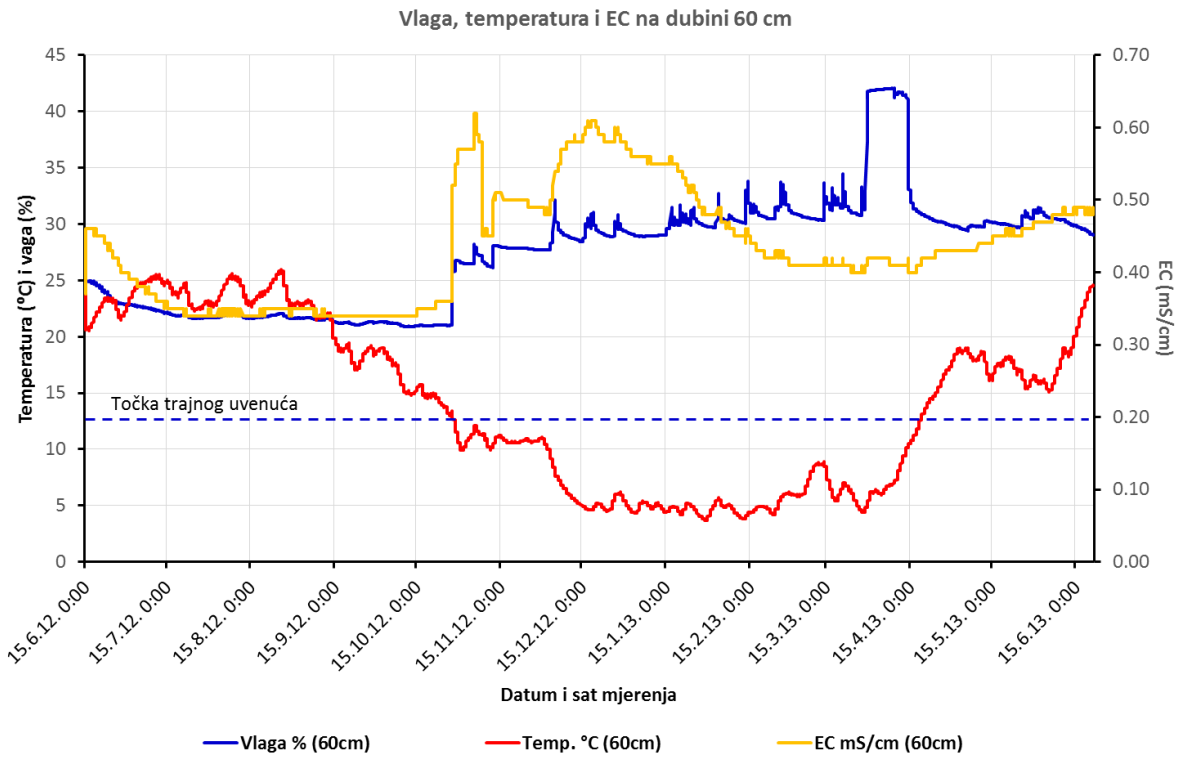
Utjecaj visoke temperature na biljke – toplinski stres

Prof. dr. sc. Vladimir Vukadinović

Biljke su izložene vrlo čestim promjenama temperature i za razliku od toplokrvnih životinja i ljudi, koji imaju izvrsne mehanizme regulacije tjelesne temperature, njihova je temperatura ovisna o okolišu. Budući da je trenutačno Zemlja u fazi *globalnog zatopljenja*, mogu se očekivati sve veće štete od visokih temperatura, a procjena pada prinosa s povećanjem temperature za svaki 1°C kreću se i do 17 %.

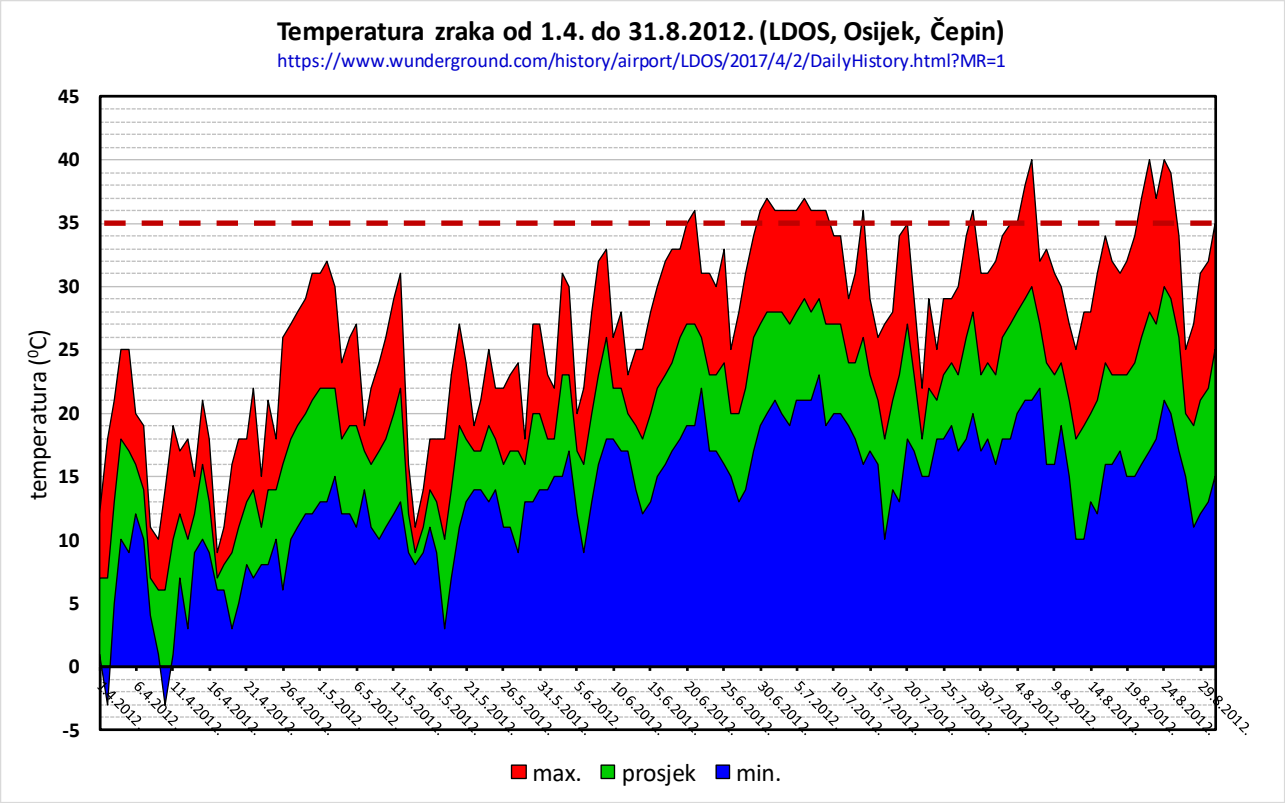
Visoke temperature sve su češće (vidi *klimatsko zatopljenje*) te maksimalne temperature za lipanj, srpanj, kolovoz i rujan često prelaze 35°C, mjereno u hladu meteorološke kućice, a unutar usjeva i na površini tla temperatura je znatno viša. Istovremeno, u tlu se može nalaziti dovoljno vode, ali se biljke ipak ne mogu dovoljno rashladiti *transpiracijom*. Koliko ima raspoložive vode u tlu može se pouzdano utvrditi egzaktnim mjerenjem te je proveden monitoring tijekom suše 2012. god. Na području atara Veliškovci-Gat, u polju kukuruza, mjerena je vlaga, temperatura i *EC* (električna provodljivost) u intervalu od 60 min. na dubini 30 i 60 cm, a rezultate za 60 cm dubine prikazuje Grafikon 1.



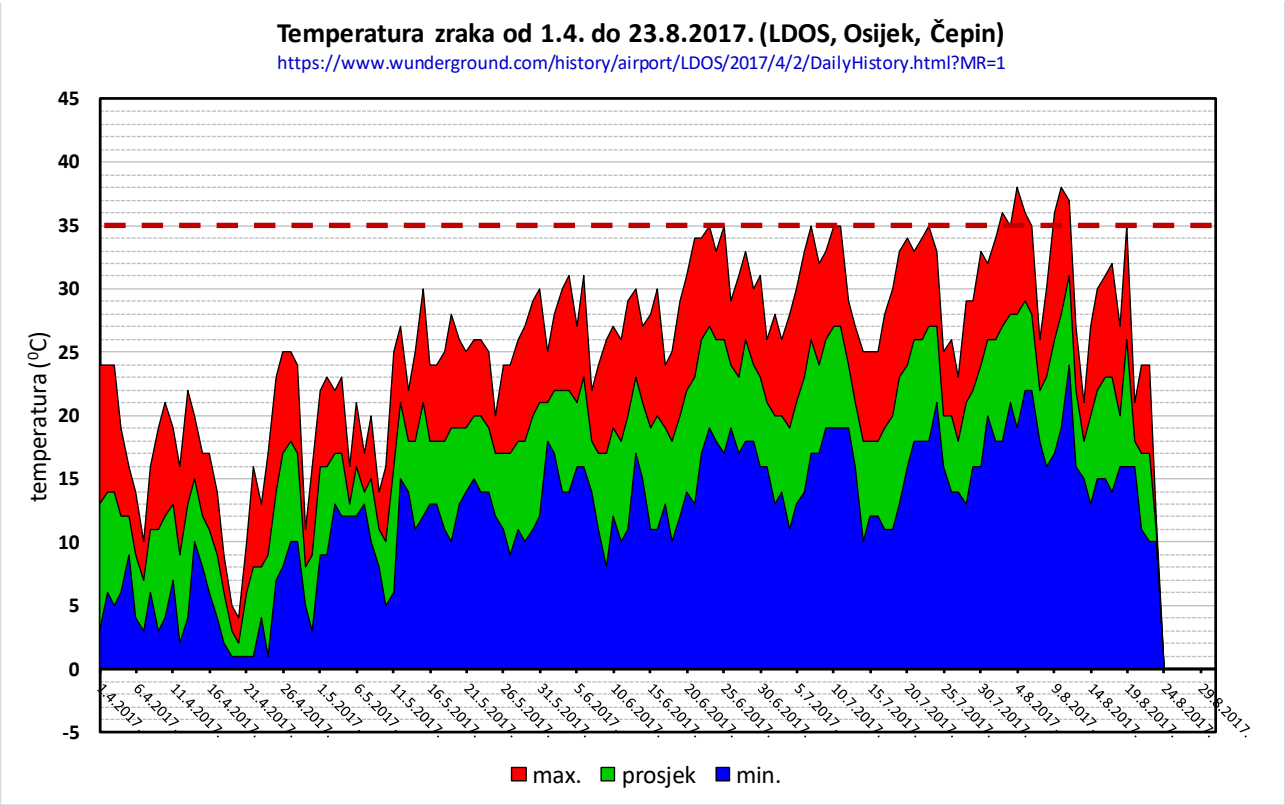
Grafikon 1. Temperatura i vlaga tla na 60 cm u intervalu 15.6.2012.-21.6.2013. (8901 mjerenja)

Temperatura tla je važan ekološki čimbenik koji određuje niz njegovih funkcionalnih svojstava te je temperatura u zoni korijena veoma važan čimbenik *neto primarne produktivnosti* koja uz duljinu vegetacije određuje intenzitet akumulacije organske tvari. Naime, porastom temperature tla raste enzimska aktivnost žive faze tla, jednako kao i metabolizam i rast korijena uz porast usvajanja vode i hraniva, što zatim potiče sve druge biokemijske procese u biljci (disanje i fotosintezu) te ubrzava rast i razvitak biljaka. Smatra se da temperatura tla utječe na kinetiku usvajanja hraniva, posebice NH_4^+, $H_2PO_4^-$, HPO_4^{2-} i K^+ i to po pravilu Q_{10}, odnosno za svakih 10°C usvajanje hraniva se ubrzava za 2 do 3 puta, ali samo do određene granice (npr. usvajanje fosfora i kalija raste kod kukuruza sve do 35°C, dok disanje korijena na 40°C još ne dostiže svoj maksimum).

Rezultati mjerenja vlage i temperature tla pod kukuruzom 2012. god. (Grafikon 1.) ukazuju na dugotrajni temperaturni, ali suprotno očekivanjima, ne i vodni stres, jer je sadržaj raspoložive vode u tlu (u volumnim



Grafikon 2. Dnevna minimalna, prosječna i maksimalna temperatura zraka 2012. god. za vegetacijski period od 1.4. do 31.8. 2012. god.



Grafikon 3. Dnevna minimalna, prosječna i maksimalna temperatura zraka 2017. god. za vegetacijski period od 1.4. do 31.8. 2017. god.

postocima) bio znatno iznad *točke trajnog uvenuća* (Grafikon 1.). Budući da na tom lokalitetu nije mjerena temperatura zraka i količina oborina, prikazani su podaci mjerenja na meteorološkoj postaji LDOS (zračna luka Čepin) koji upućuju na vrlo toplo ljeto 2012. god. i 2017. (Grafikoni 2. i 3.). Količina oborina za prvih 7 mjeseci 2012. god. bila je 377 mm (ukupno je palo tijekom cijele godine 495 mm), a ove, 2017. god. palo je

za prvih 7 mjeseci 342 mm. Stoga treba pretpostaviti da je *toplinski stres*, pojačan *atmosferskom sušom* (visoka temperatura uz nisku rel. vlagu zraka i visoku evapotranspiraciju) uzrokovao slabu oplodnju kukuruza, što je rezultiralo prepolovljenim prinosom zrna kukuruza 2012. god., a za očekivati je da će i ove, 2017. god., prinosi biti znatno sniženi. Naime, prinos kukuruza 2012. god. bio je tek ~50 % od uobičajenog, a stvarni razlog nije bila suša (manjak vode u tlu), kako je većina poljoprivrednih proizvođača vjerovala, već permanentno visoka temperatura tla danju i noću u zoni korijena (Grafikon 1.) koja je gotovo cijelo ljeto bila između 20 i 25°C na 60 cm dubine, *a u plićim slojevima tla i znatno viša*.

Premda mnogi proizvođači misle da bi navodnjavanje kišenjem usjeva uspješno snizilo temperaturu tla i biljaka, zapravo se tako samo kratkotrajno smanji temperatura lišća, a po prestanku raspršivanja vode temperatura lišća iznova vrlo brzo poraste. Kad je u tlu dovoljno vlage, temperatura zraka ispod 36,5°C neće značajno utjecati na visinu prinosa kukuruza, ali će temperatura zraka viša od 34,5°C, posebice kad je relativna vlažnost zraka niska, smanjiti *vijabilnost peludi* (njegovu sposobnost oprašivanja; Tablica 1.). ***Važno je naglasiti kako i visoke noćne temperature zraka iznad 22 °C jako intenziviraju procese disanja što može značajno smanjiti prinos kukuruza (i svih drugih biljnih vrsta) zbog ubrzanog sazrijevanja i uz slab intenzitet nalijevanja zrna.***

Tablica 1. *Raspon optimalne, maksimalne i letalne temperature pšenice i kukuruza*

Fenofaza	**Pšenica**			**Kukuruz**		
	optimum	**maksimum**	**letalna temp.**	**optimum**	**maksimum**	**letalna temp.**
Klijanje	15-25	<35		30	>40	
Rast	20	<37	47	25	>40	52
Neto fotosinteza	15-30	<40		30-40	>40	
Oplodnja	20	<30	30	28	<35	35
Nalijevanje zrna	20	<35		20-35	>40	

Generalno, visoke temperature se najčešće povezuje sa sušom, premda, kako prikazuje Grafikon 1. u tlu često ima dovoljno raspoložive vode. U oba slučaja, *toplotni stres* i/ili *suša* rezultiraju manjim intenzitetom rasta biljaka uz pad tvorbe prinosa, ovisno o tolerantnosti vrste i kultivara. Pojedine biljne vrste, kao i kultivari imaju svoj *minimum*, *optimum* i *maksimum* (tzv. *kardinalne točke*) raspona temperatura tijekom razvojnih faza, ali je *reproduktivna faza* (cvjetanje, oplodnja i formiranje ploda) najčešće najosjetljivija na visoke temperature i/ili nedostatak vode. U uvjetima visoke temperature i/ili suše najprije dolazi do značajnih poremećaja u metabolizmu biljaka (općenito *neto fotosinteza* pada, a *respiracija* raste) što rezultira padom prinosa i ozbiljnim ekonomskim gubitcima poljoprivrednih proizvođača. Premda su biljke tijekom duge evolucije stekle više različitih obrambenih mehanizama prema različitim oblica stresa, nerijetko su dobro prilagođene nepogodnim uvjetima okoliša, ali samo do određene granice, nakon čega dolazi do poremećaja u metabolizmu, skraćivanju životnog ciklusa, smanjenoj tvorbi organske tvari, pa čak i smrti kad se prekorači granica tzv. *pesimuma* (*ultraminimuma* ili *ultramaksimuma*).

Toplotni stres može uzrokovati *izravna oštećenj*a bilja (npr. *agregacija* i *denaturacija proteina*, povećana fluidnost membrana itd.) ili *neizravna oštećenj*a (npr. *inaktivacija enzima* u kloroplastima i mitohondrijima, *inhibiranje sinteze proteina*, zatim pojačanu degradaciju proteina i gubitak integriteta membrane itd.). Navedene promjene dovode prvo do *morfoloških* (vidljivih promjena), zatim oštećenja biljnih stanica te konačno do smrti biljaka. Najveći učinak toplotnog stresa je na fotosintezu koja je znatno osjetljivija od respiracije (oksidacijskih procesa disanja) prema visokoj temperaturi koji induciraju proizvodnju veoma štetnih reaktivnih kisikovih spojeva (*ROS*). Primjerice, iznad 20°C pada koncentracija klorofila kod krumpira, a na >32°C kod rajčice, dok će soja pretrpjeti štete (FS II) tek na 42-43°C. Fotosinteza pšenice najveća je na 22-23°C, a potpuno je inhibirana na 30-32°C, dok kukuruz koji ima *C4 tip fotosinteze* ima maksimum fotosinteze na 28-31°C, ali već kod kratkotrajnog izlaganja temperaturi od 35^{0}C pelud kukuruza gubi *vijabilnost*, a list prestaje rasti.

Temperatura biljaka najviše ovisi o vanjskoj temperaturi zraka, premda veoma jak utjecaj ima izravno Sunčevo zračenje, kao i strujanje zraka i topline (*konvekcija*). Za dobro razumijevanje toplinskog stresa

potrebno je poznavati energetsku bilancu, odnosno ravnotežu između dotoka toplinske energije i njenog gubitka (prijem ili zagrijavanje, gubitak ili hlađenje i tzv. *latentna toplina*) te je najčešći uzrok toplinskom stresu smanjena sposobnost biljaka za isijavanjem suvišne topline (*radijacija*). Naime, biljke su optimizirane za proces *fotosinteze*, ali će se lišće izloženo direktnom sunčevom zračenju brzo i zagrijavati. Budući da Sunčevo zračenje sadrži ~45 % *fotosintetski aktivne radijacije* (FAR, 400 - 700 nm što odgovara vidljivoj svjetlosti), ~53 % je IC zračenje (*infracrveno* ili *toplinsko zračenje*) i ~2 % UV (*ultraljubičasto zračenje*), biljke su prisiljene apsorbirati suviše veliku količinu toplinske energije. Premda su listovi mnogih biljaka vrlo tanki, dobro prilagođeni apsorpciji fotosintetski aktivne radijacije, malog toplinskog kapaciteta i lako gube suvišak toplinske energije, što sve neće pomoći kad je temperatura lišća i okoline ista te je onemogućen gubitak toplinske energije, odnosno hlađenje lišća.

Hlađenje biljaka jako ovisi o isparavanje vode s površine lista (*transpiracija*) čime se troši velika količina toplinske energije razmjerna *latentnoj toplini* koja odgovara količini toplote koju voda mora usvojiti od lišća kako bi promijenila agregatno stanje (tekuća voda u vodenu paru). Potrebu biljaka za vodom najčešće se predstavlja slijedećim pojmovima:

1) ***Intenzitet transpiracije*** je izgubljena količina vode po jedinici površine lista u jedinici vremena i prosječno iznosi 15-250 g H_2O m^{-2} tijekom dana i 1-20 g H_2O m^{-2} tijekom noći;
2) ***Produktivnost transpiracije*** označava količinu sintetizirane suhe tvari za 1 kg transpirirane vode i prosječno iznosi 3 g ST po kilogramu transpirirane vode;
3) ***Transpiracijski koeficijent*** je recipročna vrijednost od produktivnosti transpiracije i pokazuje koliko biljka troši vode za sintezu jedinice suhe tvari, a nalazi se u granicama 125-1.000 kg vode za svaki kg suhe tvari (prosječno za usjeve našeg klimata to iznosi 300-500 kg vode za kg suhe tvari, odnosno za 7 t ha^{-1} zrna pšenice, uz isto toliko slame, potrebno je 14.000 kg ha^{-1} × 500 / 10.000 m^2 = 700 kg m^{-2} ili ukupno 700 mm vodenog taloga po svakom kvadratnom metru površine, što je više od prosječne god. sume oborina na području ist. Hrvatske).

Za najveću moguću transpiraciju biljaka potrebna je znatna količina *raspoložive vode* u tlu, premda se transpiracija različitih biljnih vrsta jako razlikuje efektom hlađenja (npr. lišće pamuka može transpiracijom sniziti temperaturu za više od 5°C). Hlađenje lišća pri transpiraciji veoma je važna komponenta u energetskoj bilanci lišća te se toplinski stres vrlo često događa i kao posljedica suše, odnosno kad biljke imaju umanjenu mogućnost transpiracije. 40-godišnja istraživanja šteta u SAD, nastalih uslijed različitih stresova, pokazuju da je na prvom mjestu suša (40,8 %), drugom suvišak vode (16,4 %), trećem niska temperatura (13,8 %), četvrtom tuča (11,3 %) itd. ***Dakle, nepredvidljiva suša trenutno se može smatrati najvećim problemom u proizvodnji hrane, kako u svijetu, tako i u RH***.

Listovi su općenito najtopliji dijelovi biljaka i njihova temperatura iznad 30°C može negativno utjecati na intenzitet fotosinteze i tvorbu organske tvari dok na niskim temperaturama rast biljaka često ovisi više o temperaturi, a manje o fotosintezi. Dakle, niske temperature ograničavaju rast, a visoke fotosintezu pa zapravo toplinski stres najviše djeluje na smanjivanje intenziteta fotosinteze. Također, bjelančevine, koje su temelj građe protoplazme, vrlo su osjetljive na visoku temperaturu i u takvim uvjetima lako podliježu *denaturaciji* (*nepovratan gubitak strukture*). Za očuvanje strukture bjelančevina, odnosno vitalne sposobnosti, biljke su razvile više tzv. *zaštitnih proteina*, odnosno *proteina toplinskoga šoka* (HSP - *Heat Shock Proteins*) čija sinteza naglo raste u uvjetima izloženosti biljaka visokoj temperaturi, ali i *osmotskom te oksidativnom stresu.* Razvitak peludi (*mikrosporogeneza*) posebno je osjetljiv na visoke, znatno više od razvitka plodova, a dva biljna procesa posebno su osjetljiva na toplinski stres: a) *formiranje i razvitak peludi* i b) *fotosinteza*, a ostali procesi, uključujući i disanje, znatno su otporniji na ekstremne temperature.

Pojačana otpornost biljaka prema visokim temperaturama može se postići primjenom *adenina*, *kinetina*, *Zn* i *vitamina B-kompleksa* koji utječu na metabolizam nukleinskih kiselina, aminokiselina i proteina, ali realno, samo adekvatne agrotehničke mjere mogu umanjiti štete od suše i/ili visokih temperatura. Posebice je važna gnojidba kalijem (jer povećava zadržavanje i učinkovitije korištenje vode), zatim uravnotežena gnojidba dušikom (nepovoljan je nedostatak, ali i suvišak N), gnojidba fosforom (zbog utjecaja na bolji rast

korijena) i svim drugim biogenim elementima. Također, za smanjenje šteta od suše veoma je važno sačuvati zimsku vlagu obradom koja omogućava čuvanje vode, dobro prodiranje korijena u dublje slojeve tla s više vode. Štete od suše se mogu učinkovito spriječiti navodnjavanjem, kad je to moguće, ali i isplativo, kako bi biljke mogle transpiracijom sniziti temperaturu lišća ispod kritične granice. *Granične visoke temperature* nekih usjeva pokazuje Tablica 2.

Tablica 2. Granične visoke temperature nekih poljoprivrednih vrsta

Usjev	Granična temperatura (°C)	Fenofaza
Pšenica	26	Cvjetanje
Kupus	29	Cvjetanje
Krumpir	30	Klijanje
Proso	35	Mlada biljka
Kukuruz	38	Punjenje zrna

Reakcija biljaka na sušu je složena jer je taj stres najčešće povezan s problemima usvajanja biogenih elemenata i njihovim transportom, podjednako hraniva i asimilata, što se odražava na cjelokupnu životnu aktivnost biljaka. U proizvodnim uvjetima reakcija na nedostatak vode kombinirana je s drugim tipovima stresa te često može biti i prikrivena jer se manjak vode odražava na više načina. Naime, manji nedostatak vode utječe na povećanje *vezane*, a smanjivanje *slobodne vode u biljci*, što se vrlo brzo odražava na pad intenziteta fotosinteze. Jači nedostatak vode rezultira isušivanjem biljaka sve do pojave tzv. *točke uvenuća* koja, ovisno o nedostatku vode i svojstvima biljne vrste, odnosno kultivara. Zatim, nakon nekog vremena slijedi *trajno uvenuće*, tj. biljka se neće moći oporaviti ni nakon dodavanja vode. Manji nedostatak vode u duljem periodu najčešće rezultira većom ili manjom prilagodbom biljaka na sušu, ovisno o biljnoj vrsti, odnosno njenim prirodnim (*inherentnim*) odlikama tolerantnosti na nedostatak vode.

Učinkovito sprječavanje negativnog utjecaja suše u suhom ratarenju (bez navodnjavanja) moguće je uz povećanje organske tvari, odnosno humusa u tlu, što baš i nije lako postići jer pretpostavlja trajnu promjenu poljoprivredne prakse, odnosno primjenu agrotehničkih mjera koje će utjecati na *povećanje humusa u tlu* (zaoravanje žetvenih ostataka, primjena organskog gnoja, sjetva postrnih i zimskih pokrovnih usjeva, adekvatna obrada i gnojidba i dr.). Naime, humus zadržava vodu u omjeru 1:2,6 do 1:6, te uz prosječan omjer 1:4 (najčešće je znatno veći) i uz sadržaj humusa u tlu od 2 % (~90.000 kg humusa po ha do dubine od 30 cm) zadržava u tlu ~360.000 kg vode ha^{-1} (36 dm^3 m^{-2} ili 36 mm oborina po kvadratnom metru). Ako bi se povećala koncentracija humusa u tlu s 2 na 3 % (što je moguće postići promjenom poljoprivredne prakse, kao i održati tu razinu) dolazimo do 540.000 kg ha^{-1} zadržane vode u tlu, odnosno ekvivalentu od 54 mm oborina (prosječno dva obroka navodnjavanja). Naravno, *retencija vode u tlu* ne ovisi samo o sadržaju humusa, već veoma i o njegovoj strukturi (zapremini mikropora, odnosno kapilara). Kapacitet humoznog, strukturnog tla daleko je veći od navedene količine zadržane vode samo humusom, čak 5-10 puta. ***Dakle, porast sadržaja humusa u tlu, osobito njegova dobra struktura, značajno će umanjiti negativne efekte suše, ovisno o kemijsko-fizikalnim svojstvima tla, rasporedu oborina i potrebi usjeva za vodom u periodu suše***.

U sprječavanju štetnih efekata od suše također pomaže dobra, pravovremena i adekvatna obrada tla (*konzervacijska obrada*, *duboka zimska brazda* uz njeno rano *zatvaranje*, *podrivanje* i *sprječavanje zbijanja* te formiranja nepropusnih slojeva za vodu, *uređenje tla*, npr. gusta *kanalska mreža* s vodom u kanalima, *terasiranje nagnutih terena*, *organska gnojidba*, *sideracija* (zelena gnojidba), *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.

Dobra praksa za očuvanje vode je obrada koja favorizira infiltraciju kiše u tlo, skladištenje vode u zoni korijena, sprječavanje površinskog otjecanja i kontrolu gubitaka evapotranspiracijom (iz tla i korovima). Međutim, rezultati agrotehnike ovise o fizikalno-kemijskim svojstvima tla, *orografiji*, *klimi* i *vrsti oruđa* koje se

primjenjuje u obradi pa nema jedinstvene recepture kako očuvati vodu u tlu za period kad je biljkama najpotrebnija i postići visok prinos i u *sušnim godinama*.

Važno je naglasiti da se dobra agrotehnika u prevenciji zaštite od suše najčešće znatno razlikuje od uobičajene prakse lokalnih poljoprivrednika te su prethodna ispitivanja u tom pravcu veoma važna i neophodna. Međutim, temeljna načela za očuvanje vode u tlu imaju opće značenje, bez obzira na veličinu farme, oruđa za obradu ili lokanih agroekoloških uvjeta.

Istraživači sveučilišta *McGill* i *British Columbia* iznijeli su pokazatelje u časopisu *Nature* kako je u posljednjih nekoliko desetljeća prinos žitarica u zemljama pogođenim sušom i ekstremnim temperaturama pao prosječno za 9-10 %, a još više u razvijenim zemljama Sjeverne Amerike, Europe i Oceanije (*https://www.sciencedaily.com/releases/2016/01/160106143021.htm*). Rezultati ove studije su pokazali da je u tehnički naprednim poljoprivredama Sjeverne Amerike, Europe i Australije pad prinosa iznosio prosječno 19,9 %, odnosno gubitci su bili dvostruko veći od globalnog prosjeka.

Osijek 24. kolovoza 2017. god.