

## **ARHITEKTURA KORENOVOG SISTEMA KUKURUZA ZA EFIKASNIJE USVAJANJE FOSFORA: NOVIJA SAZNANJA**

*Ivica Đalović<sup>1</sup>, Yinglong Chen<sup>2</sup>, Zed Rengel<sup>2</sup>, Srđan Šeremešić<sup>3</sup>, Željana Prijić<sup>4</sup>,  
Miodrag Jelić<sup>5</sup>*

**Izvod:** Fosfor (P) je često jedan od deficitarnijih i nepristupačnijih elemenata u zemljištu. Slabija sposobnost korena da usvaja P iz zemljišta sa niskom koncentracijom ovog elementa je glavna prepreka za povećanje njegove iskorišćenosti. Arhitektura korenovog sistema zavisi od distribucije hraniva po profilu zemljišta, što je uslovljeno vrstom obrade tla, pH vrednošću rizosfere, sadržajem vode u zemljištu, kao i načinom i vremenom primene mineralnih đubriva. Razlike u korenovom sistemu pojedinih vrsta (ili genotipova), njihova sposobnost usvajanja, veličina i raspored korenskih dlačica i dr. odgovorni su za različitost usvajanja P u tlu. Kod kukuruza, razlike između pojedinih genotipova javljaju se u dužini primarnog korena, uglu grananja, broju i dužini lateralnih korenova, kao i izduživanju korenskih dlačica što pruža mogućnost za stvaranje hibrida sa poboljšanim korenovim sistemom za efikasnije usvajanje vode i mineralnih materija.

**Ključne reči:** korenov sistem, kukuruz, fosfor.

### **Uvod**

Fosfor (P) je često jedan od deficitarnijih i nepristupačnijih elemenata u zemljištu. Prema pojedinim procenama 5,7 milijardi hektara svetskih obradivih površina je deficitarno u pogledu sadržaja raspoloživog P. Iako njegov ukupan sadržaj u zemljištu može biti relativno visok, često se nalazi u manje pristupačnim i/ili sasvim nepristupačnim oblicima. Koncentracija P u zemljišnom rastvoru je uglavnom ispod 10  $\mu\text{M}$ , što je ispod optimalnog nivoa potrebnog za rast i razvoj biljaka (Vance et al., 2003.).

Fosfor je esencijalni nutritijent neophodan za razvoj korenovog sistema, formiranje semena i razvoj biljaka (Gahoonia et al., 1999.). Zauzima ključnu ulogu u većini metaboličkih i predstavlja komponentu brojnih biohemijskih procesa. Tipična reakcija biljaka na deficit P je razvoj korenovog sistema, odnosno korenskih dlačica i modifikacija rizosfere korenskim izlučevinama čime se povećava pristupačnost P (Singh & Rengel, 2007.). Novija istraživanja ukazuju na pozitivnu korelaciju između prinosa i veličine korenovog sistema koji ima sve važniju ulogu u efikasnom usvajanju vode i hraniva (Lynch, 2011.), potom tolerantnosti prema stresu (Uga et al., 2013.), kao i značajan uticaj na produktivnost biljaka (Narayanan et al., 2014.).

---

<sup>1</sup>Institut za ratarstvo i povrtarstvo, Maksim Gorki 30, 21 000 Novi Sad, Srbija

<sup>2</sup>The UWA Institute of Agriculture, and School of Earth and Environment, The University of Western Australia, Australia

<sup>3</sup>Univerzitet u Novom Sadu, Poljoprivredni fakultet, Trg. D. Obradovića 8, 21 000 Novi Sad, Srbija

<sup>4</sup>Ministarstvo poljoprivrede i zaštite životne sredine, Beograd, Srbija

<sup>5</sup>Univerzitet u Kosovskoj Mitrovici, Poljoprivredni fakultet, Lešak, Srbija

Cilj ovog rada bio je da se na osnovu najnovijih saznanja ukaže na ulogu korenovog sistema kukuruza sa aspekta efikasnijeg usvajanja fosfora.

### **Pristupačnost, usvajanje i simptomi nedostatka fosfora**

Slaba rastvorljivost fosfornih jedinjenja u zemljištu, ograničavajući je činilac raspoloživosti P, odnosno biljci pristupačnih količina ovog elementa (Zhang et al., 2010.). S druge strane P je podložan interakcijama sa ostalim elementima, što takođe umanjuje njegovu bioraspoloživost. Pojedini istraživači ukazuju da su razlike u korenovom sistemu pojedinih vrsta (ili genotipova), njihova sposobnost usvajanja, veličina i raspored korenskih dlačica odgovorni za različitost usvajanja P u tlu (Fageria et al, 2008.). Simptomi nedostatka P kod kukuruza mogu se prepoznati kao: drastično zaostajanje u porastu, tanko izduženo stablo, korenov sistem je tanji i izdužuje se, a listovi uspravni i tamno ljubičasti usled povećane sinteze antocijana. Kod jače izraženog nedostatka, slabije se razvija koren, cvetanje i fiziološka zrelost biljaka kasne, smanjena je sinteza proteina uz povišen sadržaj amida i nizak sadržaj vitamina (Marschner, 2012.). Kod povećanog sadržaja P u tlu smanjeno je usvajanje cinka što je posebno značajno kod biljaka kukuruza kod kojih P često inducira deficit cinka uz akumulaciju većih količina gvožđa.

### **Arhitektura korenovog sistema kukuruza za efikasnije usvajanje fosfora**

Arhitektura korenovog sistema (*Root System Architecture*, RSA) je osnovna komponenta produktivnosti biljaka i podrazumeva morfološke, anatomske i fiziološke osobine korena (Chen et al., 2015; Đalović i sar., 2016.).

Kukuruz ima veoma moćan korenov sistem žiličastog tipa, a glavna masa se nalazi do 30 cm dubine. Najveća dužina korenovog sistema se dostiže u fazi svilanja (Peng et al., 2012.). Aksijalni korenovi imaju veću sposobnost prodiranja u zemljište (Hund et al., 2009.), dok se formiranjem lateralnih povećava usisna moć biljke. U početku rasta i razvoja biljaka kukuruza embrionalni korenovi imaju značajniju funkciju, ali razvojem postembrionalnih korenova tu funkciju postepeno gube. Adventivni korenovi dominiraju u vegetativnoj fazi nakon prvih nekoliko nedelja i ostaju značajni u reproduktivnoj fazi (Yu et al. 2014.). Lateralni korenovi su najznačajni deo korenovog sistema i zauzimaju oko 90% dužine korena (Zobel et al., 2006.).

Faktori spoljašnje sredine u značajnom stepenu utiču na dužinu primarnog korena, biomasu, ugao korena i njegovo grananje (Desnos, 2008; Rengel & Đalović, 2017.). Koncentracija fosfora u zemljišnom rastvoru je od izuzetnog značaja za njegovo usvajanje i uslovljena je aeracijom i zemljišnom vlagom (Marschner, 2012.). Na osnovu rezultata višegodišnjih istraživanja utvrđeno je da se najviša koncentracija P, kao i gustina korena kukuruza nalazi na dubini do 10 cm (Anghinoni & Barber, 1980.). Slabija sposobnost korena da usvaja P iz zemljišta sa niskom koncentracijom ovog elementa je glavna prepreka za povećanje njegove iskorišćenosti, naročito na kiselim zemljištima na kojima veoma često, čak i uz primenu fosfornih đubriva izostaje efekat u pogledu efikasnosti usvajanja od strane biljaka.

Biljke su razvile različite morfološke, fiziološke i molekularne mehanizme adaptacije da se prilagode nedostatku P. Mehanizam koji utiče na rast korena usled nedostatka P, još uvek nije u potpunosti razjašnjen. Poznato je da niska koncentracija P u zemljištu dovodi do stimulacije i izduživanja lateralnih korenova (Wissuwa, 2005.). Pojedini istraživači (Aларcon et. al., 2009.) smatraju da je za to odgovorno obrazovanje etilena, dok druga istraživanja (Carvalhais et. al., 2011.), povezuju uticaj ugljenih hidrata i visoke koncentracije šećera u korenu sa njegovim izduživanjem i boljom apsorpcijom. Niska koncentracija P dovodi do pojave većeg broja korenskih dlačica i povećanja njihove dužine čime se površina korenovog sistema povećava. Zhao et al. (2014.) utvrdili su da na rast i razvoj lateralnih korenova posebnu ulogu ima uticaj mikrogena, abscisinske kiseline (ABA) i auksina. Poznato je da su promene u RSA pod uticajem niske koncentracije P povezane sa promenom sa sastavu i koncentraciji fitohormona i pod uticajem ekspresije više gena (Swarup et al., 2008.).

Arhitektura korenovog sistema je u visokoj pozitivnoj korelaciji sa distribucijom hraniva po profilu zemljišta, što je uslovljeno vrstom obrade tla, pH vrednošću rizosfere, sadržajem vode u zemljištu, kao i načinom i vremenom primene mineralnih đubriva (Niu et al. 2012.). Rastvorljivost P je povećana u no-till sistemu obrade zemljišta usled visoke aktivnosti fosfataza (Masciandaro & Ceccanti, 1999.), ali ukoliko se P dodaje površinski tada visoka koncentracija P ostaje u gornjih 5 cm površinskog sloja što dovodi do smanjenog izduživanja korenovog sistema. Jing et al. (2010.) su konstatovali da lokalizovana primena superfosfata uz amonijum-sulfat povećava mobilnost i usvajanje P kod biljaka kukuruza. Proučavanja sprovedena od strane Lynch & Brown (2008.); Chiou & Lin (2011.); Pe'ret et al. (2011.) nedvosmisleno pokazuju da je uticaj genotipa na promenu RSA u uslovima nedostatka P veoma značajan, pre svega sa aspekta boljeg i efikasnijeg usvajanja pomenutog makroelementa. Kod kukuruza razlike između pojedinih genotipova javljaju se u dužini primarnog korena, grananju korena, broju i dužini lateralnih korenova, kao i izduživanju korenskih dlačica. Genotipovi prilagođeni uslovima niske koncentracije P u zemljištu obrazuju više adventivnih korenova u poređenju sa manje tolerantnim genotipovima. Morfološke promene vezane za nedostatak P vezuju se za povećani odnos korena i nadzemnog dela (*root:shoot* ratio) usled povećanja dužine i broja lateralnih korenova i izduženja korenskih dlačica (Bates & Lynch, 2000.). Rezultati Barraclough et al. (1989) su pokazali da pri povišenoj koncentraciji P dolazi do pojave visoke gustine korena usled povećanog grananja lateralnih korenova (više od 9 grana  $\text{cm}^{-1}$ ), ali se apsorpcija navedenog elementa od strane biljaka kukuruza nije povećala (Postma et al., 2014.). Visoka koncentracija P u zemljišnom rastvoru dovodi do povećanja osmotskog pritiska, a time i do oštećenja apikalnog meristema korena, kao i smanjene mogućnosti usvajanja vode (Dunbabin et al., 2002.).

Primena P đubriva u blizini korena u kombinaciji sa azotnim hranivima ima značajnu ulogu u stimulisanju izduživanja korena u ranim fazama razvoja biljke. Efekat azota i fosfora na grananje lateralnog korena kukuruza proučavali su Postma et al. (2014.) i utvrdili da većina genotipova ima grananje lateralnog tipa korena koji zavisi od pristupačnosti i sadržaja oba elementa. Ovi autori su utvrdili da je manje od 7 grana  $\text{cm}^{-1}$  optimalno za usvajanje nitrata, a više od 9 grana  $\text{cm}^{-1}$  optimalno za usvajanje fosfora. Lokalizovana primena amonijačnih đubriva u kombinaciji sa fosforom značajno

povećava sadržaj hlorofila u listu i utiče na njihov rast u rasponu od 20 do 50%. Istovremeno doprinosi povećanju dužine korena za 23 do 30%, kao i njegovu gustinu u sloju zemljišta od 0 do 15 cm (Postma et al., 2014.).

Genetske varijacije u RSA imaju važnu ulogu u usvajanju hranjivih materija posebno fosfora (P). Identifikacijom lokusa za kvantitativna svojstva (QTL) utvrđeno je da je morfologija korena regulisana genima sa malim efektom, te da je uticaj sredine izrazito značajan (de Dorlodot et al., 2007.). U uslovima sa niskom koncentracijom P, identifikovano je šest QTL lokusa za izduženje lateralnih korenova i jedan lokus za njihov broj (Zhu et al., 2005.). Identifikacijom kvantitativnih lokusa (QTL) utvrđeno je da geni RTH1 i RTH3 utiču na izduživanje korenskih dlačica (Hochboldinger & Tuberosa, 2009.). Ugao rasta korena takođe igra važnu ulogu u određivanju dubine korenovog sistema, kao i otpornosti prema suši (Uga et al. 2013.). Lynch (2013.) i Lynch & Wojciechowski (2016.) su definisali osobine korena (mala gustina lateralnih korenova i povećana dužina adventivnih) potrebne za poboljšanje metaboličke efikasnosti i smanjenje unutar korenske kompeticije i označili je kao SCD („steep“, „cheap“ and „deep“).

### Zaključna razmatranja

Slaba rastvorljivost fosfornih jedinjenja u zemljištu, ograničavajući je činilac raspoloživosti P, odnosno biljci pristupačnih količina ovog elementa. Kapacitet korenovog sistema ima važnu ulogu u efikasnom usvajanju vode i hranjivih materija, posebno fosfora. Manipulacijom porasta korenovog sistema i procesima u rizosferi povećava se sposobnost usvajanja hranjivih materija i veća produktivnost biljaka, te je stoga od posebne važnosti da se u procesu oplemenjivanja biljaka posebna pažnja posveti stvaranju korenovog sistema poboljšanih osobina.

### Napomena

Ovaj rad je deo projekta TR 31073 „Unapređenje proizvodnje kukuruza i sirka u uslovima stresa“ koji se finansira od strane Ministarstva prosvete, nauke i tehnološkog razvoja Republike Srbije.

### Literatura

- Alarcon M.V., Lloret P.G., Iglesias D.J., Talon M., Salguer J. (2009). Response of maize seedling roots to changing ethylene concentrations. [Russian Journal of Plant Physiology](#) 56 (4), 488–494.
- Anghinoni I., Barber S.A. (1980). Phosphorus application rate and distribution in the soil and phosphorus uptake by corn. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44, 1041–1044.
- Barracough P.B., Kuhlmann H., Weir A.H. (1989). The Effects of Prolonged Drought and Nitrogen Fertilizer on Root and Shoot Growth and Water Uptake by Winter Wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 163 (5), 352–360.

- Bates T.R., Lynch J.P. (2000). Plant growth and phosphorus accumulation of wild-type and two root hair mutants of *Arabidopsis thaliana* American Journal of Botany 87, 958–963.
- Carvalho L.C., Dennis P.G., Fedoseyenko D., Hajirezaei M.R., Borriss R., Von Wirén N. (2011). Root exudation of sugars, amino acids, and organic acids by maize as affected by nitrogen, phosphorus, potassium, and iron deficiency. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 174 (1), 3–11.
- Chen YL., Đalović I., Rengel Z. (2015). Phenotyping for root traits. In: Kumar J, Pratap A, Kumar S (eds.) Phenomics of crop plants: trends, options and limitations. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 101–128. doi: 10.1007/978-81-322-2226-2\_8.
- Chiou T.J., Lin S.I. (2011). Signaling network in sensing phosphate availability in plants. Annual Review of Plant Biology 62, 185–206.
- de Dorlodot S., Forster B., Pagès L., Price A., Tuberosa R., Draye X. (2007). Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops. Trends Plant Sci. 12, 474–481.
- Desnos T. (2008). Root branching responses to phosphate and nitrate. Curr. Opin. Plant Biol., 11, 82–87.
- Dunbabin V., Diggle A.J., Rengel Z., vanHunten R. (2002). Modelling the interactions between water and nutrient uptake and root growth. Plant Soil 239, 19–38.
- Fageria N.K., Baligar V.C., Li Y.C. (2008). The role of nutrient efficient plants in improving crop yields in the twenty first century. J. Plant Nutr. 31, 1121–1157.
- Gahoonia T.S., Nielsen N.E., Lyshede O.B. (1999). Phosphorus (P) acquisition of cereal cultivars in the field of three levels of P fertilization. Plant and Soil 235, 269–281.
- Đalović I., Chen YL., Rengel Z., Prijić Ž., Adamović D. (2016). Karakterizacija korenovog sistema biljaka primenom savremenih metoda fenotipizacije. XXI Savetovanje o biotehnologiji. Zbornik radova 21 (23): 1, 33–40. ISBN 978–86–87611–40–5, 11–12, mart 2016. Agronomski fakultet–Čačak.
- Hochholdinger F., Tuberosa R. (2009). Genetic and genomic dissection of maize root development and architecture. Current Opinion in Plant Biology 12, 172–177.
- Hund A., Ruta N., Liedgens M. (2009). Rooting depth and water use efficiency of tropical maize inbred lines, differing in drought tolerance. Plant and Soil 318, 311–325.
- Jing J., Rui Y., Zhang F., Rengel Z., Shen J. (2010). Localized application of phosphorus and ammonium improves growth of maize seedlings by stimulating root proliferation and rhizosphere acidification. Field Crops Research, 119, 355–364.
- Lynch J.P., Brown K.M. (2008). Root strategies for phosphorus acquisition. Plant Ecophysiology 7, 83–116.
- Lynch J.P. (2011). Root phenes for enhanced soil exploration and phosphorus acquisition: tools for future crops. Plant Physiology, 156, 1041–1049.
- Lynch J.P. (2013). Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. Annals of Botany 112, 347–357.
- Lynch J.P., Wojciechowski T. (2016). Opportunities and challenges in the subsoil: pathways to deeper rooted crops. Journal of Experimental Botany 66, 2199–2210.

- Masciandaro G., Ceccanti B. (1999). Assessing soil quality in different agro-ecosystems through biochemical and chemico-structural properties of humic substances. *Soil Tillage Res.* 51, 129–137.
- Marschner P. (2012). *Mineral nutrition of higher plants*. 3<sup>rd</sup> edn. London: Academic Press.
- Narayanan S., Mohan A., Gill K.S., Prasad P.V. (2014). Variability of root traits in spring wheat germplasm. *PLOS ONE* 9 (6): e100317.
- Niu F.Y., Chai S.H., Jin L.G., Wang H., Tang X.C., Zhang S.Y. (2012). Responses of root architecture development to low phosphorus availability: a review. *Ann. Bot.* 112 (2), 391–408.
- Peng Y.F., Li X.X., Li C.J. (2012). Temporal and spatial profiling of root growth revealed novel response of maize roots under various nitrogen supplies in the field. *PLoS One* 7, 1–11.
- Pe'ret B., Cle'ment M., Nussaume L., Desnos T. (2011). Root developmental adaptation to phosphate starvation: better safe than sorry. *Trends in Plant Science* 16, 442–450.
- Postma J.A., Dathe A., Lynch J.P. (2014). The optimal lateral root branching density for maize depends on nitrogen and phosphorus availability. *Plant Physiology* 166, 590–602.
- Rengel Z., Đalović I. (2017). Differential potassium – use efficiency in crops and genotypes. *Frontiers of Potassium – an International Conference*. Keynote lecture, pp. 66–73, 25–27. January, 2017. Rome, Italy.
- Singh B., Rengel Z. (2007). The role of crop residues. *In: Marschner P., Rengel Z. [ed.] Improving soil fertility in nutrient cycling in terrestrial ecosystem soil biology*, pp. 183–214.
- Swarup K. et al. (2008). The auxin influx carrier LAX3 promotes lateral root emergence. *Nat. Cell Biol.* 10, 946–954.
- Vance C.P., Uhde-Stone C., Allan D.L. (2003). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist* 157, 423–447.
- Uga Y., Sugimoto K., Ogawa S., Rane J., Ishitani M., Hara N., Kitomi Y., Inukai Y., Ono K., Kanno N., Inoue H., Takahisa H., Motoyama R., Nagamura Y., Wu J., Matsumoto T., Takai T., Okuno K., Yano M. (2013). Control of root system architecture by *DEEPER ROOTING 1* increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics* 45, 1097–1102.
- Yu P., White J.P., Hochholdinger F., Li C. (2014). Phenotypic plasticity of the maize root system in response to heterogeneous nitrogen availability. *Planta* 240, 667–678.
- Zhang F., Shen J., Zhang J., Zuo Y., Li L., Chen X. (2010). Rhizosphere processes and management for improving nutrient use efficiency and crop productivity: implications for China. *Adv. Agron.* 107, 1–32.
- Zhao Y., Xing L., Wang X., Hou Y.J., Gao J., Wang P., Duan G.C., Zhu X., Zhu K.J. (2014). The ABA receptor PYL8 promotes lateral root growth by enhancing MYB77-dependent transcription of auxin-responsive genes. *Sci. Signal.* 7, ra53 10.1126/scisignal.2005051.