

## Fiziologija stresa

prof. dr. sc. Irena Jug

Fiziologija stresa – reakcije ekosustava na signifikantne otklone od optimalnih uvjeta okoliša

- Biološki stres – posljedica drastične promjene u okolišu koja se manifestira smanjenim rastom ili razvojem biljaka
- Biološka napetost – pojam za smanjene ili promjenjene biološke funkcije:
  1. Elastična biološka napetost (ne izaziva trajne posljedice)
  2. Plastična biološka napetost (trajne štete)
- Živi organizmi reagiraju na stres izbjegavanjem, tolerantnošću ili adaptacijom

- U suvremenoj poljoprivredi abiotski stresovi su vjerojatno najveći faktor ograničenja proizvodnje hrane. Stoga je poznavanje fiziologije stresa, mogućnost odgovora biljaka, kao i provođenje preventivnih agrotehničkih mjera, važna za veću učinkovitost uzgoja bilja.
- Tolerantnost biljaka na ekstremne uvjete vanjske sredine podržana je vrlo složenim biokemijsko-fiziološkim mehanizmima
- Svi živi organizmi reagiraju na promjene u okolišu pri čemu se pojedine vrste značajno razlikuju, ali je reakcija najčešće slaba ili često neuspješna.
- Unutar prirodne populacije, odgovor na stresni faktor često je uspješan jer to omogućuje velika genotipska raznolikost jedinki

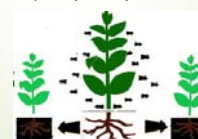
• prilagodba biljaka:

- **genetska adaptacija**: proces koji vodi genetskoj promjeni jedinke → mikroevolucija (genetske promjene na razini populacije) → specijacija i makroevolucija (pojave novih, bolje adaptiranih vrsta)
- **fiziološka adaptacija**
- **Adaptacija** (porast kondicije organizama, odnosno porast broja potomaka, i to posebno pogodnog genotipa) se zapaža kao:
  - **perdicija** (retardacija lišća pustinjskih biljaka)
  - **koloracija** (promjena boje lista ili cvijeta)
  - **morfoza** (promjena izgleda pojedinih organa i cijele biljke).

### Fiziološki mehanizmi tolerancije ili otpornosti biljaka:

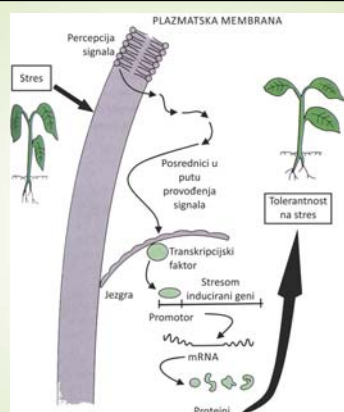
- javljaju se kao reakcija na ekstremne uvjete sredine
- kao posljedica fiziološkog mehanizma aklimatizacije – NIŽI PRINOS!!!
- receptori su manje-više poznati (svjetlost, hormoni, dodir, hladnoća, gljivice, vodik peroksid itd.), ali budući da biljke nemaju nervni sustav, prijenos signala (transdukcija) je bitno drukčiji nego kod životinja.
- značajna uloga u prijenosu signala pripisuje se kalciju a prema najnovijim istraživanjima korištenje Ca-fotoproteina (ekvorin) ukazuje na 9 različitih signala kod biljaka (dodir, hladnoća, vjetar, gljivični napad, salinitet, etilen, ozljeda, oksidacijski stres).

- u stresnim uvjetima biljke se često brane *alelopatijom*, odnosno ispuštaju alelopatičke supstance (npr. kiseline, cinamičku i hidroksicinamičnu kiselinu, salicilnu kiselinu, terpeni, fenole, amine, kumarine, juglone, leptospermon, itd.) iz različitih dijelova (korijenje, stabljike, lišće, sjemenke i dr.) čime pokušavaju spriječiti susjedne biljke da koriste resurse ekosustava (svjetlost, voda, hraniva) i tako povećaju preživljavanje nepovoljnih uvjeta.



- Reakcija biljaka na uvjete okoliša događa se na svim razinama njene organizacije
- Stanični odgovor na stres uključuje promjene u membranskim sustavima, modifikacije stanične stjenke te promjene u staničnom ciklusu i diobi stanica
- Biljke mijenjaju metabolizam na različite načine, uključujući proizvodnju kompatibilnih otopljenih tvari (npr. prolin, rafinozu, glicin betaina i dr.) koji su u stanju stabilizirati proteine i stanične strukture i/ili održavati osmotsku vrijednost protoplazme, odnosno turgora u granicama funkcioniranja metabolizma, reaktivnih kisikovih radikala i ponovno uspostaviti ravnotežu staničnog redoks potencijala

- sinteza poliamina (PA, male alifatske, pozitivno nabijene molekule, najčešće putrescin, odnosno njegov derivat spermidin) umanjuju negativne efekte suše, saliniteta tla i hladnoće pa je visoka razina PA u pozitivnoj korelaciji s tolerancijom na stres.
- Kao zaštitne molekule javlja se još niz različitih spojeva, npr. *glicin betain* (GB; kvaterneri amonijev spoj) za koji se smatra da štiti FS II, različiti *ugljikohidrati*, posebice *fruktani*, *disaharidi*, *škrob*, *trehaloza* i *rafinoza*, zatim *polioli* (*manitol* i *sorbitol*), dehidrini i dr.



- Nakon stresa, na molekularnoj razini, mijenja se ekspresija gena pri čemu epigenetska regulacija ima važnu ulogu u regulaciji gena.
- Poticanje gena stresom inicira sintezu osmoprotektanata i detoksikaciju enzima (npr. geni koji kodiraju regulacijske proteine, odnosno transkripcijske faktore *protein kinaze* i *fosfataze*).

Reakcije biljaka na faktore stresa temelje se na:

- sintezi posebnih molekula kao reakciji na štetu od stresa
- mehanizmu otpornosti i tolerancije
- utjecaju uvjeta sredine na gensku ekspresiju
- strukturalnim promjenama na razini biljke i tvorbi zaštitnih kemijskih komponenata

- alternativnim izoenzimima
- mehanizmu popravke štete i adaptaciji na pojedini stres ili veći broj stresnih faktora

- Otpornost na niske temperature
- Otpornost prema visokim temperaturama
- Otpornost prema suši
- Otpornost prema solima
- Otpornost prema ekstremnim pH vrijednostima supstrata
- Otpornost na anaerobiozu
- Otpornost na patogene i štetočine



- Biljke mogu koristiti više signalnih puteva koji pokreću mehanizam otpornosti na niske temperature što rezultira njihovom prilagodbom.
- prisutna su dva signalna puta kod indukcije aklimatizacije na niske temperature:
  - promjene u fluidnosti membrane, odnosno konformacijske promjene proteina
  - pad vodnog potencijala stanica što izaziva ABA (*apscizinska kiselina*)

- Otkriveno je gotovo 200 proteina koji se sintetiziraju u stanici (*simplastu*) kao reakcija biljaka na niske temperature, kao i više tzv. *antifriz proteina* koji su pronađeni u intercelularnim prostorima tkiva (*apoplastu*).
- Kao reakcija biljaka na nisku temperaturu, sintetiziraju se specifični proteini vezani na membranske sustave (npr. kalcij transportni protein), kao i proteini za prijenos signala (npr. protein kinaze MAPK, itd.).
- Na temperaturi ispod 0°C životna aktivnost biljaka je neznatna, ali potpuno prestaje tek kod -10°C.
- kretanje vode kroz stabljiku prestaje na temperaturi oko -7 do -8°C

- Pod otpornošću biljaka na niske temperature smatra se najčešće njihova tolerantnost na temperature ispod 0°C, ali isto tako moguće je i negativan utjecaj na biljke *pozitivnih niskih temperatura* (npr. granica otpornosti duhana je 2,5 do 5°C).
- Prvi simptom oštećenja biljaka niskim temperaturama je **simptom venjenja** što je rezultat narušenog vodnog režima pri čemu su sintetski procesi usporeni, a biološke oksidacije pojačane uz narušavanje pigmentno-proteinske strukture u lišću.
- Niske pozitivne temperature mogu rezultirati odumiranjem, dok negativne temperature, mogu i mehanički oštetiti biljku, pojavom kristalića leda.

Kao uzrok pojave stresa na niskim temperaturama navodi se:

- promjena vodnog režima biljke
- povećana koncentracija pojedinih kemijskih tvari
- promjena enzimatskih reakcija
- usporen rast i razvoj

- **Kaljenje** je složen fiziološko-biokemijski proces koji rezultira staničnim promjenama, a odvija se samo kada je smanjen intenzitet rasta, odnosno ako je nastupio period mirovanja
- Kaljenje se odvija u dvije faze:
  1. pri temperaturi od 0°C (u uvjetima osvjetljenosti uz nakupljanje šećera (fotosinteza) koji povećavaju osmotski tlak biljnih stanica što snižava ledište protoplazme, a njihovo nakupljanje moguće je i u mraku kao rezultat hidrolize škroba
  2. pri niskim temperaturama

➤ Posljedica kaljenja:

biljke sadrže više vezane, a manje ukupne vode, posjeduju veći osmotski tlak staničnog soka i veću viskoznost protoplazme.

➤ Smrzavanje ne mora uvijek biti smrtonosno za biljku - to ovisi o niskoj temperaturi i dužini njenog trajanja, o količini vode i leda, ali i o biljnoj vrsti i fazi u kojoj je niska temperatura nastupila. Otpornost pojedinih organa iste biljke nije ista, a i biljke su zimi, nakon kaljenja, nekoliko puta otpornije nego u proljeće

vrsta usjeva	temperatura (°C)		
	minimum	maksimum	optimum
Riža ( <i>Oryza sativa</i> )	10	45	20 - 35
Pšenica ( <i>Triticum aestivum</i> )	20	40	25 - 30
Kukuruz ( <i>Zea mays</i> )	10	40	25 - 30
Soja ( <i>Glycine max</i> )	10	35	25 - 30
Rajčica ( <i>Solanum lycopersicum</i> )	11	30	15 - 27
Krastavac ( <i>Cucumis sativus</i> )	18	30	25 - 30
Patlidžan ( <i>Solanum melongena</i> )	15	33	20 - 25
Paprika ( <i>Capsicum spp.</i> )	15	35	20 - 30
Tikvice ( <i>Cucurbita moschata</i> )	15	40	20 - 25
Dinja ( <i>Cucumis melo</i> )	15	35	25 - 30
Salata ( <i>Lactuca sativa</i> )	4	25	15 - 20
Mrkva ( <i>Daucus carota</i> )	11	30	15 - 25
Koprus ( <i>Brassica oleracea</i> var. <i>capitata</i> )	8	35	15 - 30
Špinat ( <i>Spinacia oleracea</i> )	5	30	15 - 20

#### OTPORNOST NA VISOKE TEMPERATURE

- Različite biljne vrste različite su osjetljivosti i prema visokim temperaturama
- Biljke su izložene čestim promjenama temperature, a za razliku od životinja koje imaju izvrsne mehanizme regulacije, njihova je temperatura ovisna o okolišu
- Prema najvišoj temperaturi koju podnose, biljke se dijele na:
  - psihrofilne
  - poikilotermne
  - mezofilne (većina usjeva)
  - termofilne
  - poikilohidro-regenerativne

- Temperatura biljaka najviše ovisi o vanjskoj temperaturi zraka, a jak utjecaj ima i Sunčevo zračenje te strujanje zraka (i topline).
- Smanjena sposobnost biljaka za isijavanje suvišne topline najčešće je uzrok toplinskom stresu. Biljke su optimizirane za fotosintezu, odnosno apsorpciju Sunčevog zračenja, ali će se lišće izloženo direktnom sunčevom zračenju brzo i zagrijavati (Sunčevo zračenje čini 45 % fotosintetski aktivna radijacija (FAR), 53 % je IC (infracrveno) zračenje (toplina) i 2 % UV (ultraljubičasto zračenje) biljke apsorbiraju u suvišku veliku količinu toplinske energije)
- toplinski stres može biti i posljedica suše kad biljke nemaju mogućnost najveće moguće transpiracije

- Listovi su općenito najtopliji dijelovi biljaka što može negativno utjecati na fotosintezu, a da pritom rast biljaka bude veći.
- Na niskim temperaturama rast biljaka često više ovisi o temperaturi, a manje o fotosintezi što znači da niske temperature ograničavaju rast, a visoke fotosintezu pa su učinci toplinskog stresa izraženi najviše smanjivanjem intenziteta fotosinteze
- Proteini su vrlo osjetljivi na visoku temperaturu i u takvim uvjetima lako podliježu denaturaciji.
- Za očuvanje njihove strukture, odnosno vitalne sposobnosti, biljke su razvile više tzv. zaštitnih proteina, odnosno *proteina toplinskoga šoka* (HSP - *heat shock proteins*)

- toplinski stres utječe na funkciju bioloških membrana, denaturaciju i desikaciju proteina uz pojačano stanično disanje.
- Temperatura od oko 50°C izaziva koagulaciju proteina, a već pri 35 - 40°C biljke mogu odumirati zbog narušavanja fiziološko-biokemijskih procesa u pravcu sinteze otrovnih tvari. Otpornost na visoke temperature specifična je u uvjetima „vlažne suše“, odnosno situacijama kad u tlu ima dovoljno vode, ali provodni sustav biljaka zbog velike evapotranspiracije ne uspijeva nadoknaditi gubitak vode iz lišća (npr. *spavanje šećerne repe* za vrijeme toplih ljetnih dana).

- dva procesa izrazito osjetljiva na toplinski stres:
  - razvoj polena
  - fotosinteza
- Visoke temperature dobro podnose **kserofite** koje su otpornije od **mezofita**, a od poljoprivrednih biljnih vrsta najotpornije su **termofilne** vrste: sirak, riža, pamuk itd.
- Kod djelovanja visokih temperatura na biljku, protoplazma poprima zrnatu strukturu lipoidnog karaktera, postaje viskozija, ali ponekad je konzistencija više tekuća.
- Raste propustljivost protoplazme za elektrolite i neelektrolite.

Mehanizam otpornosti na visoke temperature sastoji se u:

- malom nakupljanju amonijaka zbog brze *reparacije proteina*
- smanjivanju koeficijenta disanja što rezultira nakupljanjem organskih kiselina koje neutraliziraju amonijak tvorbom amonijevih soli i sintetizom amida
- pojačanoj transpiraciji potpomognutoj razvijenim korijenskim sustavom što snižava temperaturu lišća (za ~ 5°C)
- povećanoj viskoznosti protoplazme koja sadrži više vezane vode te je temperaturni prag koagulacije koloida znatno viši
- prema hipotezi o zaštitnoj ulozi šećera dolazi do konzerviranja strukture mitohondrija koji tako zadržavaju funkciju disanja i oksidativne fosforilacije

- pojavi pod imenom *efekat alanina*, odnosno pri višoj temperaturi ugljik se ugrađuje u *oligosaharide* (za *polisaharide* je neophodna energija ATP-a). Budući da nedostaje ATP, *fosfoglicerinska kiselina* se transformira u pravcu *fosfoenolpirogrždane kiseline*, a ova aminacijom u *alanin* koji se nagomilava štiteći biljku od samotrovanja amonijakom.
- pojačanoj sintezi *HSP* (zaštitnih proteina) i ubrzanju obnovi oštećenih proteina

- najznačajnije agrotehničke mjere za povećanje otpornosti na visoke temperature i sušu :
  1. adekvatna gnojidba (nepovoljan je nedostatak, ali i suvišak N) uz dobru opskrbljenost biogenim elementima,
  2. čuvanje zimske vlage konzervacijskom obradom,

#### OTPORNOST PREMA SUŠI

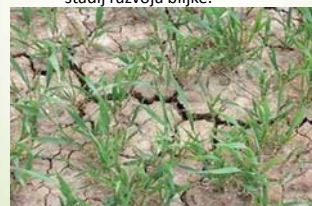
- Učinak nedostatka vode obično se zapaža smanjenim rastom što je povezano s padom intenziteta fotosinteze i poremećajem metabolizma dušika i ugljika.
- Reakcija biljaka na sušu je složena jer je taj stres najčešće povezan s problemima usvajanja biogenih elemenata i transportom, kako hraniva tako i asimilata, što se odražava na cjelokupan metabolizam
- Jači nedostatak vode rezultira „isušivanjem“ biljaka i pojavom tzv. točke uvenuća koja, ovisno o nedostatku vode i svojstvima biljne vrste, odnosno kultivara, nakon nekog vremena kulminira trajnim uvenućem, tj. biljka se neće moći oporaviti ni nakon dodavanja vode

- Manji nedostatak vode u duljem periodu rezultira adaptacijom biljaka na sušu, ovisno o biljnoj vrsti, odnosno njenim inherentnim odlikama tolerantnosti na nedostatak vode, prvenstveno stabilnosti tilakoidnog membranskog sustava u kloroplastima
- Vodni stres rezultira zatvaranjem puči i smanjenjem intenziteta transpiracije, padom vodnog potencijala biljnih tkiva, smanjenjem fotosinteze i, konačno, inhibicijom rasta.
- U biljkama se nagomilava apscizinska kiselina (ABA), prolin, manitol, sorbitol, formiraju se „spojevi hvatači“ slobodnih radikala, odnosno antioksidansi kao što su askorbat, glutation,  $\alpha$ -tokoferol i dr., a povećava se sinteza proteina i mRNA

Otpornost biljaka na sušu ogleda se u:

• sposobnosti neutralizacije nepovoljnih promjena metabolizma, tj. u održavanju visoke sintetske sposobnosti, a za ovu otpornost od posebnog je značaja:

- \* razvijenost korijenovog sustava,
- \* anatomska struktura biljnih tkiva i
- \* stadij razvoja biljke.



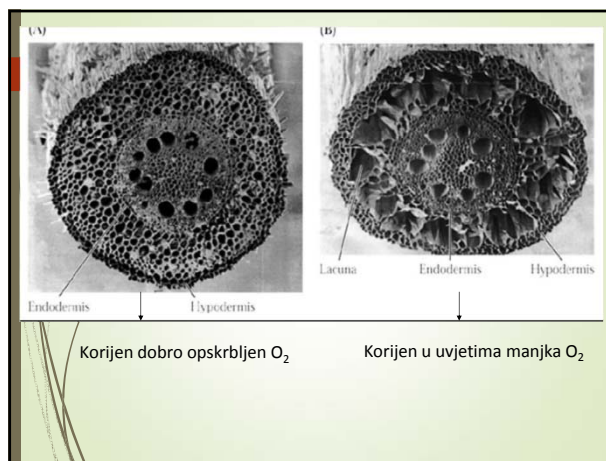
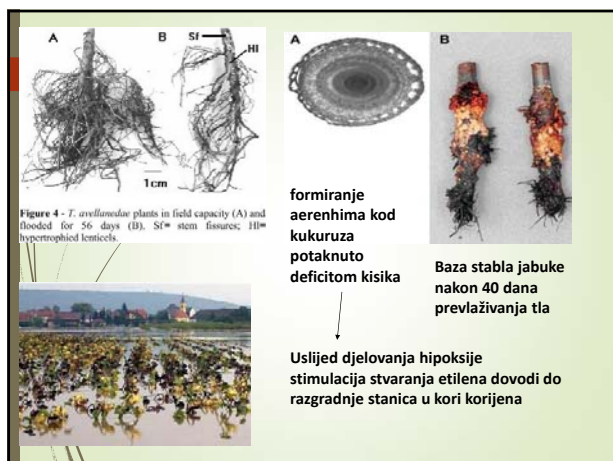
- U sprječavanju štetnih efekata od suše pomaže dobra, pravovremena i adekvatna obrada tla (konzervacijska obrada, duboka zimska brazda uz njeno rano „zatvaranje“, podirvanje i sprječavanje zbijanja te formiranja nepropusnih slojeva za vodu, uređenje tla, npr. „gusta“ kanalska mreža s vodom u kanalima, terasiranje nagnutih terena, organska gnojdba, sideracija, rotacija usjeva, sjetva pokrovnih usjeva, malčiranje, ranija sjetva proljetnih usjeva, a kasnija ozimih i dr.).
- Primarna obrada tla iznimno povećava retencijski kapacitet tla za vodu, ali i omogućuje duboko prodiranje korijena do dubljih, vlažnijih slojeva tla, dok unos organske tvari poboljšava strukturu tla i omogućuje veći retencijski kapacitet tla za vodu

#### OTPORNOST BILJAKA NA ANAEROBIOZU

- Otpornost biljaka na nedostatak kisika (anaerobioza – nedostatak kisika, anoksija – potpuni nedostatak kisika, hipoksija – podoptimalna dostupnost kisika) ovisi o biljnoj vrsti i sorti, ontogenezi, temperaturi, trajanju anaerobioze te o otpornosti organa koji je u anaerobnim uvjetima
- tolerantne vrste na anaerobiozu sposobne su u kratkom vremenu promijeniti svoj metabolizam i dobro podnose manjak kisika. Čak i vrste koje su netolerantne na anaerobiozu posjeduju neku vrstu otpornosti na kraći, odnosno sezonski nedostatak kisika.

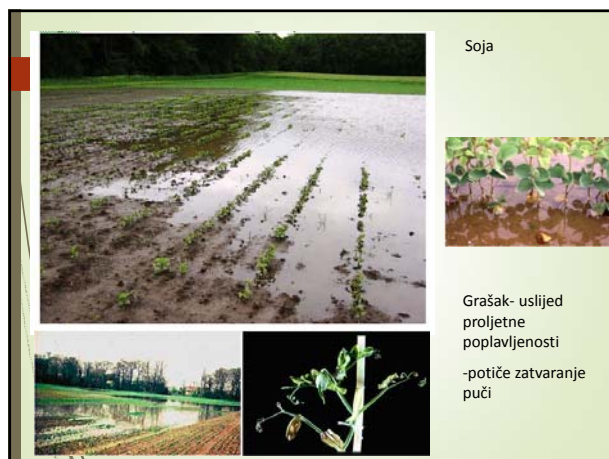
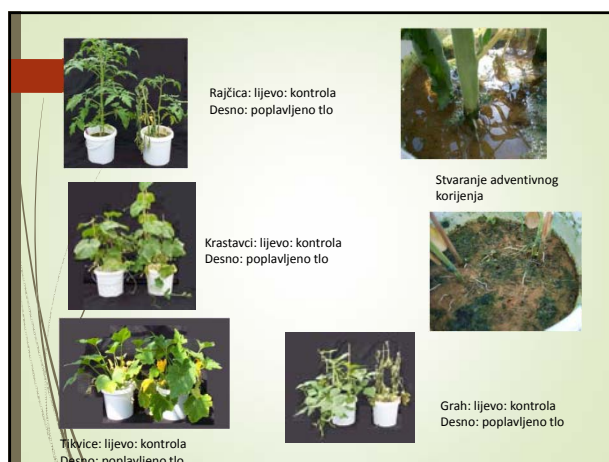
- Biljke različito reagiraju na anaerobiozu, npr. korijen riže bolje se razvija u uvjetima poplavljenosti, topola podnosi stajaću vodu samo neko vrijeme, dok joj anaerobioza uz protjecanje vode ne šteti.
- Veliki broj biljnih vrsta odumire nakon 5 – 10 dana poplavljenosti.
- Sjeme različitih vrsta, sorata i hibrida različito podnosi potapanje u vodi što ovisi o kemijsko-strukturnim svojstvima sjemena.

- Otpornost na anaerobiozu temelji se na adaptivnim procesima koji ograničavaju alkoholno vrenje.
- Neotporne biljke nakupljaju piruvat i etanol (toksičan), dok otporne nakupljaju netoksičan malat.
- Od usjeva najmanje su na hipoksiju tolerantni krumpir, ozime žitarice i leguminoze. Većina usjeva neće klijati kad u tlu nema dovoljno kisika, a riža je izuzetak i sposobna je sintetizirati  $\alpha$ -amilazu u uvjetima anoksije. Kod uzgoja krumpira, zbog njegove osjetljivosti na hipoksiju, tradicionalno se sadi plitko i zagrće u izdignute redove



kultura	osjetljivost na anaerobiozu	pojava uvenuća	moгуćnost popravka drenaжom
grah	++++	nakon 1 dana	-
rajčica	+++	nakon nekoliko sati	- nisu sve biljke povratile turgescencnost - smanjen porast - adventivno korijenje
krastavci	++	nakon 2 dana	- povratak turgescencnosti kod svih biljaka - adventivno korijenje
tikvice	+	bez simptoma	

Sensibility of Different Vegetables to Oxygen Deficiency and Aeration with H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> in the Rhizosphere  
Susanne Walter, Heidi Heuberger and Wilfried H. Schnitzler  
Chair of Vegetable Science – Quality of Vegetal Foodstuff  
Center of Life Science  
Technische Universität München, Freising, Germany  
Acta Hort. 659, ISHS 2004



Otpornost biljke na nedostatak kisika (anaerobioza, anoksija, hipoksija) ovisi:

- o biljnoj vrsti i sorti,
- o ontogenezi,
- temperaturi i o trajanju anaerobioze, te
- o otpornosti organa koji je u anaerobnim uvjetima.

-Pri višim temperaturama (>20°C) uslijed disanja korijena biljaka, faune i mikroorganizama tla potrošnja kisika se povećava, te se kisik iz glavnog toka vode može potrošiti u roku od 24 sata

-Pri niskim temperaturama i prilikom dormantnosti biljaka, potrošnja kisika je manja i tada su posljedice nedostatka kisika relativno bezopasne.





negativne posljedice pri uzgoju povrća

- povrće je neotporno na polijeganje
- velika mogućnost širenja bolesti
- pljesnivost
- pucanje korijena (mrkva)

Hardy plants	Fluct-tolerant plants	Fluct-sensitive plants
<i>Asperula officinarum</i> (sweet flag)	<i>Arachis hypogaea</i>	<i>Cyperus rotundus</i> (nutgrass)
<i>Chenopodium album</i> (lamb's ears)	<i>Brassica napus</i> (oilseed rape)	<i>Lactuca scariola</i> (lettuce)
<i>Echinochloa crus-galli</i> (cockspur)	<i>Helianthus annuus</i> (sunflower)	<i>Phaseolus sativus</i> (bean)
<i>Elymus repens</i> (couch grass)	<i>Linum catharticum</i> (flax)	
<i>Erigeron annuus</i> (pigweed)	<i>Medicago sativa</i> (alfalfa)	
<i>Rumex crispus</i> (garden dock)	<i>Setaria viridis</i> (green foxtail)	
<i>Syntherisma tenax</i> (cudweed)	<i>Zea mays</i> (corn)	
<i>Urtica dioica</i> (nettle)		

Anaerobni uvjeti mogu nastati iz više razloga: kao pogreške u agrotehnici (zbijanje primjenom teških strojeva, posebice na vlažnom tlu teže teksture, formiranje tabana pluga ili tanjurače kod višekratne jednake dubine obrade i sl.), velikom količinom padalina i saturacijom tla vodom, posebice na neuređenim tlima bez dobre odvodnje, poplavama i ležanjem vode na dijelu proizvodne parcele, zbog plitkog nepropusnog horizonta kod nekih tipova hidromorfni tala, ispod pokorice i ledene pokorice na snijegu iznad ozimih usjeva, smrzavanjem kiše na usjevu itd.

- Stupanj anaerobioze lako se utvrđuje elektrometrijskim mjerenjem oksidoredukcije u tlu (Eh), ali se problem manjka kisika može posredno utvrditi i mjerenjem volumne mase tla, zbijenosti tla – penetrometrom, poroziteta tla, sadržaja vode u tlu i dr.

**OTPORNOST BILJAKA NA NEDOSTATAK ILI SUVIŠAK HRANJIVIH TVARI**

- Mnoge prirodne i poljoprivredne ekosustave karakterizira podoptimalna ili toksična dostupnost mineralnih hranjivih tvari te se mineralni stres često zapaža kao manjak P, niska ili visoka raspoloživost Ca, toksičnost Al i Mn itd.
- Svaki od tih stresova ima kompleksne, ali različite, interakcije sa svojstvima tla ili klime, jednako kao i različite adaptacije na takve uvjete, npr. specifičnost morfologije i fiziologije korijena (arhitektura, izlučevine i dr.) te različite interakcije metabolizma s pojedinim elementom ishrane.
- Suhu tvar biljaka čini 10 do 20 posto od njene svježe mase, a gotovo 10 % suhe tvari u prosjeku čine mineralni elementi

- Mineralni sastav biljaka mijenja se u širokom rasponu pod utjecajem nekoliko čimbenika, od kojih su najvažnije genetske odlike, raspoloživost elemenata ishrane, klimatski uvjeti i starost biljaka.
- Iako su razlike u sastavu biljaka velike, one zahtijevaju određenu ili kritičnu razinu hranjivih tvari za normalan rast i razvoj.
- Nutritivni stres je vrlo složen fenomen povezan s agronomskim, ekološkim, fiziološkim, biokemijskim i molekularnim aspektom ishrane bilja
- Nutritivni stres može se pojaviti kod niske, ali i visoke razine raspoloživih elemenata ishrane, pri čemu između pojedinih elemenata vladaju antagonistički, ali i sinergistički odnosi, npr. suvišak jednog elementa izaziva nedostatak drugog

- Debalans u usvajanju hranjivih tvari najčešće se primjećuju kao vizualni simptomi nedostatka pojedinog elementa, ali je već u tom trenutku sigurno smanjena visina prinosa pa nedostatak elemenata treba unaprijed eliminirati, najbolje kemijskom analizom susprata ishrane i/ili biljnih tkiva.
- Vizualni simptomi nedostatka elemenata ishrane posljedica su metaboličkih promjena u različitim fazama rasta i razvoja biljaka i ukazuju na stupanj ishranjenosti bilja.

**OTPORNOST BILJAKA PREMA SOLIMA**

- Na zaslanjenim tlima (povećana koncentracija klorida, sulfata ili karbonata kalcija ili magnezija i  $\text{pH} < 8,5$ ; Tablica 10.) dobro uspijevaju samo halofitne biljke (od ukupnog broja biljnih vrsta tek ih je  $\approx 2\%$ ). Biološka prilagođenost halofita usmjerena je na regulaciju osmotskog tlaka (usvajaju malo soli ili ih pak akumuliraju u većim količinama u posebnim organima, posjeduju sposobnost izlučivanja soli žlijezdama ili izlučivanje korijenom ili odbacivanjem lišća s velikom koncentracijom soli).

- mehanizam obrane biljaka od suviška soli odvija se u dvije faze:

1. biljke nakon izlaganja suvišku soli vrlo brzo zaustavljaju rast (u nekoliko minuta) zbog osmotske promjene. Osmotski učinak najprije smanjuje sposobnost biljaka za apsorpcijom soli, a zatim dolazi do prestanka rasta lista dok se ne postigne stabilno stanje, što ovisi o koncentraciji soli izvan korijena
2. Druga faza je puno sporija i traje dulje, ponekad mjesecima i posljedica je akumulacije soli u lišću. Porast koncentracije soli u lišću ometa fotosintezu i lako može doseći letalnu granicu.

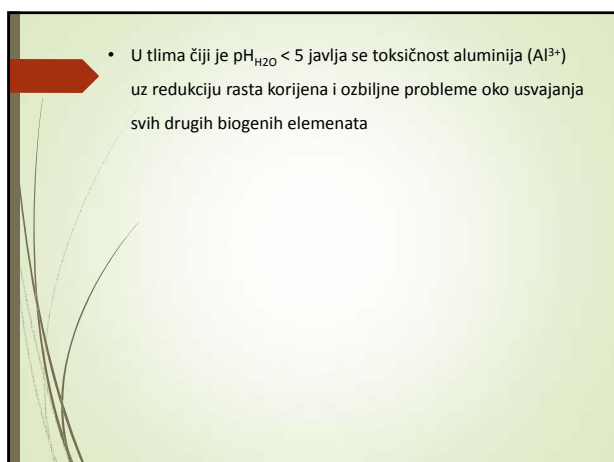
- Neke halofite mogu rasti na tlima s 20 % soli (dobro podnose 2 – 6 %) i nakupiti do 10 % soli, odnosno koncentracija soli je čak do 75 % sadržaja suhe tvari što ima za posljedicu izuzetno visok osmotski potencijal staničnog soka uz povećanu sposobnost usvajanja vode iz zaslanjenog tla
- postoje samo dvije osnovne grupe halofita:
  - a) koje sprječavaju usvajanje soli (ili barem akumulaciju soli u fotosintetska tkiva)
  - b) koje snižavaju koncentraciju soli u citoplazmi
- Solni stres je usko povezan s vodnim režimom biljaka (suša) i pojavom osmotskog šoka (npr. solni udar kod primjene velike doze mineralnih gnojiva u suho tlo ili u blizini sjemena ili korijena).

**OTPORNOST BILJAKA PREMA EKSTREMNIM pH VRIJEDNOSTIMA SUPSTRATA**

- Među edafskim čimbenicima koji drastično ograničavaju rast biljaka i tvorbu prinosa, ubraja se i pH tla (40 % svih svjetskih površina je kiselo, a 25 % alkalno).
- Kemija tla snažno je povezana s pH reakcijom čije povećanje ili smanjenje uključuje mehanizme obrane biljaka od toksičnosti teških metala, viška bikarbonata, deficita ili suficita kalcija, mikroelemenata, niske raspoloživosti dušika i fosfora itd.
- Biljke koje rastu na alkalnim tlima proizvode veliku količinu organskih kiselina kako bi „neutralizirale“ višak kalcija što mijenja njihov metabolizam i ometa bitne fiziološke procese

- Biljne vrste uspijevaju u širem rasponu pH tla, najčešće pri pH-vrijednostima 4 – 8, a optimum za većinu biljnih vrsta je 5 – 6. Nepovoljne vrijednosti pH tla najviše utječu na korijen biljke (duljinu korijena, brojnost i anatomska građa korijenovih dlačica).
- pH tla uglavnom ne utječe na promjene pH staničnog soka, ali izaziva niz problema u raspoloživosti hraniva, odnosno opskrbljivanju biljaka dovoljnim količinama pojedinih elemenata.

- U kiselim tlima fosfor se veže s aluminijem i željezom u spojeve niske topljivosti, dok na alkalnim tlima nastaju spojevi fosfora s kalcijem i magnezijem umjerene topljivosti, pa i kad je ukupna količina fosfora u tlu visoka, biljke ga ne mogu usvojiti.
- Biljke koje žive na alkalnim tlima stoga izlučuju korijenom anione organskih kiselina, najviše limunsku i jabučnu i razlažu fosfate do iona koje mogu usvojiti. Također, na alkalnim tlima vrlo čest je nedostatak željeza jer se ono u tlu nalazi u obliku iznimno slabo topljivog  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  (oksidohidroksidi:  $\text{FeO}(\text{OH})$  ili hidratizirani  $\text{FeO}(\text{OH}) \cdot n\text{H}_2\text{O}$ ) uz pojačano lučenje organskih kiselina s ciljem otapanja i kelatizacije Fe.



• U tlima čiji je  $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} < 5$  javlja se toksičnost aluminija ( $\text{Al}^{3+}$ ) uz redukciju rasta korijena i ozbiljne probleme oko usvajanja svih drugih biogenih elemenata