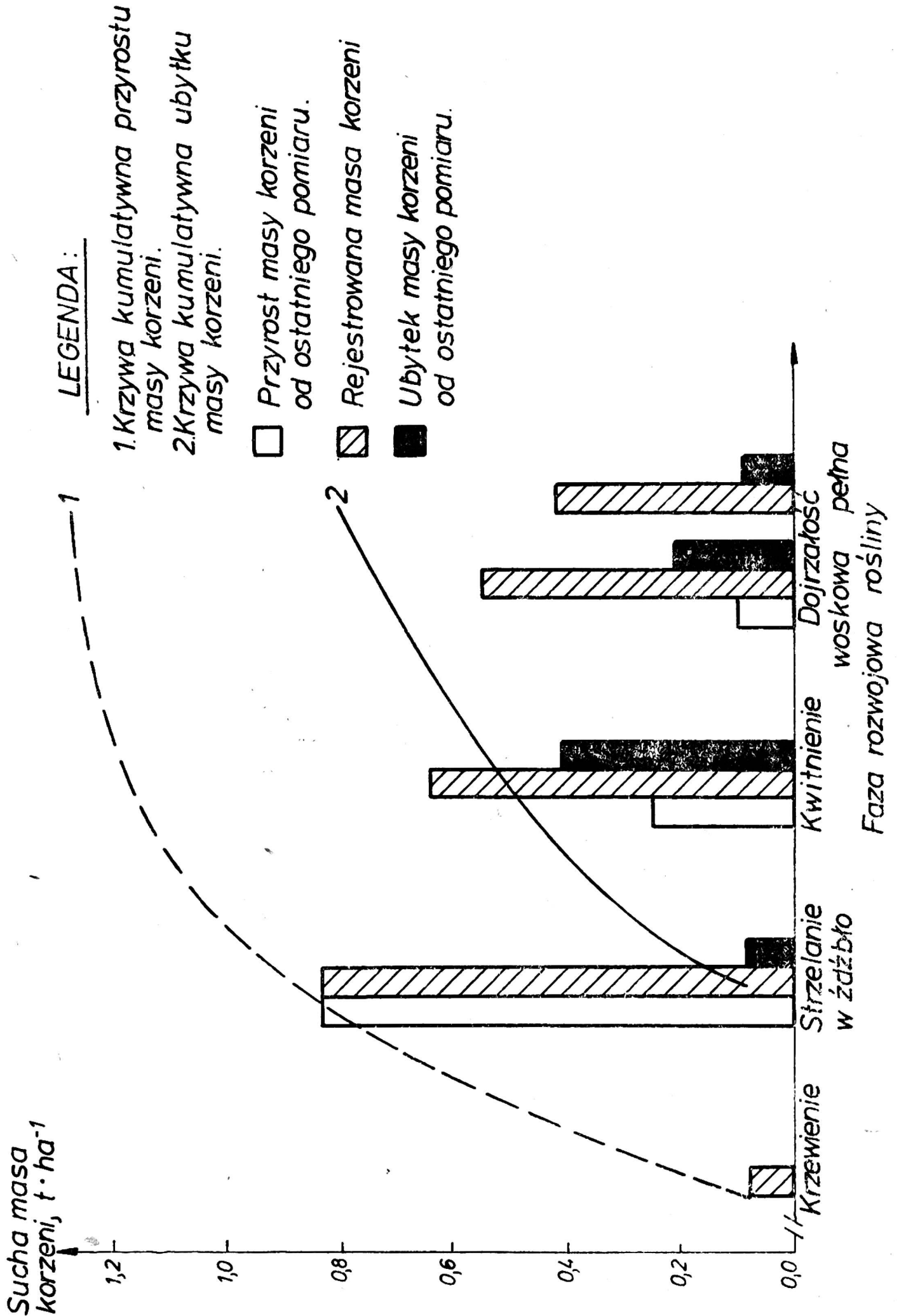
### *Morfologia systemu korzeniowego rośliny*

System korzeniowy rośliny zawarty jest w określonej objętości gleby. Najczęściej stosowanymi parametrami dla charakterystyki cech morfologicznych całego systemu korzeniowego rośliny są:

- długość korzeni w określonej warstwie gleby lub jej objętości,
- pionowy zasięg korzeni w profilu glebowym.

Rozmiar jaki system korzeniowy rośliny może osiągnąć zależy od:

- genetycznych właściwości gatunku,



Rys. 1. Dynamika systemu korzeniowego żyta ozimego w sezonie wegetacyjnym (Grzebisz — niepublikowane)



— czynników środowiska glebowego ograniczających penetrację korzeni,

— konkurencji chwastów.

Przestrzenne zróżnicowanie dostępności wody, składników pokarmowych wynikające z genezy danej gleby oraz systemu uprawowego w znacznym stopniu determinuje szybkość wzrostu korzeni w głąb profilu glebowego, a więc wpływa na kształt systemu korzeniowego rośliny [6, 16, 17, 21, 23, 26, 27, 34, 35, 40]. Najbardziej zasobna w składniki pokarmowe jest warstwa próchniczna i ona też jest najsilniej przerośnięta przez korzenie. Poniżej warstwy próchnicznej zawartość wielu składników pokarmowych znacznie się obniża i w rezultacie zmniejsza się długość korzeni w jednostce objętości gleby. Optymalna z punktu widzenia długość korzeni w jednostce objętości gleby wynosi  $0,1\text{--}5\text{ cm}\cdot\text{cm}^{-3}$  [31, 42].

Tabela 1

*Długość korzeni niektórych roślin uprawnych  
w warstwie ornej gleby [45]*

Gatunek	Długość korzeni $\text{cm}\cdot\text{cm}^{-3}$
Fasola	0,5—2
Ziemniak	1—2
Burak cukrowy	1—2
Kukurydza	3
Pszenica, jęczmień	4—5
Trawy	3—20

W tabeli 1 przedstawiono przeciętne wartości dla długości korzeni niektórych roślin uprawnych w warstwie ornej gleby (0—30 cm). Zdecydowanie najsłabszy system korzeniowy wytwarzają rośliny strączkowe oraz okopowe. Trawy mogą nawet kilkunastokrotnie silniej przerastać warstwę orną niż powyższe grupy roślin i w rezultacie są mniej wrażliwe na dostępność składników pokarmowych w glebie. Niektórzy autorzy podają ekstremalnie duże wartości dla długości systemu korzeniowego roślin w przypowierzchniowych warstwach gleby. Gass i Oertli [20] oznaczyli w 5 cm przypowierzchniowej warstwie gleby łąkowej około 340 cm korzeni w  $\text{cm}^3$ . Jednak dla większości roślin uprawnych stopień przerośnięcia warstwy ornej nie przekracza  $10\text{ cm}\cdot\text{cm}^{-3}$  [8, 22, 23, 36, 40].

Szczegółowe rozmieszczenie korzeni w dół profilu glebowego wykazuje spadek ich koncentracji, który można wyrazić za pomocą funkcji wykładniczej [2, 20, 21]:

$$Y = A(1 - e^{-cx}), \text{ gdzie}$$

$Y$  — ilość korzeni między warstwą 0—10 cm a określoną głębokością  $x+10$  cm,

$x$  — określona głębokość poniżej 10 cm,

$c$  — stała określająca nachylenie krzywej.

Za pomocą powyższego równania można ustalić tzw. „głębokość efektywnego ukorzenia się rośliny”. Parametr ten określa miąższość profilu glebowego zawierającego wg jednych autorów [31, 34] 80% korzeni lub wg innych 90% [2, 33]. Warstwa ta ma decydujące znaczenie w zapotrzeniu rośliny w wodę i składniki pokarmowe. Termin ten daje wyraźną wskazówkę miąższości warstwy gleby, która powinna być objęta ścisłą kontrolą zawartości składników pokarmowych rośliny i została wykorzystana m. in. w metodyce badań azotu mineralnego. Termin ten jednakże jest poddany krytyce, gdyż jak wykazują badania prowadzone nad roślinami uprawianymi w strefach o regularnie występujących suszach glebowych pojedyncze korzenie rosnące w warstwach zawierających wodę są w stanie pokryć zapotrzebowanie organów nadziemnych [22, 23]. Często rośliny w okresie starzenia się silnie penetrują głębsze warstwy gleby, dodatkowo wpływając na plon organów generatywnych [22]. Nawet rośliny bardzo płytko korzeniące się, jak np. koniczyna periska wytwarzają pojedyncze korzenie do głębokości około 115—155 cm, chociaż 90% masy skupia się w warstwie 0—22 cm [33]. Willigen [44] wykazał, że pojedyncze korzenie rosnące w szczelinach gleb związanych są w stanie pobrać cały dostępny azot. Noordwijk [31] uważa, że problem optymalnego ukorzenia się rośliny należałoby rozpatrywać oddzielnie dla każdego składnika pokarmowego w zależności od mobilności jego jonów. Przykładowo dla fosforu strefą tą jest warstwa próchniczna gleby, a dla azotu cały profil glebowy.

Zasięg pionowy korzeni jest wypadkową cech genetycznych rośliny oraz czynników glebowych ograniczających wzrost korzeni w głąb profilu glebowego. Podstawowe czynniki glebowe to nadmierna gęstość głębszych warstw gleby, niedostateczne natlenienie, niskie pH, zawartość jonów pierwiastków toksycznie wpływających na szybkość wzrostu korzeni np. glinu i manganu. Z drugiej strony w glebie znajduje się cała sieć szczelin naturalnych pochodzenia fizycznego i biologicznego umożliwiająca wzrost korzeni w głąb gleby pomimo nadmiernego jej zagęszczenia [6, 11, 12, 13, 14, 17, 23]. W glebach uprawianych systemem bezorkowym bardzo często przestrzenne rozmieszczenie korzeni jest skorelowane z rozmieszczeniem por glebowych pochodzenia biologicznego [16]. W tabeli 2 podano przeciętne i maksymalne głębokości ukorzenia się niektórych roślin uprawnych.

Tabela 2

Pionowy zasięg systemu korzeniowego roślin uprawnych [39]

Gatunek	Zasięg korzeni (cm)	
	średni	maksymalny
Zboża	147	170
Trawy	84	105
Koniczyny	102	120
Ziemniak	67	80
Burak cukrowy	155	200

### Przemieszczanie jonów w kierunku korzenia

Dynamiczne ujęcie procesu dotarcia składnika pokarmowego do powierzchni korzenia wymaga rozpatrywania tego zjawiska jako procesu:

- przenoszenia składnika pokarmowego z określonego miejsca w glebie na powierzchnię korzenia lub
- wzrostu korzenia w strefy gleby dotychczas niewyeksplorowane ze składnika pokarmowego.

Dominacja jednego z tych dwóch procesów zależy od gleby, rodzaju jonu oraz aktywności metabolicznej rośliny. Zdolność gleby do odżywiania rośliny jest regulowana przez:

- szybkość dostarczania jonów na jednostkę powierzchni korzenia,
- pobrania składników pokarmowych przez roślinę, które zależy od wielkości systemu korzeniowego rośliny oraz szybkości pobierania na jednostkę powierzchni korzenia.

Koncentracja jonów na powierzchni korzenia jest rezultatem trzech wzajemnie uzupełniających się procesów ich dopływu drogą:

- kontaktową,
- przepływu masowego,
- dyfuzji.

Pierwszy z trzech procesów polega na wzajemnym i bezpośrednim kontakcie gleby z korzeniem rośliny. Stosunek ten kształtuje się jak  $1/10^{-6}$  —  $10^{-4}$ . Tą drogą może być zaspokojone do 6% potrzeb pokarmowych rośliny. W przypadku potasu wymagania pokarmowe rzędu 200 kg/ha byłyby tą drogą zaspokojone tylko w wypadku jego koncentracji w warstwie ornej wynoszącej  $210^6$  kg/ha tzn. około 45% suchej masy gleby [37].

Większe znaczenie posiada tzw. przepływ masowy lub przepływ z wodą, czyli ruch jonów w strumieniu transpiracyjnym wody. Dotyczy to głównie składników znajdujących się w glebie w dostatecznej koncentracji i nie reagujących silnie z kompleksem sorpcyjnym gleby. Przepływ masowy pozwala na zaspokojenie potrzeb pokarmowych rośliny w wapń, magnez, siarkę, bor, miedź, cynk, żelazo [10, 37]. W warunkach optymalnego uwilgotnienia tą drogą dociera do powierzchni korzenia znaczna część azotu [10, 44, 45]. W sezonie wegetacyjnym w naszej strefie geograficznej procesy ewapotranspiracji dominują nad opadami i przepływ z wodą, który jest proporcjonalny do ewapotranspiracji nie jest w stanie pokryć potrzeb roślin w azot [44]). Natomiast niezależnie od poziomu żyzności gleby przepływ masowy nie zaspokaja potrzeb pokarmowych rośliny w stosunku do potasu a zwłaszcza do fosforu [1, 4, 5, 10, 32, 36, 37, 45]. Mechanizm dotarcia tych składników do powierzchni korzenia polega na dyfuzji czyli na turbulencyjnym ruchu jonów zgodnie z gradientem ich koncentracji. Roślina pobierając określony jon wywołuje ruch pozostałych w kierunku korzenia, a więc zgodnie z gradientem stężenia. Szybkość ruchu jonów zależy od wartości ich współczynników dyfuzji oraz od wilgotności gleby, gdyż przemieszczanie się jonów w glebie niezależnie od mechanizmu tego procesu zawsze zachodzi w wodzie.

W wyniku przepływu jonów do powierzchni korzenia wokół korzenia powstaje strefa wyczerpania, której wielkość można opisać równaniem [30]:

$$B = (2 D t)^{1/2}, \text{ gdzie}$$

B — rozmiar strefy wyczerpania (cm)

D — wartość współczynnika dyfuzji ( $\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$ )

t — czas (s)

Stopniowe wyczerpywanie gleby ze składników pokarmowych jest funkcją zdolności buforowej gleby, szybkości ich dopływu do powierzchni korzenia oraz szybkości pobierania przez roślinę wyrażoną szybkością pobierania na jednostkę długości korzenia [10, 29, 36, 45]. Stąd przy założeniu stałej szybkości wzrostu organów nadziemnych szybkość eksploatacji gleby ze składników pokarmowych będzie zależała od masy gleby objętej systemem korzeniowym rośliny oraz intensywności wzrostu korzeni, wyrażoną ich długością w jednostce objętości gleby ( $\text{cm} \cdot \text{cm}^{-3}$ ). W tej sytuacji możliwa jest konkurencja o składnik pokarmowy między korzeniami. Newman i Andrews [30] rozważają trzy podstawowe typy reakcji zachodzących między korzeniami rośliny w aspekcie pobierania jonów:



— brak zależności między wielkością systemu korzeniowego rośliny a pobieraniem jonów.

Ten typ reakcji zachodzi wówczas, gdy składnik pokarmowy ma dużą wartość współczynnika dyfuzji i roślina charakteryzuje się małym systemem korzeniowym. Roślina jest w stanie pobrać całość dostępnej formy składnika pokarmowego z gleby. Taka sytuacja może wystąpić w przypadku azotu, lecz tylko w warunkach optymalnej wilgotności gleby [10, 44]. Pobieranie azotu jest wówczas niezależne od wielkości systemu korzeniowego rośliny. Stąd niezwykle ważna jest głębokość penetracji przez korzenie roślin głębszych warstw profilu glebowego, gdyż większa wilgotność gleby w tych warunkach umożliwia pobranie całego dostępnego azotu. Noordwijk [32] określił długość korzeni wynosząca  $0,1 \text{ cm cm}^{-3}$  jako wystarczającą do zaspokojenia potrzeb pokarmowych rośliny w azot.

— brak konkurencji o składnik pokarmowy między korzeniami;

Ten typ zależności między korzeniami rośliny o składnik pokarmowy zachodzi wówczas, gdy jony pierwiastków charakteryzują się małą wartością współczynnika dyfuzji, a ponadto roślina ma słabo rozwinięty system korzeniowy. W rezultacie strefa wyczerpania gleby z danego składnika pokarmowego jest mała. Taka sytuacja jest charakterystyczna dla fosforu, dla którego stwierdza się korelację między wielkością systemu korzeniowego rośliny, a pobieraniem składnika [4, 10, 25, 36, 45]. Noordwijk [32] uważa, że w przypadku fosforu długość korzeni rzędu  $1\text{--}10 \text{ cm} \cdot \text{cm}^{-3}$  jest efektywna w zaopatrzeniu rośliny w ten składnik. Konkurencja o fosfor między korzeniami jest dopiero możliwa przy długości korzeni powyżej  $30 \text{ cm} \cdot \text{cm}^{-3}$ . Tak duży stopień przerośnięcia gleby korzeniami spotyka się tylko u traw [20, 33]. Sugeruje to, że rośliny mające duży system korzeniowy lepiej wykorzystują fosfor zawarty w glebie. Takie rośliny jak pszenica, jęczmień, ziemniaki, fasola wykazują zbliżone zapotrzebowanie na fosfor i w tym samym kierunku wzrasta ich wrażliwość na koncentrację tego składnika w glebie. Willigen i Noordwijk [45] wskazują na zbieżność wrażliwości tych roślin na dostępność fosforu w glebie z wielkością ich systemu korzeniowego, który jest największy w przypadku pszenicy, a najmniejszy dla fasoli.

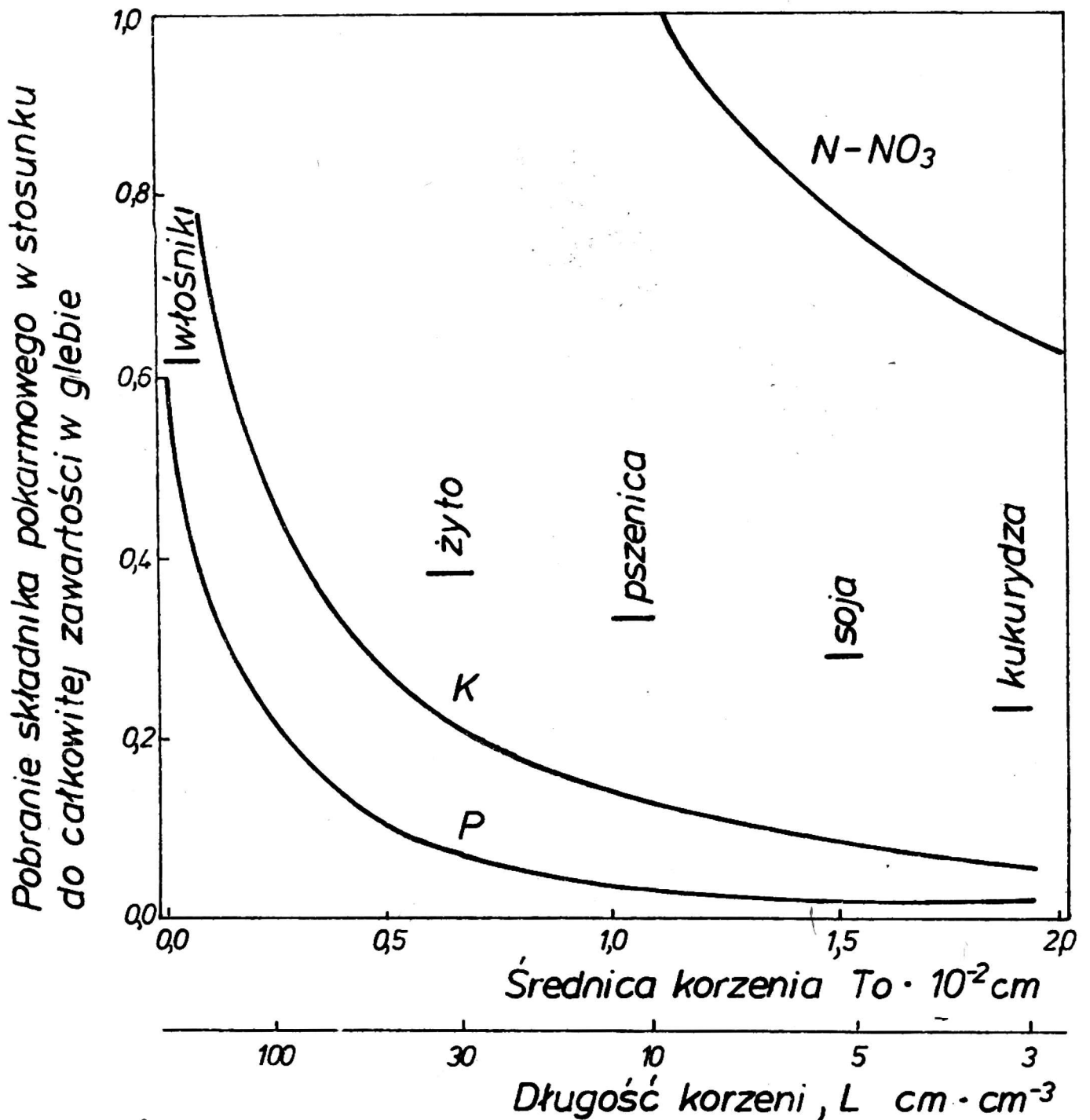
### Konkurencja o składnik między korzeniami

W tym typie zależności między korzeniami o składnik pokarmowy jego pobieranie zależy od długości korzeni w jednostce objętości gleby. Jednostkowe pobieranie składnika przez korzeń zmniejsza się proporcjonalnie do stopnia przerośnięcia gleby korzeniami. Typowym przykładem



jest potas oraz w warunkach małej wilgotności gleby azot [1, 4, 31, 37, 44, 45].

Powyżej opisane typy zależności zachodzące między korzeniami rośliny w aspekcie pobierania składników pokarmowych przedstawia rysunek 2. Stopień wyczerpania gleby ze składnika pokarmowego wzrasta



Rys. 2. Średnica korzeni, a pobranie składników pokarmowych przez roślinę w warunkach stałej objętości gleby [4]

wraz ze spadkiem średniej średnicy korzenia, co ściśle wiąże się ze wzrostem długości korzenia w  $\text{cm}^3$  gleby. Zgodnie z architekturą budowy systemu korzeniowego roślin oznacza to, że przy stałej objętości gleby przerośniętej korzeniami, dalszy wzrost pobrania składników mineralnych zależy od stopnia rozgałęzienia systemu korzeniowego rośliny. Im będzie on większy, tym mniejszą średnią średnicę będzie miał system korzeniowy i tym większą objętość gleby wyeksploatuje z danego składnika pokarmowego. Spośród trzech podstawowych składników pokarmowych pobranie N —  $\text{NO}^{-3}$  zachodzi już przy nieznacznej gęstości korzeni. Natomiast całkowite pobranie potasu, a zwłaszcza fosforu praktycznie jest niemożliwe. Ponadto rośliny uprawne charakteryzują się naturalnie zróżnicowaną zdolnością do pobierania składników mineralnych gleby, co wynika ze stopnia wykształcenia systemu korzeniowego. W omawianym przypadku pobranie fosforu i potasu wzrasta w kierunku kukurydza, soja, pszenica, żyto. W tym samym też kierunku zwiększa się wielkość systemu korzeniowego roślin. Ta właśnie cecha systemu korzeniowego roślin jest właśnie tym nie zawsze uświadamianym sobie kryterium doboru roślin w zależności od zasobności gleby w składniki pokarmowe.

#### *Absorpcja składników pokarmowych przez korzeń*

W warunkach polowych stężenie składnika pokarmowego jest na tyle małe, że następuje szybkie jego pobranie ze strefy wokółkorzeniowej. Jedynym sposobem zaspokojenia potrzeb pokarmowych rośliny jest wzrost korzeni w warstwy gleby dotychczas niewyeksplloatowane ze składników pokarmowych [4, 29, 38]. Pobranie składników pokarmowych w warunkach polowych można wyrazić równaniem [29]:

$$F = 2\pi r \alpha L C_r, \text{ gdzie}$$

$F$  — pobranie składnika pokarmowego na jednostkę powierzchni korzenia ( $\text{mol} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),

$r$  — średnia średnica korzenia (cm),

$\alpha$  — współczynnik absorpcji korzenia ( $\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ ),

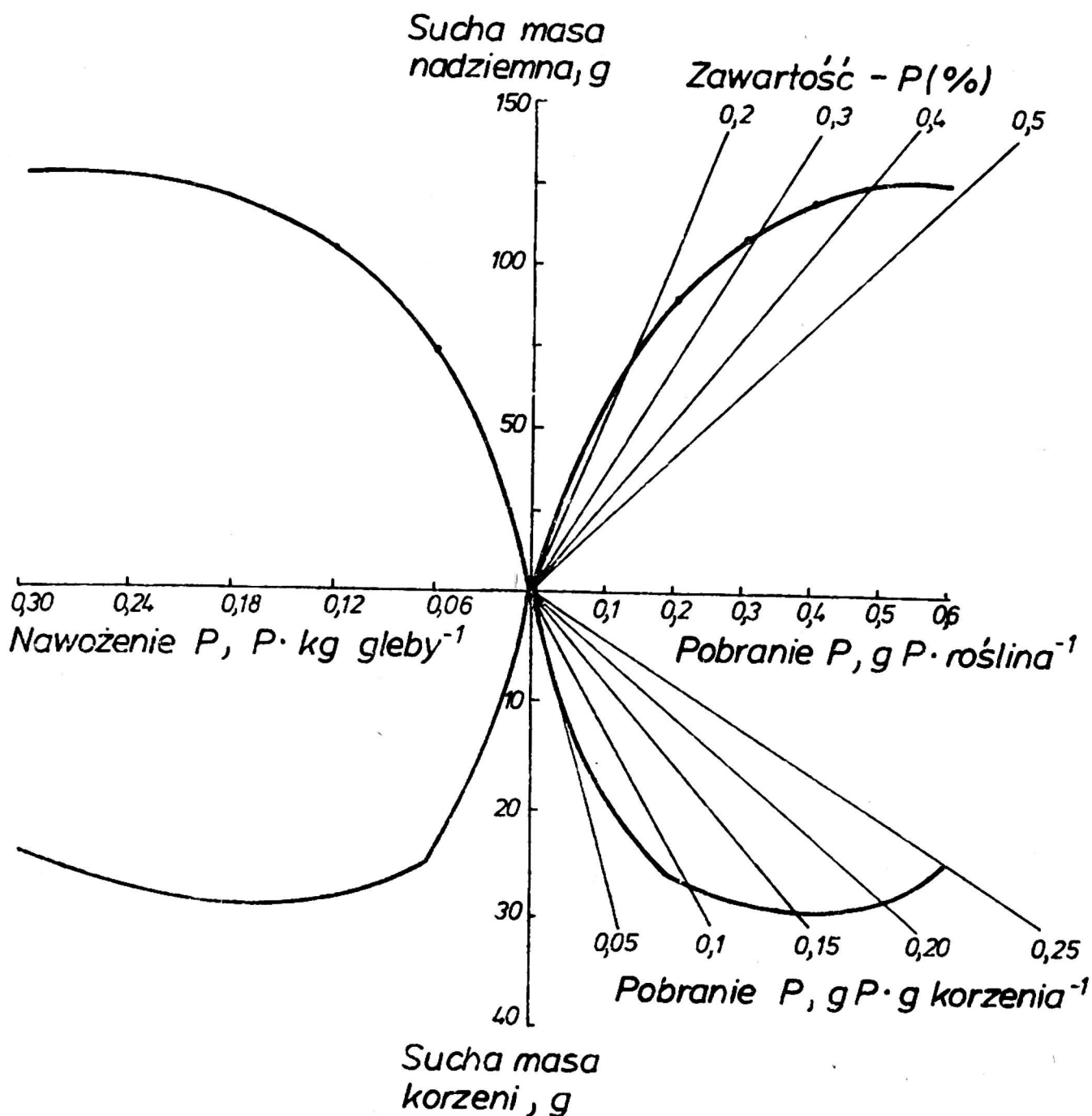
$L$  — całkowita długość korzeni (cm),

$C_r$  — stężenie jonów na powierzchni korzenia ( $\text{mol} \cdot \text{cm}^{-3}$ ).

Współczynnik absorpcji korzenia  $\alpha$  przedstawia relację między pobraniem danego składnika pokarmowego na jednostkę powierzchni korzenia, a jego koncentracją na tej powierzchni:

$$\alpha = \frac{F}{C_r}$$

Wartość współczynnika absorpcji korzenia zależy od intensywności procesów metabolicznych w roślinie. W każdej fazie rozwojowej szybkość przyrostu suchej masy rośliny limitowana jest krytyczną zawartością składnika pokarmowego, którego pobranie zależy od jednostkowego pobrania przez powierzchnię korzenia oraz całkowitej wielkości systemu korzeniowego. Taką samą koncentrację składnika pokarmowego w organach nadziemnych rośliny można uzyskać poprzez dużą jego koncentrację w korzeniach, która oznacza dużą szybkość jednostkowego pobrania przez mały, jak i poprzez duży system korzeniowy o mniejszej szybkości jednostkowego pobrania (rys. 3). Powyższą zależność można przedstawić za pomocą równania [43]:



Rys. 3. Wpływ nawożenia fosforem na masę nadziemną i korzeniową owsa oraz pobranie fosforu przez organy rośliny [45]

$$F_m = k_c \cdot \frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{W} \cdot \frac{W}{2\pi rL}$$

, gdzie

$F_m$  — minimalne pobranie składnika pokarmowego utrzymujące potencjalną szybkość wzrostu rośliny ( $\text{mol} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),

$k_c$  — krytyczna koncentracja składnika w roślinie ( $\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ ),

$\frac{dW}{dt} \cdot \frac{1}{W}$  — potencjalna względna szybkość wzrostu rośliny ( $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$  dzień<sup>-1</sup>),

$W$  — masa nadziemna rośliny (g),

$2\pi rL$  — powierzchnia korzenia ( $\text{cm}^2$ ),

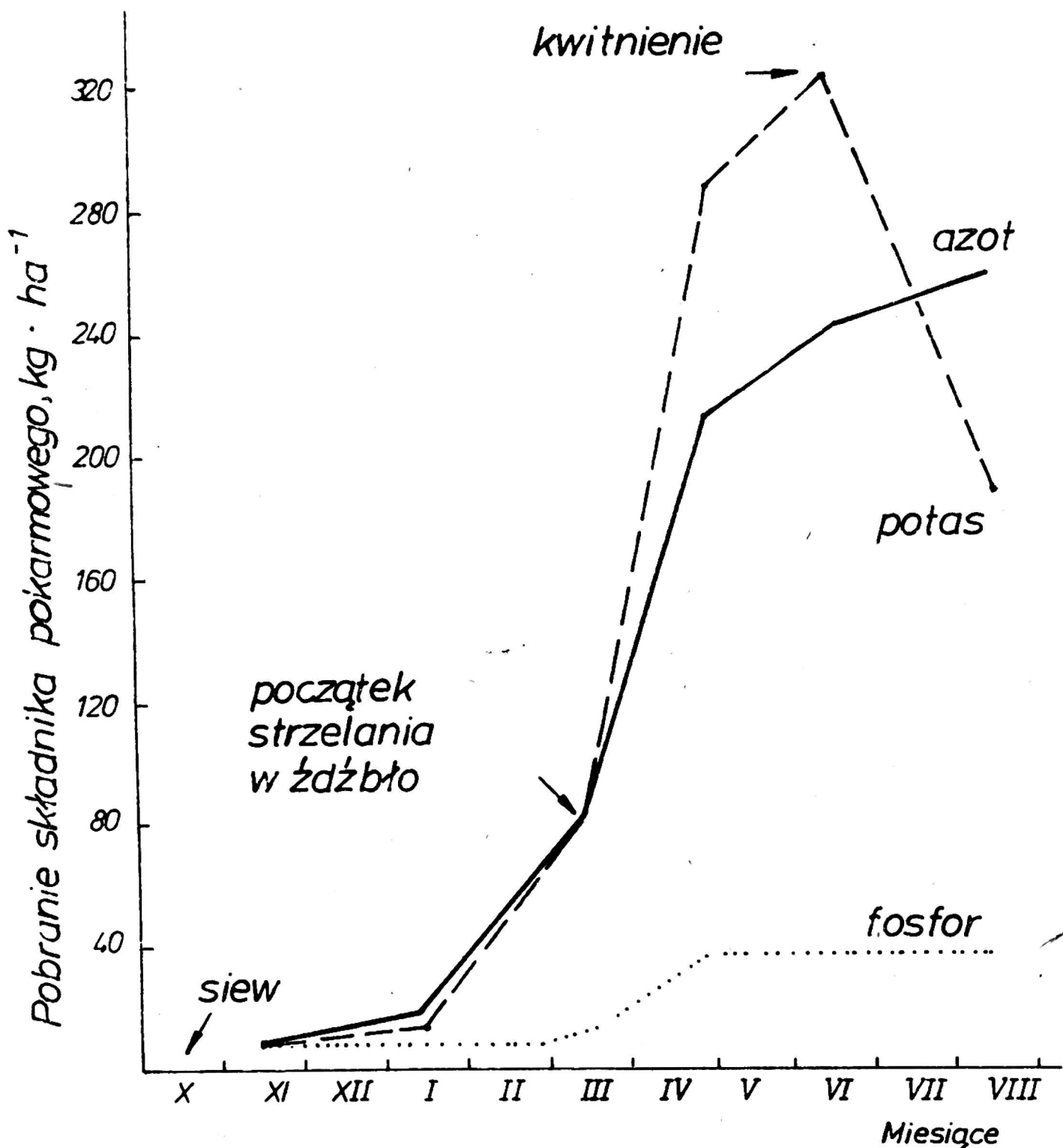
$r$  — średnia średnica korzenia (cm),

$L$  — całkowita długość korzeni rośliny (cm).

Krytyczna wartość koncentracji składnika pokarmowego zmienia się w zależności od gatunku, wieku oraz organu rośliny. Maksymalna szybkość wzrostu roślin typu  $C_3$  wynosi 34—39  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{dzień}^{-1}$ , a roślin typu  $C_4$  50—54  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{dzień}^{-1}$ . Przy założeniu, że średnia szybkość wzrostu roślin w naszych warunkach geograficznych waha się w granicach 16—52  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{dzień}^{-1}$  oraz krytycznej wartości koncentracji N, P, K, która dla młodych roślin wynosi odpowiednio 2,0; 0,4; 2,0% ich pobranie kształtuje się w bardzo szerokich granicach. Dla azotu wynosi 0,32—1,02  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{dzień}^{-1}$ , podobne jest dla potasu, a dla fosforu wynosi 0,06—0,21  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{dzień}^{-1}$  [43]. Ze wzrostem wieku rośliny spada generalnie pobranie składników pokarmowych. Pobranie azotu przez 20-dniowe siewki kukurydzy jest 7-krotnie większe niż roślin 30-dniowych, a aż 190-krotnie większe niż u roślin 70-dniowych [3]. Na rysunku 4 przedstawiono pobranie N, P, K przez pszenicę ozimą plonującą na poziomie 10  $\text{t} \cdot \text{ha}^{-1}$ . Najbardziej intensywne pobieranie składników zachodziło w okresie od początku strzelania w źdźbło do fazy kwitnienia. Późniejszy od tej fazy nastąpił w okresie dojrzewania rośliny spadek pobierania azotu, stabilizacja pobranego fosforu oraz wydalanie potasu [9].

#### *Modelowanie procesów pobierania składników pokarmowych przez korzenie roślin*

Ilościowe ujęcie procesów pobierania składników pokarmowych pozwala na szybsze zrozumienie potrzeb rośliny w aspekcie wykorzystania



Rys. 4. Pobranie składników pokarmowych przez pszenicę ozimą plonującą na poziomie  $10 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$  [9]

jej potencjału plonotwórczego. Jak wykazano w poprzednich podrozdziałach złożoność relacji zachodzących w glebie oraz w roślinie silnie ogranicza postęp badań nad odżywianiem rośliny. Dodatkowym utrudniającym czynnikiem jest zmienność występująca w roślinie, a wynikająca z procesów jej rozwoju. Ułatwieniem, które pozwala na intensyfikację badań



jest stosowanie modeli matematycznych. Jednakże wielu badaczy zwraca uwagę na trudność w prawidłowym sformułowaniu modelu matematycznego, zwłaszcza w odniesieniu do procesów związanych z pobieraniem składników mineralnych z gleby. Główna przyczyna tkwi w słabo dotychczas rozpoznanej strukturze morfologicznej systemu korzeniowego roślin uprawnych, a w szczególności jego dynamiki w sezonie wegetacyjnym [4, 5, 6, 32, 43, 45].

Modele matematyczne opisujące pobieranie składników pokarmowych przez korzenie roślin opierają się na kilku podstawowych założeniach:

— geometrycznego kształtu korzenia. Oznacza to, że system korzeniowy rośliny rozpatrywany jest jako jeden typowy korzeń, który pobiera składniki pokarmowe z określonej objętości gleby.

— pobierania składników pokarmowych z powierzchni korzenia zgodnie z funkcją Michaelisa-Mentena.

— dostarczania składników pokarmowych na powierzchnię korzenia drogą przepływu masowego lub dyfuzji.

Modele matematyczne mogą powstać w wyniku rozpatrywania relacji regresyjnych zachodzących pomiędzy parametrami rośliny odpowiedzialnymi za pobranie składników pokarmowych a szybkością wzrostu rośliny. Drugi typ modeli powstaje w oparciu o opis kinetyki danego procesu i uważa się go za bardziej użyteczny z punktu widzenia poznawczego. Takim modelem jest schemat zaproponowany przez Cushmana (1979) [4]. Model ten testowany przez Barbera i Silberbusha [4] zawiera aż 11 parametrów. Trzy z nich opisują system korzeniowy roślin, jego geometrię i dynamikę:

- $L_0$  = początkowa długość korzenia (punkt wyjściowy do obliczeń),
- $k$  = szybkość wzrostu korzenia,
- $r_0$  = średnia średnica korzenia.

Następne trzy parametry opisują pobranie składnika pokarmowego zgodnie z równaniem Michaelisa-Mentena:

$$I = \frac{I_{\max} (C_1 - C_{\min})}{K_m - C_1 - C_{\min}}$$

, gdzie.

- $I_{\max}$  = maksymalny wpływ składnika pokarmowego do korzenia przy dużym jego stężeniu w roztworze,
- $K_m$  = wartość  $C_1 - C_{\min}$ , gdy  $I = 1/2 I_{\max}$ ,
- $C_{\min}$  = wartość  $C_1$ , gdy  $I = 0$ .

Następna grupa parametrów dotyczy przemieszczania się składnika pokarmowego drogą przepływu masowego lub dyfuzji w kierunku korzenia.

Parametrami tymi są:

- $C_{11}$  = poziom początkowej koncentracji składnika pokarmowego w glebie,
- $b$  = zdolność buforowa gleby,
- $D_e$  = wartość współczynnika dyfuzji składnika pokarmowego w glebie.

Dodatkowe parametry to:

- $v_0$  = wpływ wody do korzenia,
- $r_1$  — średnia połowa odległości między korzeniami.

Powyżej przedstawiony model pobierania składników pokarmowych z gleby pozwala na wskazanie podstawowych czynników determinujących szybkość tego procesu. Analiza przydatności modelu Cushmana przeprowadzona przez Barbera i Silberbusha [4] dla azotu, potasu i fosforu wykazały, że w odniesieniu do wszystkich tych makroskładników szybkość ich pobierania zależała od wartości  $k$ . Dopiero w dalszej kolejności zaznaczyła się indywidualna reakcja składnika na pozostałe składniki modelu. Ponadto autorzy stosując przedstawiony powyżej model uzyskali dużą korelację między wartościami obliczonymi a rzeczywiście uzyskanymi.

Można wyróżnić dwie grupy przyczyn, które powodują że stan wiedzy na ten temat funkcjonowania systemu korzeniowego rośliny jest w dalszym ciągu niezadowalający:

- trudności metodyczne związane z prawidłowym doбором metodyki badań oraz pracochłonność prac związanych z oddzielaniem korzeni od gleby,
- istnienie funkcjonalnej równowagi między rozwojem korzeni, a rozwojem części nadziemnych rośliny.

## LITERATURA

1. Baligar V.C.: *Plant and Soil* 85, 43—53, 1985.
2. Barraclough P.B., Leigh R.A.: *J. Agric. Sci. Camb.* 103, 59—74, 1984.
3. Barber S.A.: *Soil nutrient bioavailability*. New York, J. Wiley, 1984.
4. Barber S.A., Silberbush M.: *Plant root morphology and nutrient uptake*. W Barber S.A., Bouldin D. ed. *Roots, nutrient and water influx and plant growth*. ASA, Madison 65—101, 1984.
5. Barber S.A.: *Soil chemistry and the availability of plant nutrients*. W Stelly M. ed. *Chemistry in the soil environment*, ASA, 1—12, 1985.
6. Brereton J., Mc Gowan M., Dawkins T.: *Field Crop Res.* 13, 223—237, 1986.
7. Brown D.A., Scott H.D.: *Dependence of crop growth and yield on root development and activity*. W Barber S., Bouldin D. ed. *Roots, nutrient and water influx and plant growth*. ASA, Madison, 101—136, 1984.
8. Cannell R.Q.: *Cereal root system*. W Hawkins A., Jeffcoat B. ed. *Opportunities for manipulation of cereal productivity*. BPGRG No 7, 118—129, 1981.
9. Cannell R.Q.: *Mitigation of soil constraints to cereal production*. W Gallagher E. ed. *Cereal production*. Butterworths, London, 193—210, 1984.
10. Clarkson D.: *Nutrient interception and transport by root systems*. W ed. Johnston C. *Physiological processes limiting plant productivity*. Butterworths, London 307—330, 1981.
11. Dexter A., Hewitt J.: *Agric. Engng. Res.* 23, 17—22, 1978.
12. Dexter A.: *Plant and Soil* 95, 123—133, 1986.
13. Dexter A.: *Plant and Soil* 95, 135—147, 1986.
14. Dexter A.: *Plant and Soil* 95, 149—161, 1986.
15. Dickinson N.M.: *Rev. Ecol. Biol. Sol* 19, 307—314, 1982.
16. Ehlers W., Koepke U., Kosla B., Boehm W., Stulpnagel R., Bäumer K.: *Soil Tillage Res.* 1, 29—34, 1980.
17. Ellis F., Barnes B.: *Plant and Soil* 55, 283—296, 1980.
18. Fitter A.H.: *Functional significance of root morphology and root system architecture*. W Fitter A.H. ed. *Ecological interaction in soil*. BSP, Oxford, 87—106, 1985.
19. Fotyma M., Mercik S., Faber A.: *Chemiczne podstawy żyzności gleb i nawożenia*. PWRiL 1987.
20. Gerwitz A., Page E.R.: *J. appl. Ecol.* 11, 773—781, 1974.
21. Gregory P.J., Mc Gowan M., Biscoe P.V., Huner B.: *J. Agric. Sci. Camb.* 91, 91—102, 1978.
22. Gass J., Oertli J.: *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.*, 143, 208—214, 1980.
23. Hamblin A.: *Adv. Agron.* 39, 98—158, 1985.
24. Huck M.S.: *Root distribution and water uptake patterns*. W Mardshall J.K. ed. *The belowground ecosystem*. Colorado State University, 215—226, 1977.
25. Jager A.: *Buffer* 28, 52—73, 1982.
26. Lambers H.: *Neth. J. agric. Sci.* 31, 305—311, 1983.
27. Loon C.D., Smet L.A., Boone F.R.: *Potato Res.* 28, 315—330, 1985.
22. Mengel K., Kirkby E.A.: *Podstawy żywienia roślin*. PWRiL 1983.
29. Milthorpe F., Moorby J.: *An introduction to crop physiology*. Cambridge University Press, 1974.
30. Newman E.J., Andrews R.: *Plant and Soil* 38, 49—69, 1973.

31. Noordwijk M.: Functional interpretation of root densities in the field for nutrient and water uptake. W Wurzelökologie and ihre Nutzwendung. Irnding, 207—226, 1983.
32. Nye P.H., Tinker P.B.: Solute movement in the soil — root system. Oxford, BSP, 1977.
33. Ozonne P.G., Asher C.J., Kirion D.J.: Aust. J. Agric. Res. 16, 785—800, 1966.
34. Pearson R.W.: Soil environment and root development. W Pierre W. i in. ed. Plant environment and efficient water use. ASA, Madison, 95—126, 1966.
35. Pearson R.: Significance of rooting pattern to crop production and some problems of root research. W Carson E. ed. The plant root and its environment. University Press of Virginia, 247—271, 1971.
36. Russell R.: Plant root systems. Mc Graw-Hill, London, 1977.
37. Summer M.E.: Alleviating nutrient stress. W Arkin G., Taylor M. ed. Modifying the root environment to reduce crop stress. ASAE 41, 99—137, 1981.
38. Troughton A.: Grass and Forage Sci. 36, 117—120, 1981.
39. Vetter H., Scharafat S.: Z. Acker- und Pflbau 120, 275—286, 1964.
40. Welbank P.J., Gibb M.J., Taylor P.J., Williams E.D.: Rothamsted Experimental Station, Report for 1973, part 2, 26—66, 1974.
41. Wiersum L.K.: Plant and Soil 15, 180—191, 1961.
42. Wiersum L.K.: The effect of soil physical conditions on roots and uptake. W Atkinson D. ed. Mineral nutrition of fruit trees. Butterworths, London, 111—121, 1980.
43. Wild A., Breeze V.G., Nutrient uptake in relation to growth. W Johnston C. ed. Physiological processes limiting plant productivity. London, Butterworths, 331—344, 1981.
44. Willigen P.: Supply of soil nitrogen to the plant during the growing season. W Lambers H., Neetenson J., Stulen J. ed. Fundamental, ecological and agricultural aspects of nitrogen metabolism in higher plants. MNP, Dordrecht, 417—430, 1986.
45. Willigen P., Noordwijk M.: Roots, plant production and nutrient use efficiency. IB Haren, 1987.