



UNIVERZITET U NOVOM SADU  
PRIRODNO MATEMATIČKI FAKULTET  
DEPARTMAN ZA BIOLOGIJU I  
EKOLOGIJU  
DOKTOR NAUKA-BIOLOŠKE NAUKE



FIZIOLOŠKE ADAPTACIJE BUKVE (*Fagus sylvatica* L.),  
SMRČE (*Picea abies* (L.) Karsten) I JELE (*Abies alba* Mill.)  
NA SEZONSKO VARIRANJE ABIOTIČKIH ČINILACA U  
ČETIRI ZAŠTIĆENA PLANINSKA STANIŠTA REPUBLIKE  
SRBIJE

-doktorska disertacija-

Mentor:

Dr. Slobodanka Pajević

Dr. Saša Orlović

Kandidat:

Horak Rita

Novi Sad, 2015.

## **Zahvala**

*Veliku zahvalnost dugujem svojim mentorima profesorici dr Slobodanki Pajević i profesoru dr Saši Orlović koji su sa svojim korisnim sugestijama, dobromenrnim savetima i ispravkama umnogome doprineli unapređivanju ove disertacije.*

*Ovom prilikom se srdačno zahvaljujem dr Milanu Boriševu na odličnoj saradnji i na savetima, koji su mi pomogli u istraživanju, kao i na pomoći pri pisanju disertacije. Veliku zahvalnost dugujem dr. Nataši Nikoliću, Sanji Muzikraviću, Andreju Pilipoviću i Milanu Župunškoviću koji su mi izuzetno puno pomagali i na terenima i u laboratoriji.*

*Takođe se zahvaljujem profesoru dr. Krstiću za ukazano poverenje.*

*Dugujem se zahvalnosti svojim prijateljima i kao i celoj porodici, koji su uvek imali vremena i strpljenja da me sušaju, i svu vreme su mi dali podršku.*

*Posebnu zahvalnost želim da izrazim svojim roditeljima i mužu, kao i sestrama Renati i Reki na neizrecivoj ljubavi i koji su mi dali snagu i u najtežim trenucima.*

*Ipak najveću zahvalnost se dugujem sinu **Zoliki**, ko poznaje samo onu mamu koja stalno uči, piše rad ili radi statistiku, i zbog toga on je uvek "morao da bude dobar", "morao da bude u tišini" ili "morao da bude kod babe i dede". I jeste, bio je dobar, i evo mama je uspela... Ovaj citat iako je posvećen svima koji su bili pored mene, pre svega namenjen je za njemu:*

*"Neki ljudi žele da se desi nešto, neki žele da se desilo, drugi čine da se desi."*

*Majkl Džordan*

# SADRŽAJ

<b>1. Uvod</b> .....	1
1.1. Globalne klimatske promene .....	3
1.2. Opšte klimatske karakteristike Republike Srbije .....	4
1.3. Uloga šuma u ublažavanju klimatskih promena .....	4
1.4. Uticaj klime na šume .....	5
1.5. Ispitivane šumske zajednice listopadnih i četinarskih vrsta .....	6
1.5.1. Bukva ( <i>Fagus sylvatica</i> L.) .....	6
1.5.2. Smrča ( <i>Picea abies</i> (L.) Karsten) .....	9
1.5.3. Jela ( <i>Abies alba</i> Mill.) .....	10
1.6. Klimatske promene i fotosinteza šumskih biljnih vrsta .....	11
1.6.1. Fotosinteza u promenjenim uslovima sredine .....	14
1.7. Činioci koji utiču na transpiraciju .....	16
1.8. Građa i funkcionisanje stoma, provodljivost stoma i suša .....	17
1.9. Mineralna ishrana biljaka .....	19
<b>2. Cilj istraživanja</b> .....	21
<b>3. Materijal i metode</b> .....	22
3.1. Ispitivane biljne vrste .....	22
3.2. Lokaliteti istraživanja .....	23
3.2.1. Vidlič .....	24
3.2.2. Kopaonik .....	26
3.2.3. Tara .....	28
3.2.4. Fruška gora .....	30

3.3. Istraživanja u 2011. godini. ....	31
3.4. Istraživanja u 2012. godini .....	32
3.5. Istraživanja u 2013. godini .....	32
3.5.1. Istraživanje na lokalitetu Fruška gora u 2013. godini .....	33
3.6. Metode rada .....	34
3.6.1. Istraživanje fizioloških parametara .....	34
3.6.2. Određivanje intenziteta fotosinteze (A), intenziteta transpiracije (E), provodljivosti stoma (gs), intercelularne koncentracije CO <sub>2</sub> (Ci) i temperature listova (Tl) .....	35
3.6.3. Određivanje efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) .....	37
3.6.4. Određivanje koncentracije fotosintetičkih pigmenata u listovima ispitivanih biljaka .....	37
3.6.5. Određivanje koncentracija markoelemenata u listovima ispitivanih biljaka .....	38
3.6.6. Morfo-anatomska istraživanja .....	39
3.6.7. Analiza uslova spoljašnje sredine .....	39
3.7. Statistička obrada podataka .....	41
<b>4. Ekološki činioci .....</b>	<b>42</b>
4.1. Istraživanje u 2011. godini .....	42
4.1.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) tokom vegetacionog perioda 2011. godine .....	42
4.1.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja 2011. godine.....	43
4.1.3. Temperatura vazduha tokom vegetacionog perioda 2011. godine	44
4.1.4. Korelacije između ekoloških činiilaca dobijenih u 2011. godini.....	45

4.2. Istraživanje u 2012. godini .....	46
4.2.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) tokom vegetacionog perioda 2012. godini .....	46
4.2.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja 2012. godine.....	47
4.2.3. Temperatura vazduha tokom vegetacionog perioda 2012. godine .....	48
4.2.4. Korelacije između ekoloških uslova u 2012. godini .....	49
4.3. Istraživanje na Fruškoj gori u 2012. godini .....	50
4.3.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) na lokalitetu Fruška gora tokom vegetacionog perioda 2012. godine.....	50
4.3.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja na lokalitetu Fruška gora 2012. godine.....	50
4.3.3. Temperatura vazduha na lokalitetu Fruške gore tokom vegetacionog perioda 2012. godine .....	52
4.4. Istraživanje u 2013. godini .....	52
4.4.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) tokom vegetacionog perioda 2013. godini .....	52
4.4.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja 2013. godini.....	53
4.4.3. Temperatura vazduha vegetacionog perioda 2013. godine .....	54
4.4.4. Korelacije između podataka dobijenih u 2013. godini .....	55
4.5. Istraživanje u 2013. godini na lokalitetu Fruška gora .....	56
4.5.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) na lokalitetu Fruška gora tokom vegetacionog perioda 2013. godine .....	56
4.5.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom .....	56

osmonedeljnog perioda pre merenja tokom 2013. godine.....	
4.5.3. Temperatura vazduha tokom vegetacionog perioda u 2013. godini	57
4.6. Usporedni pregled ekoloških činilaca od 2011. do 2013. godine .....	57
4.6.1. Prosečne dnevne padavine u osmonedeljnom periodu pre merenja u zavisnosti od istraživačke godine.....	57
4.6.2. Prosečne dnevne temperature u četvoronedeljnom periodu pre merenja u zavisnosti od istraživačke godine.....	60
4.6.3. Korelacije između klimatskih parametara registrovanih u 2011., 2012. i 2013. godini.....	61
<b>5. Rezultati .....</b>	<b>63</b>
5.1. Istraživanje u 2011. godini .....	63
5.1.1. Dinamika fotosintetičke aktivnosti (A) tokom vegetacionog perioda.....	63
5.1.2. Dinamika transpiracije (E) tokom vegetacionog perioda .....	66
5.1.3. Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) tokom vegetacionog perioda .....	68
5.1.4. Dinamika provodljivosti stoma (gs) tokom vegetacionog perioda .	71
5.1.5. Dinamika intercelularne (substomatalne) CO <sub>2</sub> koncentracije (Ci) tokom vegetacionog perioda .....	74
5.1.6. Temperatura listova (Tl) tokom vegetacionog perioda .....	77
5.1.7. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata tokom vegetacionog perioda .....	79
5.1.8. Sadržaj makroelemenata tokom vegetacionog perioda .....	82
5.1.8.1. Sadržaj makronutrijenta azota (% u suvoj biljnoj supstanci).	82
5.1.8.2. Sadržaj makronutrijenta fosfora (% u suvoj biljnoj supstanci) .....	83

5.1.8.3. Sadržaj makronutrijenta kalijuma (% u suvoj biljnoj supstanci) .....	84
5.1.8.4. Sadržaj makronutrijenta kalcijuma (% u suvoj biljnoj supstanci) .....	85
5.1.9. Korelacije između podataka dobijenih u 2011. godini .....	86
5.2. Istraživanje u 2012. godini.....	87
5.2.1. Dinamika fotosintetičke aktivnosti (A) tokom vegetacionog perioda.....	88
5.2.2. Dinamika transpiracije (E) tokom vegetacionog perioda .....	91
5.2.3. Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) tokom vegetacionog perioda .....	94
5.2.4. Dinamika provodljivosti stoma (gs) tokom vegetacionog perioda	97
5.2.5. Dinamika intercelularne (substomatalne) CO <sub>2</sub> koncentraciji (Ci) tokom vegetacionog perioda .....	99
5.2.6. Temperatura listova (Tl) u toku vegetacionog perioda .....	102
5.2.7. Promene u koncentraciji pigmenata u toku vegetacionog perioda	104
5.2.8. Promene u sadržaju makroelemenata u toku vegetacionog perioda 2012. godine .....	107
5.2.8.1. Sadržaj makronutrijenta azota u listovima (% u suvoj biljnoj supstanci) .....	107
5.2.8.2. Sadržaj makronutrijenta fosfora u listovima (% u suvoj biljnoj supstanci) .....	108
5.2.8.3. Sadržaj makronutrijenta kalijuma u listovima (% u suvoj biljnoj supstanci) .....	109
5.2.8.4. Sadržaj makronutrijenta kalcijuma u listovima (% u suvoj biljnoj supstanci) .....	110

5.2.9. Korelacije između podataka dobijenih u 2012. godini .....	111
5.3. Rezultati kontinuiranog dnevnog merenja fizioloških parametara listova bukve lokaliteta Fruška gora u 2012. godini .....	112
5.3.1. Dnevna i sezonska dinamika fotosintetičke aktivnosti (A) tokom vegetacionog perioda .....	112
5.3.2. Dnevna i sezonska dinamika intenziteta transpiracije (E) tokom vegetacionog perioda .....	113
5.3.3. Dnevna i sezonska dinamika efikasnosti iskoršćavanja vode (WUE) tokom vegetacionog perioda .....	114
5.3.4. Upoređivanje međuzavisnosti dnevne dinamike fotosintetičke aktivnosti (A), intenziteta transpiracije (E) i efikasnosti iskorišćavanje (WUE) vode .....	115
5.3.5. Dnevna i sezonska dinamika provodljivosti stoma (gs) tokom vegetacionog perioda .....	118
5.3.6. Dnevna i sezonska dinamika intercelularne (substomatalne) CO <sub>2</sub> koncentracije (Ci) tokom vegetacionog perioda .....	119
5.3.7. Promene u količini fotosintetičkih pigmenata i broju i deimenzijama stoma tokom vegetacionog perioda .....	119
5.3.8. Korelacije između podataka dobijenih na lokalitetu Fruška gora u 2012. godini .....	121
5.4. Istraživanje u 2013. godini .....	123
5.4.1. Dinamika fotosintetičke aktivnosti (A) tokom vegetacionog perioda.....	123
5.4.2. Dinamika intenziteta transpiracije (E) tokom vegetacionog perioda .....	126
5.4.3. Dinamika efikasnost iskorišćavanja vode (WUE) tokom vegetacionog perioda .....	129



5.4.4. Dinamika provodljivosti stoma (gs) tokom vegetacionog perioda	131
5.4.5. Dinamika intercelularne (substomatalne) CO <sub>2</sub> koncentracije (Ci) tokom vegetacionog perioda	134
5.4.6. Promene temperature lista (TI) tokom vegetacionog perioda 2013. godine	136
5.4.7. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata tokom vegetacionog perioda	139
5.4.8. Sadržaju makroelemenata tokom vegetacionog perioda 2013. godine	142
5.4.8.1. Sadržaj azota (% u suvoj biljnoj supstanci)	142
5.4.8.2. Sadržaj fosfora (% u suvoj biljnoj supstanci)	143
5.4.8.3. Sadržaj kalijuma (% u suvoj biljnoj supstanci)	144
5.4.8.4. Sadržaj kalcijuma (% u suvoj biljnoj supstanci)	145
5.4.9. Korelacije između podataka dobijenih u 2013. godini	146
5.5. Rezultati kontinuiranog dnevnog merenja fizioloških parametara listova bukve lokaliteta različite nadmorske visine na Fruškoj gori u 2013. godini.....	147
5.5.1. Dnevna dinamika fotosinteze (A) na različitim visinama planine	148
5.5.2. Dnevna dinamika transpiracije (E) na različitim visinama planine.	150
5.5.3. Dnevna dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) na različitim visinama planine	152
5.5.4. Dnevna dinamika provodljivosti stoma (gs) na različitim visinama planine	154
5.5.5. Korelacije između podataka dobijenih na lokalitetu Fruška gora u 2013. godini	156

5.6. Korelacije između svih mernih podataka između svih vrsta u ispitivanim godinama .....	157
5.6.1. Upoređivanje dobijenih rezultata između istraživačkih godina.....	159
5.6.2. Korelacije između rezultata dobijenih na lokalitetima Vidlič i Fruška gora za tri istraživačke godine .....	160
<b>6. Diskusija .....</b>	<b>163</b>
6.1. Dinamika fotosintetičke aktivnosti tokom vegetacionih sezona 2011. 2012. i 2013. godine .....	163
6.2. Dinamika intenziteta transpiracije tokom vegetacionog perioda 2011., 2012. i 2013. godine .....	168
6.3. Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode tokom vegetacionog perioda 2011., 2012. i 2013. godine .....	170
6.4. Dinamika provodljivosti stoma tokom vegetacionog perioda 2011., 2012. i 2013. godine .....	172
6.5. Dinamika intercelularne (substomatalne) CO <sub>2</sub> koncentracije tokom vegetacionog perioda 2011., 2012. i 2013. godine .....	173
6.6. Promene u koncentraciji fotosintetičkih pigmenata tokom vegetacionog perioda ispitivanih godina .....	176
6.7. Promene u sadržaju makroelemenata tokom vegetacionog perioda od 2011. do 2013. godine .....	178
6.8. Dnevna dinamika fizioloških parametara bukve tokom vegetacionog perioda 2012. godine .....	182
6.8.1. Fotosintetička aktivnosti tokom vegetacionog perioda .....	182
6.8.2. Intenzitet transpiracije tokom vegetacionog perioda .....	183

6.8.3. Efikasnost iskorišćavanja vode tokom vegetacione sezone .....	184
6.8.4. Provodljivosti stoma tokom vegetacionog perioda .....	185
6.8.5. Intercelularna (substomatalna) CO <sub>2</sub> koncentracije tokom vegetacionog perioda .....	186
6.8.6. Koncentracije pigmenata tokom vegetacionog perioda .....	187
6.8.7. Promene u broju i dimenzijama stoma tokom vegetacionog perioda .....	187
6.9. Dnevna dinamika fizioloških parametara bukve u zavisnosti od visine (lokacije) na planini Fruška gora tokom vegetacionog perioda 2013. godine.	188
6.9.1. Fotosinteza .....	188
6.9.2. Transpiracija .....	189
6.9.3. Efikasnost iskorišćavanja vode .....	190
6.9.4. Provodljivosti stoma .....	190
6.9.5. Dejstvo lokacije populacija na padini planine na fiziološke procese bukva .....	191
<b>7. Zaključak .....</b>	<b>192</b>
<b>8. Literatura .....</b>	<b>197</b>

## 1. UVOD

Globalno zagrevanje i suša predstavljaju aktuelne svetske ekološke fenomene u 21. veku koji zahtevaju razvoj programa i strategija za očuvanje životne sredine. Intenzivni industrijski razvoj praćen velikom potrošnjom fosilnih goriva, uslovio je značajno povećanje koncentracije gasova koji utiču na pojavu efekta staklene bašte u atmosferi, prvenstveno ugljen-dioksida ( $\text{CO}_2$ ), metana ( $\text{CH}_4$ ), vodene pare ( $\text{H}_2\text{O}$ ), azota ( $\text{N}_2$ ), različitih oblika azotnih oksida ( $\text{NO}_x$ ), troposferskog ozona ( $\text{O}_3$ ), sumpordioksida ( $\text{SO}_2$ ) itd. Tako na pr., koncentracija  $\text{CO}_2$  se prema Forster et al. (2007) od početka industrijske revolucije do 2005. godine povećala sa 280 na 375 ppm. Po najnovijim podacima koncentracija  $\text{CO}_2$  u atmosferi početkom 2014. godine iznosila je preko 400 ppm (<http://www.climatecentral.org/news/co2-milestone-400-ppm-climate-17692>). Povećana emisija  $\text{CO}_2$ , uz sadejstvo drugih ekoloških činilaca, rezultira povećanjem srednje godišnje temperature, pri čemu takva tendencija uslovljava promenu vremenskih uslova koji negativno utiču na živi svet i ugrožavaju opstanak mnogih stenovalentnih biljnih i životinjskih vrsta.

Pošto među gasovima staklene bašte vodeću ulogu zauzima ugljen-dioksid (United Nations (1998): Kyoto Protocol), od izuzetne je važnosti znati kako povećan nivo ovog gasa utiče na fiziološke parametre biljaka. Zbog velike organske produkcije u procesu fotosinteze šumski ekosistemi imaju izvanrednu ulogu u stabilizaciji klime, a naročito u stabilizaciji povoljnog odnosa količine  $\text{CO}_2$  i  $\text{O}_2$  u atmosferi.

Šumski ekosistemi su značajni rezervoari ugljenika, stoga imaju važnu ulogu u smanjenju, odnosno regulisanju nivoa  $\text{CO}_2$  u atmosferi. Biljke su sposobne da putem procesa fotosinteze redukuju  $\text{CO}_2$  u organska jedinjenja. Zbog toga se biljne zajednice, a naročito šume, izdvajaju kao značajni rezervoari ugljenika, čime se ublažava povećanje nivoa  $\text{CO}_2$  u atmosferi. Svetske prognoze predviđaju značajno povećanu akumulaciju ugljen-dioksida u šumama u prvoj polovini 21. veka (Woodward and Lomas, 2004; Schulze et al., 2010). Globalno povećanje temperature može pozitivno da deluje na proces fotosinteze, ali istovremeno izaziva pomeranje šumskih zajednica prema većim nadmorskim visinama (Saxe et al., 2001; Lenoir et al., 2008; Ruiz-Labourdette et al., 2012). Uticajem nadmorske visine i nagiba planina na šumske ekosisteme bavili su se brojni autori, ističući značaj ovih osnovnih fizičko-geografskih parametara u određivanju vrednosti ekoloških činilaca kao što su

temperatura, vlažnost i svetlosni režim (Barr et al., 2002; Körner and Paulsen, 2004; Klos et al. 2009).

Povećana koncentracija CO<sub>2</sub> može da ima stimulatívno dejstvo na produkciju biljaka, ali preduslov je dovoljna količina vode u zoni korena (Brouder and Volenec, 2008). Velike i dugotrajne suše u toku vegetacionog perioda mogu signifikantno da smanjuju aklimatizaciju, odnosno adaptaciju biljaka na visoke temperature i na povećan nivo ugljen-dioksida (Shen et al., 2009; Saxe et al., 2001; van Mantgem et al., 2009).

Češći, duži i intenzivniji sušni periodi, uz porast srednje godišnje temperature, samo su neke od posledica klimatskih promena sa značajnim uticajem na biljni svet. Za očekivati je da povećanje temperature, do određene granice, izaziva povećanje intenziteta fotosinteze, što kao posledicu ima povećanje organske produkcije biljaka (Somogyi, 2007). Međutim, prekomerno povećanje temperature narušava balans ostalih ekoloških činilaca, naročito vlažnost, što neminovno dovodi do narušavanja stabilnosti ekosistema. U brojnim radovima koji se bave problematikom negativnog antropogenog uticaja na ekološku ravnotežu biocenoza, konstatuje se tendencija globalnog zagrevanja sa dominantnom pojavom vodenog i temperaturnog stresa (Boisvenue and Running, 2006). U takvim okolnostima sve više će se ograničavati uloga šumskih ekosistema u smanjenju koncentracije atmosferskog CO<sub>2</sub>, jer će fotosintetička asimilacija ugljen-dioksida biti poremećena. To podržava i zaključak Lindner et al. (2010) koji konstatuju da su šume izuzetno osetljive na klimatske promene, što se objašnjava dugovečnošću drvenastih biljaka i nemogućnošću njihove brze adaptacije na promenjene uslove sredine.

Parametri fotosinteze, transpiracije, zatim provodljivost stoma, intercelularni parcijalni pritisak gasova (C<sub>i</sub>), efikasnost iskorišćavanja vode (WUE), količina fotosintetičkih pigmenata predstavljaju markere fiziološkog statusa biljaka na odabranim šumskim lokalitetima, koji treba da daju jasne pretpostavke o stanju šuma u svetlu globalnih klimatskih promena, biodiverzitetu, tendencijama pomeranja njihovog areala rasprostranjenosti. Istraživanje fizioloških parametara i monitoring trebalo bi da omoguće precizno i naučno utemeljeno predviđanje razvoja i održivosti odabranih šumskih planinskih ekosistema u svetlu aktuelnih klimatskih promena, pre svega povećanja prosečne godišnje temperature, smanjenja količine padavina i povećanja koncentracije CO<sub>2</sub> u životnoj sredini.

## 1.1. Globalne klimatske promene

Glavni elementi globalnih klimatskih promena su povećana temperatura, povećani nivo CO<sub>2</sub> u atmosferi i neravnomerna preraspodela padavina, što na pojedinim mestima izaziva česte, sušne periode u toku vegetacione sezone. Promena svih pomenutih elemenata na globalnom nivou izaziva povećanje njihove varijabilnosti na lokalnom nivou (Schär et al., 2004).

Procenjeno je da je današnja srednja temperatura površinskih slojeva okeana i zemljišta porasla za 0,2- 0,6 °C od sredine 19. veka, a većina tih promena dešavala se posle 1976 godine (Intergovernmental Panel on Climate Change ICPP, 2001a). Slična predviđanja o daljem rastu temperature bila su utvrđena na ICPP-u održanom 2007. godine, gde su neki od značajnih zaključaka bili da koncentracije CO<sub>2</sub> i metana od 1990. godine imaju trend ubrzanog rasta, zatim da se veličina ledenih pokrivača smanjuje za 3% u svakoj deceniji, dok istovremeno raste neujednačenost raspodele padavina (u regionu Sredozemnog mora došlo je do smanjenja, a na teritoriji severne Evrope do povećanja prosečne količine padavina). Procenjuje se da će se do 2100. godine prosečne temperature povećati za 1,4 °C (ili za 5,8 °C), a u sledećih 20 godina pretpostavlja se da će 1/3 vrsta izumreti zbog takvih promena. Prema nekim referencama, predviđa se istovremeno povećanje temperature i suše u nekim regionima (IPCC 1997, 2001; Christensen et al. 2007; Seager et al. 2007). Opšti zaključak je da, ako se nešto ne učini u vezi sa sprečavanjem emisije gasova koji izazivaju efekat staklene bašte, globalne prosečne godišnje temperature će od 1900. do 2100. godine porasti za 1,4 do 5,8 °C.

Klimatske promene će najverovatnije dovesti do povećanja učestalosti ekstremnih događaja, kao što su toplotni talasi (Meehl and Tebaldi, 2004). Struktura i preraspodela padavina će se takođe menjati: sušni i polusušni regioni će postati suvlji, dok će druge oblasti postati vlažnije. U predelima gde je količina padavina porasla, utvrđena je takođe disproporcionalnost u frekvenciji pojave jakih padavina (Karl and Knight, 1998; Mason et al., 1999). Značajno povećanje količine padavina potvrđeno je u severnoj Evropi, dok je istovremeno u Južnoj Evropi došlo do smanjenja padavina (McCarthy et al., 2001). Smanjenje količine godišnjih padavina je takođe registrovano i u Panonskoj niziji (Bartholy, 2006). Posledice čak i malih promena

klime, koje su se dešavale u prošlosti, brzo su pokazale širok spektar efekata na ekološku ravnotežu prirodnih autohtonih ekosistema (Walther et al., 2002).

## **1.2. Opšte klimatske karakteristike Republike Srbije**

Najveći deo Republike Srbije ima umereno kontinentalnu klimu, dok je iznad 1000 mnv, u planinskim područjima, zastupljena kontinentalna klima. U godišnjem izveštaju Republičkog Hidrometeorološkog Zavoda Srbije (RHZS) ([http://www.hidmet.gov.rs/podaci/download/RHMZSrbije\\_Godisnjak\\_2011.pdf](http://www.hidmet.gov.rs/podaci/download/RHMZSrbije_Godisnjak_2011.pdf)) navodi se da je prosečna godišnja temperatura nižih područja 11-12 °C (nadmorska visina ispod 500 m), a u planinskim područjima (iznad 1000 mnv) iznosi 4-7 °C. U Republici Srbiji najhladniji mesec je januar (sa srednjom mesečnom temperaturom: od -35.6°C (Sjenica) do -21.0°C (Beograd)), najtopliji je jul (srednja mesečna temperatura: 11-22°C). Po podacima RHZS najveća temperatura izmerena je 2007. godine kada je temperatura vazduha bila čak 44.9 °C ([http://www.hidmet.gov.rs/latin/meteorologija/klimatologija\\_temp\\_rezim.php](http://www.hidmet.gov.rs/latin/meteorologija/klimatologija_temp_rezim.php)).

## **1.3. Uloga šuma u ublažavanju klimatskih promena**

Uloga šumskih biljnih zajednica u određivanju klimatskih karakteristika neke oblasti je višestruka i od izuzetne važnosti. Prema Szél (2010) najvažnije uloge se ogledaju u sledećem:

- asimilacija i vezivanje atmosferskog CO<sub>2</sub>
- stabilizacija vodnog režima
- ublažavanje klimatskih promena
- odstranjivanje nekih zagađivača i štetnih materija- polutanata zemljišta i vazduha.

Dejstvo klimatskih promena na šumske ekosisteme ima kako pozitivne, tako i negativne posledice (Lindner et al., 2010). Među pozitivnim su: produžavanje vegetacionog perioda, povećanje efikasnosti iskorišćavanja vode, povećanje dostupne količine i iskorišćavanja ugljen-dioksida za organsku produkciju. Među negativnim posledicama klimatskih promena su: smanjen rast biljaka, zatim uginuće biljaka koje

može biti direktna posledica klimatskih promena ili posledica učestalosti pojavljivanja patogena i insekata pod uticajem klimatskih promena (Allen et al., 2010). O štetnom dejstvu bolesti i štetočina na drvenaste biljke u svetlu klimatskih promena napisano je više radova (Logan et al., 2003; Gillmann et al., 2012).

Važno je napomenuti i istaći ulogu šuma u smanjenju koncentracije atmosferskog CO<sub>2</sub> u uslovima optimalnog vodnog režima. Međutim, suša, koja je bitan element klimatskih promena, negativno deluje na šumske zajednice, smanjujući u prvom redu njihovu sposobnost redukcije nivoa atmosferskog CO<sub>2</sub>. Negativni uticaj suše na šumske zajednice primećen je i u dalekim područjima (Kalifornija, Australija), ali i kod nas u Karpatskom basenu (Panonska nizija). Potvrđeno je da su povećane količine azota i CO<sub>2</sub> izazivale ubrzan rast drveća, kada su uslovi bili „optimalni”, tj. kada voda nije bila ograničavajući faktor i nije došlo do zakišeljavanja zemljišta, odnosno do sedimentacije sumpor-dioksida (European Commission, 2010). S druge strane, poznato je da pri suši prateće povećane temperature, izazivaju povećanu degradaciju šumskih ekosistema. Pored suše na ove ekosisteme negativno deluju šumski požari i vremenske neprilike (jaki vetrovi, ili na nekim mestima čak i uragani) (Van Nieuwstadt and Sheil, 2005; Dale et al., 2001; Lindner et al., 2010).

#### **1.4. Uticaj klime na šume**

Tokom poslednjih decenija, povećana je učestalost, trajanje i intenzitet sušnih letnjih perioda. Ovakav trend klimatskih promena se predviđa i u budućnosti. Schär et al. (2004) su konstatovali da će u budućnosti leta u centralnoj Evropi biti suvlja i toplija, a to će svakako imati značajno dejstvo na ekosisteme koji se nalaze na ovoj lokaciji. Poznato je da su šume posebno osetljive na klimatske promene zbog svog dužeg životnog veka, koji onemogućava brze adaptacije na promene. Uticajem klimatskih promena na šume i na drvenaste biljne vrste bavili su se mnogi u čijim istraživanjima je iz različitih uglova posmatran i analiziran uticaj klimatskih promena na listopadne i četinarske vrste (Anić et al., 2009; Allen et al., 2010; Tegel et al., 2014).

Biološki odgovor (fiziološki, biohemijski, morfološki) šuma na klimatske promene može da bude pozitivan ili negativan, i zavisi od više faktora: od tipa šuma, od nadmorske visine kao i od geografske širine gde se ispitivana šuma nalazi (Lindner



et al., 2010). Do sličnog zaključka došli su Pichler and Oberhuber (2007), kada su kod drvenastih biljaka analizirali uticaj temperature i suše na radijalni rast drvenastih biljaka i potvrdili da adaptivni odgovori zavise i od vrste i od areala rasprostranjenja vrsta. Long et al. (1991) zaključuje da povećane koncentracije CO<sub>2</sub> i temperature izazivaju povećanje bioprodukcije šuma. Promene u temperaturi i učestalosti padavina najvažniji su faktori koji utiču na rast i degradaciju šumskog drveća (Lenihan et al., 2003). Geßler et al. (2007) predviđaju da će povećane temperature i suša značajno smanjiti vitalnost bukovih šuma, dok je smanjen rast pod uticajem sve češće pojave vodnog deficita utvrđen kod nekih četinarskih vrsta, kao što je smrča (Lebourgeois et al., 2007) i jela (Maxime and Hendrik, 2011). Izumiranje (sušenje) drveća usled različitih infekcija povećala se zbog smanjenja otpornosti drveća nakon više uzastopnih sušnih perioda. Uticaj suše na smanjenu vitalnost šuma se ispoljava i preko većeg uticaja štetočina na biljke (Allen et al., 2010; Gillmann et al., 2012). Porast temperature utiče na bržu reprodukciju herbivornih insekata što uslovljava njihov veći potencijal infekcije (Bale et al., 2002). Da bi se mogao pratiti uticaj klimatskih promena na šume, neophodno je uspostavljanje monitoringa šumskih ekosistema radi kreiranja mera adaptacije, odnosno uspostavljanja adaptivnog gazdovanja šumama (Orlović et al., 2014).

## **1.5. Ispitivane šumske zajednice listopadnih i četinarskih vrsta**

### *1.5.1. Bukva (*Fagus sylvatica* L.)*

Bukva (*Fagus sylvatica* L.) pripada porodici Fagaceae i predstavlja najrasprostraniju listopadnu drvenastu vrstu u Evropi. Bukva raste pri vrlo različitim uslovima spoljašnje sredine: na kiselim i baznim podlogama, i na mestima gde je godišnji nivo precipitacije nizak ili vrlo visok (Leuschner, 1998) i dobro podnosi i zasenčena mesta.

U planinskim ekosistemima centralne i južne Evrope bukove šume imaju važnu ulogu u biodiverzitetu, značajne su u stabilizaciji ekosistema planinskih područja, a pored toga značajni su resursi za šumsku industriju. Zbog toga se bukva često pominje kao najvažnija listopadna šumska drvenasta vrsta u Evropskim ekosistemima. U žiži

je interesovanja mnogobrojnih studija. Ellenberg (1996) ističe kulturnu i ekološku važnost te listopadne vrste.

Rasprostranjenjem populacija bukovih šuma u centralnoj Evropi i budućim dešavanjima u svetlu aktuelnih klimatskih promena bavili su se mnogobrojni istraživači, od kojih su najbrojniji oni koji tvrde da klimatske promene negativno utiču na vitalnost i na rasprostranjenost bukovih šuma. Tako na pr., istraživanja Innes (1992) ukazuju na sušu kao glavni faktor redukcije populacija bukovih šuma. Da je bukva biljna vrsta osetljiva na sušu tj. na nedostatak vode, potvrđeno je od strane mnogobrojnih autora (Ellenberg, 1996; Aranda et al., 2000; Fotelli et al., 2002; Peuke et al., 2002; Raftoyannis and Radoglou 2002; Mátyás et al., 2007; Geßler et al., 2007; Szél, 2010; Lasermann and Bräuning, 2011, Stojanović et al., 2013). Konstatovan je promenjen odnos antagonističkog/sinergističkog potencijala pojedinih jona nutrijenata i smanjenje kompetitivne sposobnosti pri zemljišnoj suši za nutrijente kao što je natrijum (Fotelli et al., 2002). Utvrđeno je takođe da postoji značajna razlika u tolerantnosti na sušne uslove između šumskih populacija poteklih iz različitih regiona, pri čemu veću osetljivost i smanjenu vitalnost pokazuju biljke koje su ranije nastanjivale vlažnija područja (Peuke et al., 2002; Mátyás et al., 2007). Korelaciju između pojave isušivanja bukovih šuma i nedostatka optimalne količine vode u zemljištu utvrdio je Szél (2010). Potvrda osetljivosti bukve na vlažnost staništa je činjenica da pri suši dolazi do smanjenja u primarnoj organskoj produkciji (Granier et al., 2007). U uslovima suše dolazi do smanjenja vodnog potencijala listova, redukuje se provodljivost stoma, što uslovljava smanjenje intenziteta fotosinteze i organske produkcije (Backes and Leuschner, 2000). Meier and Leuschner (2008 a,b) su merili promenu mase korena i površine listova u zavisnosti od količine padavina. Utvrđeno je da periodična nestašica vode praćena atmosferskom sušom može da uspori rast i vitalnost bukve (Meier and Leuschner, 2008b; Piovesan et al., 2008). Uticaj klimatskih promena na produktivnost i efikasnost iskorišćavanja vode (WUE) bukovih šuma istraživali su Rötzer et al. (2013). Korišćenjem različitih klima- modela i merenjem fizioloških parametara ustanovili su smanjenje biomase, primarne produkcije i WUE biljaka bukve pri promenjenim i nepovoljnim uslovima klime (Rötzer et al., 2013). Hlásny et al. (2011) se bavio simulisanjem klimatskih promena i njihovim dejstvom na produktivnost i smanjenje vitalnosti bukve, smrče i hrasta. Jedan od najvažnijih odbrambenih mehanizma biljaka, koji se odnosi na sprečavanje

gubitka vode putem transpiracije je prema njihovim rezultatima, smanjenje provodljivosti stoma.

Povećana koncentracija CO<sub>2</sub> u atmosferi jedan je od glavnih uzročnika klimatskih promena te je stoga uticaj koncentracije CO<sub>2</sub> na fotosintetičku aktivnost, odnosno na enzimsku aktivnost procesa fotosinteze, često istraživano. Utvrđeno je da reakcije biljaka zavise od vrste, a variraju i u toku sezona (Hrstka et al., 2012). Pri povećanim koncentracijama ambijentalnog CO<sub>2</sub>, u listovima bukve je utvrđeno smanjenje koncentracije enzima Rubisko, uz istovremeno povećanje njegove aktivnosti, dok su se u listovima biljaka smrče smanjile istovremeno aktivnost i koncentracija enzima.

Maxime and Hendrik (2011) u svojim istraživanjima ističu važnost uticaja ekoloških parametara prethodne vegetacione godine na rast bukve. Sličan zaključak iznose i Friedrichs et al. (2009), kada kažu da uslovi sredine u prethodnim godinama imaju određujući značaj za fiziološke procese bukve u narednoj godini.

Mátyás et al. (2010) predviđaju da će populacije bukovih šuma u jugoistočnoj Evropi na većim nadmorskim visinama imati potencijal opstanka i u promenjenim klimatskim uslovima, kao što je povećana prosečna godišnja temperatura. Isti autori tvrde da populacije bukve na nižim nadmorskim visinama takođe mogu ostati stabilne i u drugoj polovini ovog veka, ali samo pod pretpostavkom da nema učestalih ekstremnih događaja ili pak, epidemija štetočina. Peñuelas et al. (2007) tvrde da se regeneracija bukovih šuma može smanjiti zbog sušnih perioda i da u prvom redu, zbog suše dolazi do nestanka bukovih šuma na nižim nadmorskim visinama u Španiji gde ih zamenjuje hrast (*Quercus ilex*). Smanjenje kompetitivne sposobnosti bukve uslovljeno sušom ističe Geßler et al. (2007). Ovi autori bukvu su definisali kao vrstu osetljivu na sušu pretpostavljajući da će ova vrsta verovatno izgubiti svoju dominantnu poziciju na zemljištima sa malom dostupnošću vode u odnosu na one vrste koje to bolje podnose. Tegel et al. (2014) su istraživali uticaj klimatskih promena na šumsku populaciju bukve u blizini njene jugoistočne granice areala (Balkansko poluostrvo) i našli negativnu korelaciju između širinskog rasta (debljanja) stabla i prosečnih letnjih vazdušnih temperatura.

Ograničena adaptabilnost bukve u uslovima klimatskih promena i u vezi sa tim, predviđanje da će se broj i veličina populacija bukovih šuma smanjiti u sledećem veku, konstatovano je u radu Geßler et al. (2007). Uticaj klimatskih promena, tj.

povećanje temperature i smanjenje količine padavina, verovatno će najviše biti izražen u pogledu proširenja areala bukve na niže nadmorske visine (Maxime and Hendrik, 2011). Dittmat et al. (2003), su takođe konstatovali da nadmorska visina značajno deluje na rast biljaka bukve, te da su populacije nižih nadmorskih visina uspešnije u organskoj produkciji i adaptacijama od populacija sa većih nadmorskih visina, gde povećane temperature i oskudica vode zajedno sa povećanim koncentracijama O<sub>3</sub> više izražavaju svoje negativne posledice. Veći broj autora konstatovao je da će se zbog suše povećavati osetljivost i smanjiti vitalnost bukovih šuma, zbog smanjenja kompetitivne sposobnosti ove biljne vrste u odnosu na druge (Geßler et al., 2007; Peñuelas et al., 2007; Berki et al., 2009). Stoga, za očekivati je da će smanjenje vitalnosti, sušenje i usporen rast biljaka bukve, dovesti do sužavanja areala tih šuma. Geßler et al. (2004) tvrde da će šumarska politika biti neuspešna ako bude promovisala regeneraciju bukovih šuma bez uvažavanja klimatskih uslova sredine u budućnosti.

Istraživanja Nahm et al. (2007) na različitim provenijencijama bukve, su pokazala da ova vrsta poseduje efikasne regulatorne mehanizme (fiziološke i metaboličke) koji joj omogućavaju podnošenje sušnih i toplih perioda uz održavanje fizioloških procesa na relativno konstantnom nivou. Istraživanjem uticaja promene klime u 21. veku na buduću distribuciju bukve u Srbiji bavio se Stojanović (2014), koji je konstatovao da je neophodno definisati specifične mere gazdovanja u cilju bolje adaptacije bukovih šuma na izmenjene klimatske uslove i različite zahteve zainteresovanih strana uključenih u proces gazdovanja šumama.

#### 1.5.2. Smrča (*Picea abies* (L.) Kartsten)

Smrča (*Picea abies* (L.) Karsten) pripada porodici Pinaceae.

Smrča je široko rasprostranjena četinarska vrsta u Evropi, areal rasprostranjenja je od Arktika na severu, na zapadu i jugozapadu do Alpa, a predstavnici ove biljne vrste se u južnoj Evropi mogu naći na Karpatima i na planinama Balkana do severne Grčke. Biljke smrče imaju dug životni vek, do 400 godina.

Uticajem klime na populacije šuma smrče u Evropi bavilo se više autora (Frank and Esper, 2005; Levanič et al., 2009). U radu Zheng et al. (2002) konstatovao je da pri dejstvu povišenih temperatura i povišene koncentracije CO<sub>2</sub> dolazi do povećanja

neto primarne organske produkcije smrče. Hrstka et al. (2012) su prateći uticaj povećane koncentracije CO<sub>2</sub> na aktivnost enzima Rubisco u procesu fotosinteze, utvrdili kod listopadnih vrsta smanjenje, a kod četinarskih povećanje sadržaja i aktivnosti enzima tokom vegetacione sezone.

Becker (1970) tvrdi da smrča bolje toleriše sušu od jele. Ipak, Lebourgeois (2007) konstatuje u svojim istraživanjima da je deficit vode u zemljištu najvažniji limitirajući faktor za ovu vrstu. Sličnom problematikom, tj. rastom biljaka smrče u uslovima vodnog deficita zemljišta, bavio se Ge et al. (2011) i utvrdio da sa smanjenjem zemljišne vlage dolazi proporcionalno i do smanjenja brzine rasta i organske produkcije biljaka. Analizirajući efekte klimatskih promena na šumske ekosisteme Evrope, Schlyter et al. (2006) su konstatovali izuzetnu osetljivost smrče na faktore spoljašnje sredine, što ima za posledicu visok stepen ugroženosti šumskih populacija smrče.

### 1.5.3. Jela (*Abies alba* Mill.)

Jela (*Abies alba* Mill.) pripada porodici Pinaceae.

*Abies alba* je važna vrsta planinskih regija centralno–evropskih šumskih ekosistemima, a ugrožena je antropogenim faktorima kao i klimatskim promenama koje se dešavaju. Paleobotanička istraživanja dovela su do zaključka da u rasprostranjenju šuma jele i bukve određujuća uloga pripada delovanju klime. Wick and Möhl (2006) navode da su pored klimatskih promena, antropogeno delovanje i prirodni požari bili značajni činioci za određivanje areala rasprostranjenja.

Uticajem klimatskih promena na šumske populacije jele bavili su se i Anić et al. (2009) koji su predvideli da povećane koncentracije gasova koji izazivaju povišenje temperature i smanjenje količine padavina - efekat staklene bašte, istovremeno utiču na smanjenje površine jelovih šuma u Hrvatskoj, što će do 2100 godine iznositi i do 85%. Macias et al. (2006) u svojim istraživanjima su se bavili osetljivošću biljaka jele na klimatske promene na graničnim područjima njene geografske distribucije i utvrdili da će promenjeni uslovi sredine (suša) negativno delovati na rast i bioprodukciju biljaka i njihovih populacija. Veći broj autora (Guicherd 1994; Mátyás et al., 2007; Lebourgeois, 2007) je kroz svoja istraživanja definisao izuzetno osetljivost biljaka jele na sušu, tj. na oskudicu padavina povezanu sa povišenim temperaturama, što će

dovesti do smanjenja u broju i veličini šumskih populacija zbog pogoršavanja vitalnosti, povećanog mortaliteta i usporenog rasta. Hirka (1995) je na biljkama jele pratio dejstvo padavina na debljanje stabala i potvrdio značajnu pozitivnu korelaciju između ova dva parametra. Slično, Maxime and Hendrix (2011) su utvrdili da povećane temperature koje su najčešće praćene oskudicom padavina inhibitorno deluju na rast jele. Oni su takođe predvideli da je zbog tih promena (suša i visoke temperature) onemogućeno pomeranje areala šumskih populacija jele ka višim nadmorskim visinama. Negativni uticaj suše na rasprostranjenje šuma jele i bora i povećan mortalitet biljaka u Turskoj utvrđen je takođe od strane Semerci et al. (2008).

Ekološki uslovi sredine u prethodnoj vegetacionoj godini, slično kao kod bukve značajno utiču i na rast jele (Maxime and Hendrik, 2011). Nourtier et al. (2012) ukazuju na značajan uticaj klime tokom prethodne vegetacione sezone na bioprodukciju u sledećoj godini i s tim u vezi, na važnost praćenja višegodišnjih klimatskih promena. Oni su utvrdili da deficit vode u zemljištu dovodi do ubrzanog smanjenja u intenzitetu transpiracije, što je uticalo na bioprodukciju i u sledećoj godini, odnosno vegetacionoj sezoni.

## **1.6. Klimatske promene i fotosinteza šumskih biljnih vrsta**

Fotosinteza i transpiracija biljaka značajno deluju na balans ugljenika u biosferi. Fotosinteza je proces pri kojem se svetlosna energija pretvara u hemijsku energiju akumulisanu u organske produkte i ATP. To je reduktivni proces u kome se iz atmosfere apsorbirani  $\text{CO}_2$  redukuje i (primarno) ugrađuje u organsku hemijsku formu šećera uz stvaranje kiseonika. U tome glavnu ulogu imaju hloroplasti i u njima prisutni fotosintetički pigmenti koji apsorbuju svetlost. Fotosintetički pigmenti viših biljaka su hlorofili (a,b) i karotenoidi. Hlorofili u vidljivom delu spektra usvajaju fotone određenih talasnih dužina: u crvenom delu spektra maksimum apsorpcije je od 643-660 nm, dok je u plavom delu spektra od 420-452 nm. Stoga je za fotosintezu od najvećeg značaja vidljivi deo spektra od 390-760 nm koji predstavlja fotosintetičku aktivnu radijaciju (FAR). Usvajanje  $\text{CO}_2$  je najintenzivnije u oblasti crvene svetlosti, dok je manje u plavom delu spectra (Taiz and Zeiger, 2006). Na koncentraciju hlorofila u listovima biljaka utiču svetlost, temperatura, sadržaj vode i mineralna ishrana biljaka. Sadržaj fotosintetičkih pigmenta varira od vrste do vrste, a zavisi i od

starosti listova. Karotenoidi imaju važnu ulogu sakupljača svetlosne energije koju prenose na hlorofil a, takođe imaju ulogu i u zaštiti hlorofila od svetlosti prejakog intenziteta. Potpunija i tačnija slika fotosintetičke aktivnosti dobija se praćenjem promene sadržaja pigmenata (Sims and Gamon, 2002).

Fotosinteza je složen sistem reakcija, strogo usmeren i kontrolisan brojnim enzimima, koji se (uslovno) dešava u dve faze. Prva, svetlosna faza, odigrava se u tilakoidnim membranama hloroplasta, dok se tamna faza odigrava u stromi hloroplasta. U svetlosnoj fazi, dolazi do apsorpcije svetlosne energije, odvija se ekscitacija molekula pigmenata i prenos energije od antena pigmenata do reakcionih centara (Chl  $a_{680}$ , Chl  $a_{700}$ ). U tamnoj fazi fotosinteze (karboksilacija RuBP, redukcija trioza-fosfata, regeneracija akceptora  $CO_2$ , autokataliza), u stromi hloroplasta dolazi do fiksacije i redukcije  $CO_2$ , te je stoga parametar fotosintetičke aktivnosti količina usvojenog  $CO_2$  od strane lista određene površine ili mase, u jedinici vremena.

Intenzitet i produktivnost fotosinteze su pod uticajem mnogih biotičkih i abiotičkih činilaca.

Među biotičkim činiocima najvažniji su:

– Sadržaj fotosintetičkih pigmenata listova: količina hlorofila u mlađim listovima je manja od optimalne, zbog toga je intenzitet fotosinteze ovih listova manji od zrelih, potpuno formiranih listova (Stanković et al., 2006). Do smanjenja u količini pigmenata može doći zbog starenja listova u toku vegetacione sezone, ali takođe i usled nedostataka nekih elemenata, kao što su magnezijum, gvožđe i azot. Sadržaj fotosintetičkih pigmenata izražen na jedinicu lisne površine, može samo u određenim uslovima da određuje fotosintetička svojstva. Korelacija između koncentracije fotosintetičkih pigmenata (gustina reakcionih centara i antena pigmenata u tilakoidima) i fotosintetičke aktivnosti ( $CO_2$  asimilacija) ne postoji u uslovima optimalne mineralne ishrane i vodnog režima, ali u uslovima stresa ili tokom starenja listova kada dolazi do degradacije hloroplasta, fotosinteza je direktno određena koncentracijom hlorofila (Marini, 1986; Pajević, 1997; Borišev, 2010).

– Veličina lisne površine: povećana površina listova povećava mogućnost za bolju asimilaciju svetlosne energije i  $CO_2$ , ali ni preveliki listovi nisu poželjni, pošto dolazi do zasenčenosti drugih listova, tj. opet se smanjuje intenzitet fotosinteze (Taiz and Zeiger, 2006).

– Položaj listova: optimalan je onda kada biljke, tj. listovi, najmanje zasenjuju jedni druge, (tj. donji listovi imaju horizontalni, srednje kosi, a gornji vertikalni položaj).

– Trajanje listova: zavisi i od unutrašnjih i od spoljašnjih činilaca, npr. od bolesti listova, od temperature, od dostupnosti vode itd. Ukupna fotosintetička aktivnost biljke odnosno fotosintetička produkcija je u korelaciji sa dužinom trajanja zelene, fotosintetički aktivne lisne površine (Pajević et al., 2014).

– Starost listova: postoji razlika u količini hlorofila između starijih i mlađih listova, isto tako je poznato da su stariji listovi tamnije boje, i više apsorbuju svetlost, dok je mlađi sa glatkom i sjajnom površinom, više reflektuju (Taiz and Zeiger, 2006).

Spoljašnji uslovi koji deluju na fotosintezu:

– Intenzitet, spektralni sastav i dužina trajanja svetlosti utiče na fotosintezu na različite načine u zavisnosti od genetskih svojstva (skiofite, heliofite). Generalno, povećanjem intenziteta svetlosti povećava se i intenzitet fotosinteze, tj. asimilacija CO<sub>2</sub> do određene granice, tačnije do svetlosnog zasićenja, kada dalje povećanje ovog parametra ne utiče na fotosintezu. U vezi sa spektralnim sastavom treba istaći da se pri crvenoj svetlosti odvija sinteza hlorofila i šećera, dok se pri plavoj odvija sinteza nukleinskih kiselina, aminokiselina i proteina (Stanković et al., 2006; Taiz and Zeiger, 2006). Intenzitet sunčevog zračenja iznad određene granice (tačka svetlosne saturacije) izaziva niz štetnih efekata u biljci, oštećuje se membranski sistem tilakoida i razara se struktura hloroplasta, dolazi do deaktivacije enzima, a posledica svega je fotoinhibicija.

– koncentracija CO<sub>2</sub> u atmosferi: povećanjem koncentracije CO<sub>2</sub> povećava se i fotosinteza do određene granice (Tissue et al., 1997). Povećanje količine ambijentalnog CO<sub>2</sub> iznad kompenzacione tačke ne uslovljava povećanje fotosinteze. Takođe je potvrđeno da smanjenje CO<sub>2</sub> u atmosferi preko određene granice može da izazove smanjenje intenziteta fotosinteze kod određenih vrsta (Stanković et al., 2006).

– koncentracija O<sub>2</sub>: smanjenjem koncentracije O<sub>2</sub> u atmosferi povećava se neto fotosinteza, što je uslovljeno inhibicijom reakcija fotorespiracije u kojima se troši O<sub>2</sub> i obrnuto, povećanjem koncentracije O<sub>2</sub> smanjuje se intenzitet fotosinteze (Dai et al., 1993).

– temperatura: svetlosna faza fotosinteze je nezavisna od temperature, dok na tamnu fazu povećanje temperature deluje pozitivno, zbog stimulacije enzimskih



reakcija, mada posle određene granice dolazi do denaturacije proteina ili inaktivacije enzima (Crafts-Brandner and Salvucci, 2000). Suprotno tome, pri niskim temperaturama dolazi do usporavanja u reakcijama tamne faze fotosinteze. Povišene temperature (atmosfera ili listova) takođe mogu da deluju negativno u slučaju kada u zemljištu nema dovoljno vlage, jer onda dolazi do zatvaranja stoma, zbog čega je onemogućena razmena gasova (Xu and Shen, 2005).

– dostupnost vode: biljke različito podnose deficit vode, kserofite su manje osetljive na sušu zemljišta, tj. fotosinteza se održava na višem nivou u odnosu na mezofite koje su više osetljive. Sličan odnos je utvrđen i između vrsta adaptiranih na veće intenzitete svetlosti (heliofite) i vrsta adaptiranih na zasenčene uslove (skiofite). Pri vodnom deficitu dolazi do zatvaranja stoma i usporeno je usvajanje CO<sub>2</sub>, što uslovljava depresiju u fotosintezi (Bajkán, 2011).

– mineralna ishrana: da bi se fotosinteza odvijala nesmetano, važno je da nutrienti koji ulaze u građu pigmentno-proteinskog kompleksa fotosintetičkog aparata (N, P, S, Mg) budu obezbeđeni. Takođe je važno da elementi značajni za sintezu hlorofila, kao što su Ca, Cl, Mn i Fe budu zastupljeni u biljnim ćelijama u odgovarajućim koncentracijama (Larcher, 2003).

### *1.6.1. Fotosinteza u promenjenim uslovima sredine*

Fotosinteza je proces koji kroz produkciju O<sub>2</sub> i organskih materija određuje i obezbeđuje život na Zemlji, ali sa druge strane ima važnu ulogu i u smanjivanju koncentracije atmosferskog CO<sub>2</sub>, čije je povećanje jedan od glavnih činilaca postojanja efekta staklene bašte na Zemlji. Predviđeno je da će povećana asimilacija CO<sub>2</sub> u šumama, kao posledica globalnog povećanja atmosferske koncentracije CO<sub>2</sub>, biti izuzetno značajna u prvoj polovini 21. veka (Woodward and Lomas, 2004; Schulze et al., 2010). Povećane koncentracije CO<sub>2</sub> povećavaju asimilaciju CO<sub>2</sub>, uz istovremeno smanjenje provodljivosti stoma (gs) i transpiracije, čime se povećava efikasnost iskorišćavanja vode (WUE). Rezultat ovoga je povećanje biljne biomase i prinosa (Ackerson et al., 1984; De Luchia et al., 1999), uz preduslov postojanja dovoljne količine vode u korenskoj zoni (Brouder and Volenec, 2008). Velike suše u toku vegetacionog perioda mogu značajno da smanjuju adaptabilnost biljaka na visoke temperature i na povećan nivo CO<sub>2</sub> (van Mantgem et al., 2009; Peñuelas et al., 2011),

što se manifestuje kroz smanjenje u intenziteta fotosinteze (Daly et al., 2004; Poulos et al., 2007; Liu et al. 2010). Visoka fotosintetička aktivnost pri nepovoljnim ekološkim uslovima je omogućena morfo-fiziološkim adaptacijama i funkcionisanjem stabilne provodljivosti stoma, čime je omogućena stabilna razmena gasova i funkcionisanje fotosistema II (Medina et al., 2002). He et al., (1995) tvrde da zbog suše, odnosno deficita vode, dolazi do oštećenja u fotohemijskim reakcijama fotosistema II (PS II) kroz uticaj nedostatka vode na metabolizam proteina u sastavu fotosistema. Nedostatak vode utiče različito na sadržaj fotosintetičkih pigmenata, zavisno od biljne vrste. Suša smanjuje koncentraciju hlorofila kod biljaka *Rosmarinus officinalis* (Munne-Bosch and Alegre, 2000), dok kod hrastova Gallé et al. (2007) nije registrovala značajne razlike u koncentraciji pigmenata između kontrolnih biljaka i biljaka izloženih sušnim uslovima.

Veći broj autora se bavio dnevnim i sezonskim promenama fotosinteze listopadnih (Foote and Schaedle, 1976; Bassow and Bazzaz 1998; Damesin and Rambal, 1995; Raftoyannis and Radoglou, 2002) i četinarskih (Maseyk et al., 2008) biljnih vrsta. Kod listopadnih vrsta *Acer rubrum*, *Betula alleghaniensis* i *Betula papyrifera* je registrovano smanjenje intenziteta fotosinteze u toku dana, a takođe je konstatovano da su reakcije vrsta u toku sezone specifične za datu vrstu (Bassow and Bazzaz, 1998). Damesin and Rambal (1995) su utvrdili da su biljke hrastova (*Quercus pubescens*) tolerantne prema suši zahvaljujući fiziološkim karakteristikama lista i regulaciji provodljivosti stoma, čime je omogućeno odvijanje fizioloških procesa u uslovima suše. U eksperimentu Raftoyannis and Radoglou (2002) utvrđeno je da je fotosinteza usko povezana sa provodljivošću stoma kod hrasta (*Quercus petraea*) i bukve (*Fagus sylvatica*), i da biljke hrasta uspešnije tolerišu smanjenje vodnog potencijala listova i nepovoljne uslove (suša i povećane temperature) spoljašnje sredine. Nilsen and Bao (1990) su kod soje (*Glycine max*) i žuke (*Spartium junceum*) pratili dnevne promene fotosinteze u uslovima nedostatka vode i u uslovima kada voda ne predstavlja organičavajući faktor. Registrovali su da na proces fotosinteze nepovoljno utiče oskudica vode (suša).

Na osnovu svega može se zaključiti da je dinamika fotosinteze pod velikim uticajem ekoloških činilaca. Veliki broj istraživanja navodi na zaključak da globalno zagrevanje tj. povećanje prosečnih atmosferskih temperatura stimulatивно deluje na

fotosintezu i određuje pomeranje šuma ka višim nadmorskim visinama (Saxe et al., 2001; Lenoir et al., 2008; Ruiz-Labourdette et al., 2012).

### 1.7. Činioci koji utiču na transpiraciju

Transpiracija je proces odavanja vodene pare preko nadzemnih delova biljaka, a može da se odvija preko stoma, kutikule ili lenticela. Intenzitet transpiracije određuje se kao količina vode koja je isparila sa jedinice lisne površine u jedinici vremena ( $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ).

Na intenzitet transpiracije deluju brojni abiotički i biotički faktori: svetlost, količina vode u biljci i u okruženju, zasićenost vazduha vodenom parom (vlažnost vazduha), temperatura vazduha i zemljišta, brzina strujanja vazduha, koncentracija  $\text{CO}_2$  u atmosferi.

Delovanje ovih faktora se odražava na otvaranje i zatvaranje stoma, i u ovome važnu ulogu imaju koncentracije osmotski aktivnih materija kao što su  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ , šećeri, malat i dr. Ove materije izazivaju promene turgorovog potencijala ćelija zatvaračica i pomoćnih ćelija stoma. Fiziološki značaj transpiracije je u tome što omogućava neprekidan protok vode od korena čime se obezbeđuje tok nutrijenta kroz biljno tkivo. Transpiracija obezbeđuje i hlađenje biljaka. Parametri transpiracije su dobri pokazatelji stanja biljaka i uticaja spoljašnje sredine na fiziološke procese, odnosno, rast i razvoj biljaka.

Povećane koncentracije atmosferskog  $\text{CO}_2$  mogu da redukuju provodljivost stoma (gs) i transpiraciju kod biljaka (Medlyn et al., 2008; Lammertsma et al., 2011). Međutim, povećanje koncentracije  $\text{CO}_2$  ne mora uvek da izazove redukciju gs ili redukciju transpiracije što je konstatovano na biljkama bukve i hrasta (Heath and Kerstiens, 1997).

Taiz and Zieger (2002) tvrde da na provodljivost stoma utiče i broj stoma na jediničnoj površini lista, kao i klimatski faktori (intenzitet osvetljenja, temperatura vazduha i relativna vlažnost vazduha), koji imaju uticaj i na transpiraciju.

### 1.8. Građa i funkcionisanje stoma, provodljivost stoma i suša

Stome se sastoje od ćelija pomoćnica, ćelija zatvaračica i stomine komore. Mogu da budu rasprostranjene na licu i na naličju listova, a imaju ulogu u regulisanju razmene gasova između biljaka i spoljašnje sredine. Ćelije zatvaračice su najčešće pasuljastog oblika i imaju hloroplaste. Unutrašnji zidovi ovih ćelija su deblji, dok su spoljašnji tanji. Ćelije pomoćnice imaju visok sadržaj kalijumovih jona, koji imaju ulogu u generisanju vodnog potencijala ćelija zatvaračica a time i u zatvaranju i otvaranju stominog otvora (Larcher, 2003; Oljača et al., 2006). Do otvaranja stominog aparata dolazi kada se u ćelijama zatvaračicama smanji osmotski potencijal (zbog prisustva  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $Na^+$ ), što izaziva ulazak vode u njih, povećanje turgorovog potencijala (pritiska) i uvećavanje zapremine. Dorzalna strana ćelija zatvaračica je tanka, sa povećanjem zapremine postaje konveksnija, dok ventralna, koja je deblja, postaje konkavnija, te se zbog toga stvara otvor između dve ćelije zatvaračice, tj. otvara se stomin aparat. Ova reakcija zove se hidroaktivno otvaranje. Pri hidropasivnom zatvaranju stoma smanjuje se turgorov pritisak ćelija zatvaračica usled izlaska jona  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $Na^+$ , što izaziva suprotni proces, tj. dolazi do zatvaranja stoma. Po malat-kalijumovoj hipotezi pri otvaranju i zatvaranju stoma značajna je konverzija malata (osmotski aktivna supstanca) u skrob i obrnuto, a važna je i koncentracija jona kalijuma. Zatvaranje stome može da se desi i zbog prisustva hormona stresa, abcisinske kiseline (ABA) koja se stvara u korenu i transportuje u listove (Schroeder and Hagiwara, 1998). ABA je signalni molekul–hormon stresa koji deluje na membrane ćelija zatvaračica i utiče na izlazak jona  $K^+$ ,  $Cl^-$ ,  $Na^+$  iz ćelija zatvaračica, tako što se povećava sadržaj  $Ca^{2+}$  u citoplazmi, inhibira usvajanje  $K^+$  kao i izdvajanje  $H^+$ , dok se istovremeno potpomaže izlazak malata iz ovih ćelija što dovodi do gubitka turgora i zatvaranja stoma. Takođe je poznato da se ABA u ćelijama zatvaračicama formira u mraku i zbog nagomilavanja intercelularnog  $CO_2$ , nastalog pri respiraciji ili zbog patogena. Peuke et al. (2002) su registrovali da suša povećava koncentraciju ABA u listovima ekotipova bukve osetljivih na nedostatak vode.

Biljke na vlažnijim područjima imaju manji broj većih stoma, dok biljke adaptirane na sušnije uslove imaju veći broj sitnijih stoma.

Funkcionalna metabolička regulacija otvaranja i zatvaranja, jedan je od najvažnijih adaptivnih mehanizama pomoću koga biljka reaguje na uslove spoljašnje

(i unutrašnje) sredine. Broj stoma po jedinici lisne površine može da se menja u toku sezone u uslovima suše, ali to zavisi kako od biljne vrste, tako i od dužine trajanja vodnog deficita. Brojni istraživači ukazuju na zavisnost vodnog deficita i broja stoma: nedostatak vode povećava broj stoma, uz istovremeno smanjenje veličine stoma, što je rezultat kseromorfne adaptacione strategije (Zhang et al., 2006; Yang and Wang, 2001). Kod bukve je konstatovano da je povećanje broja stoma po jedinici lisne površine jedna od mogućih fizioloških adaptacija koja sprečava gubitak vode (Bussotti et al., 2005).

Pored broja i veličine stoma za transpiracionu i fotosintetičku razmenu gasova važno je pratiti provodljivosti stoma (gs). Povećane koncentracije atmosferskog CO<sub>2</sub>, redukuju provodljivost stoma, što posledično ima uticaj na transpiraciju i efikasnost iskorišćavanja vode (WUE), a rezultanta je povećanje tolerantnosti biljaka prema suši (Morison, 1993). Pomenuti adaptabilni mehanizam je više ili manje izražen u zavisnosti od biljne vrste. Tako, redukcija provodljivosti stoma (gs) ili redukcija transpiracije nije bila registrovana kod sadnice bukve pri povećanim koncentracijama CO<sub>2</sub> (Heath and Kerstiens, 1997), niti kod *Pinus taeda* (Ellsworth et al., 1995), dok je povećanje gs bilo registrovano kod *Picea sitchensis* pri povećanim nivoima CO<sub>2</sub> (Barton et al., 1993). U istraživanjima sprovedenim na biljkama bukve utvrđeno je da je suša izazivala smanjenje provodljivosti stoma uz istovremeno povećavanje intercelularnog parcijalnog pritiska CO<sub>2</sub> (Ci) (Gallé et al., 2007). Slično smanjenje gs u uslovima suše potvrđeno je i kod biljaka hrasta (Poulos et al., 2007).

U eksperimentima Dickman et al. (1992) na biljkama topole konstatovano je da pri suši dolazi do značajne redukcije u provodljivosti stoma i fotosintezi. Deficit vode izaziva zatvaranje stoma i smanje količine CO<sub>2</sub> u hloroplastima, uz smanjenje gs, Ci i intenziteta fotosinteze (Bajkán, 2011).

Brojne reference potvrđuju povezanost između pojave zatvaranja stoma i osvetljenosti listova. Odsustvo svetlosti uslovljava zatvaranje stoma, što uslovljava pad gs i Ci. Približavanje gs minimumu, više ne dolazi do pada intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub>, nego se ovaj parametar povećava, što se objašnjava indukcijom fotoinhibicije (Brodribb, 1996).

### 1.9. Mineralna ishrana biljaka

Mineralni elementi su neophodni za pravilan rast i razvoj biljaka. Biogeni elementi su esencijalni za biljke, jer bez njih biljke ne mogu završiti svoj životni ciklus. Ove elemente biljke mogu da usvajaju iz zemljišta, iz vode ili iz ugljendioksida. Iz vode i iz ugljen-dioksida biljke usvajaju vodonik (H), kiseonik (O) i (ugljenik) C, a ovi elementi zajedno sa azotom (N), kalijumom (K), kalcijumom (Ca), magnezijumom (Mg), fosforom (P), sumporom (S) i silicijumom (Si) predstavljaju makroelemente. Među mikroelemente spadaju: hlor (Cl), gvožđe (Fe), bor (B), mangan (Mg), natrijum (Na), cink (Zn), bakar (Cu), nikal (Ni), molibden (Mo).

Prema funkciji u biljci hranljivi elementi (nutrijenti) su podeljeni u četiri grupe (Evans and Sorget, 1966; Mengel and Kirkby, 1987):

- Elementi konstituenti organskih jedinjenja: N, S, C, H, O
- Elementi značajni za skladištenje ćelijske energije i strukturnu celovitost: P, B, Si
- Elementi koji u biljci ostaju u jonskom obliku: K, Na, Mg, Ca, Mn, Cl
- Elementi koji učestvuju u prenosu elektrona: Fe, Cu, Zn, Mo, Ni

U radu je praćena metabolička uloga i značaj nekih makroelemenata: azota, fosfora, kalijuma i kalcijuma, u procesu fotosinteze i bioprodukcije.

Azot je makroelement koji ulazi u sastav aminokiselina, nukleinskih kiselina, proteina, amida, koenzima itd. Pri nedostatku azota na starijim listovima javlja se hloroza, stablo je tanko sa povećanom količinom lignina, a smanjuje se i rast biljaka. Višak ovog makroelemenata izaziva produženje vegetativne faze, vegetativni organi postaju bujni, dok mehaničko tkivo slabi (Arsenijević-Maksimović i Pajević 2002, Stanković et al., 2006).

Kalijum je neophodan za život biljaka pošto je kofaktor više enzima, a pored toga ima ulogu u održavanju turgora i igra važnu ulogu u elektroneutralnosti ćelije. Takođe utiče i na nakupljanje hlorofila, strukturu hloroplasta, na premeštanje fotosintata iz lista, na otvaranje i zatvaranje stoma. Pri nedostatku ovog elementa dolazi do hloroze, zatim do nekroze starijih listova i kratkih stabala. U nedostatku K smanjuje se otpornost prema bolestima (Taiz and Zeiger, 2006).

Fosfor ima važnu metaboličku ulogu kao komponenta fosfata šećera, ATP-a, fosfolipida, nekih koenzima, nukleinskih kiselina, nukleotida itd. Utiče na stabilnost hlorofila pri niskim temperaturama. Nedostatak fosfora u biljnim ćelijama dovodi do toga da biljke usporeno rastu, dolazi do tamnjenja listova i javljaju se nekrotične pege, stablo postaje slabo i tanko. Uz istovremenu sintezu antocijana u listovima i u stablu. Višak elemenata smanjuje rast biljaka, kao i sadržaj hlorofila, javlja se hloroza, na starijim listovima i nekroza, a kvalitet ploda se gubi (Taiz and Zeiger, 2006).

Kalcijum ima ulogu u izgradnji srednje lamele ćelijskog zida, kofaktor je nekih enzima, i kao sekundarni glasnik ima ulogu u regulisanju metabolizma. Pri nedostatku ovog elemenata mladi listovi postaju hlorotični i nekrotični, dolazi do ranog opadanja cvetova. Višak kalcijuma zbog antagonizma može da izazove nepristupačnost drugih elemenata (Pajević et al., 2014). Brojna istraživanja u vezi uloge Ca na zeljastim i drvenastim biljkama ukazuju na važnu ulogu ovog makroelementa (Rodenkirchen, 1998, Pintro and Taylor, 2005). Ovaj element je veoma značajan za regulaciju vodnog potencijala (Takagi and Nagai, 1992).

Praćenje dinamike apsorpcije i distribucije makroelemenata na ćelijskom nivou i na nivou cele biljke pruža važne informacije o fiziološkom stanju biljaka. Povećane ili smanjene koncentracije ispitivanih elemenata upućuju na stresne uslove u okruženju i, mogu da izazivaju smanjenje u bioprodukciji i rastu.

## 2. CILJ ISTRAŽIVANJA

U planinskim ekosistemima centralne i južne Evrope šumske zajednice bukve (*Fagus sylvatica* L.), smrče (*Picea abies* (L.) Kartsen) i jele (*Abies alba* Mill.) zauzimaju važno mesto u stabilizaciji planinskih ekosistema i važne su u očuvanju biodiverziteta.

U radu su mereni različiti parametri kroz tri vegetacione sezone, prvenstveno fiziološki: fotosinteza, transpiracija, efikasnost iskorištavanja vode, kao i parametri bioprodukcije na odabranim biljnim populacijama, čija su staništa na različitim nadmorskim visinama sa različitom dostupnošću vode u zemljištu. Određivana je zavisnost položaja šumske zajednice na padini planine (nagib) sa ekološkim parametrima (vodnim režimom i temperaturom) i u vezi s tim, fotosintezom i bioprodukcijom biljaka. Samim tim, definisan je i cilj istraživanja, čijom realizacijom se dobija potpunija i jasnija slika fiziološkog stanja konkretnih šumskih planinskih ekosistema u zavisnosti od lokaliteta, odnosno ekoloških uslova, prvenstveno temperature i dostupnosti vode. Klimatski uslovi na odabranim lokalitetima su poslednjih godina, zbog odsustva padavina u letnjim mesecima, imali karakteristike suše većeg ili manjeg stepena. Zbog toga, precizna merenja parametara, koji su indikatori fiziološkog stanja šumskih biljnih vrsta i njihovih zajednica, kroz višegodišnja istraživanja dalju uvid u trenutno stanje, kao i procenu dinamike njihove vitalnosti i rasprostranjenosti. Plansko praćenje fizioloških adaptacija daje jasne indikacije kako suša i globalno zagrevanje, koji su u 21. veku značajan ograničavajući faktor biodiverziteta, deluju na rasprostranjenost i preživljavanje dominantnih, i u Balkanskom području autohtonih populacija listopadnih i četinarskih drvenastih biljnih vrsta. Na osnovu prikupljenih podataka u trogodišnjem istraživanju, cilj je takođe bio da se što preciznije potvrdi mogući dalji trend geografskog pomeranja staništa odabranih biljnih vrsta koje je u korelaciji sa morfo-fiziološkim adaptivnim odgovorom biljaka na promenu ekoloških uslova životne sredine.

Istraživanja metaboličkog odgovora drvenastih biljnih vrsta na nepovoljne globalne klimatske promene su aktuelna i od posebnog strateškog i nacionalnog značaja, jer su planinske populacije autohtonih drvenastih vrsta važan element u planiranju održivog razvoja šumskih ekosistema na teritoriji Republike Srbije.



### 3. MATERIJAL I METODE

#### 3.1. Ispitivane biljne vrste

Eksperimentalna istraživanja sprovedena su tokom 2011., 2012. i 2013. godine na sledećim drvenastim biljnim vrstama:

- Bukva (*Fagus sylvatica* L.)
- Jela (*Abies alba* Mill.)
- Smrča (*Picea abies* (L.) Kartsten)

Bukva (*Fagus sylvatica* L.) pripada porodici Fagaceae. Listovi su ovalni, dužina im se kreće od 5 do 10 cm, na rubu lista su prisutne trepavičaste dlake. Krošnja bukve je gusta, plod im je kupula, koja kad sazri, puca na četiri dela. Kora stabla je siva (srebrnasta). Stablo može da dostiže i 30 m visine, i ima usporen rast (Gajić et al., 1992). Oprašuje se vetrom. Raste na brdskim i planinskim područjima kao autohtona šumska vrsta. U Srbiji bukva se može naći na nadmorskim visinama od 70 m (u Đerdapu) pa do preko 1500 m na visokim planinama, na Prokletijama i do 2100 mnv. Ipak, njen ekološki optimum je u zoni njene najveće bioprodukcije između 450 i 1100 m, čak i do 1500 m nadmorske visine, što zavisi i od regionalnih karakteristika klime. Ispod ove optimalne zone, povećana temperatura i smanjena količina vlage su glavni ograničavajući faktori, dok je na većim nadmorskim visinama njena rasprostranjenost u najvećoj meri ograničena nižim temperaturama (Jovanović et al., 2005; Janković and Cvjetičanin, 2012; Schieber et al., 2013). Bukva raste pri vrlo različitim uslovima spoljašnje sredine: na kiselim i baznim podlogama, i na mestima gde je godišnji nivo precipitacije nizak ili vrlo visok (>2,000 mm) (Leuschner, 1998) i dobro podnosi i zasenčena mesta (Masarovicova and Stefanich, 1990).

Smrča (*Picea abies* (L.) Karsten) pripada porodici Pinaceae. Dostiže visinu od 30 do 40 m, nekad i do 60 m. Krošnja je piramidalna sa pršljenasto raspoređenim granama prvog reda, dok su grane drugog reda najčešće manje-više viseće. Kora stabla je mrko crvene do smeđe boje. Korenov sistem je površinski, iglice su spiralno raspoređene na granama, dugačke su 1 do 2.5 cm, na vrhu zašiljene. Muški cvetovi su crvenkasti a ženski imaju purpurnu boju. Zrele viseće šišarke su smeđe boje. Dobro podnosi zasenčenost (Gajić et al., 1992, Jovanović, 1992). Južno od 47° severne

geografske širine, nalazi se samo u planinama iznad 400-500 m, a na planinama Balkana i do 2200 m nadmorske visine (Vidaković, 1991).

Jela (*Abies alba* Mill.) pripada porodici Pinaceae. Dostiže visinu oko 40 metara, izuzetno i do 65 m, sa prečnikom stabla do 1,5 metra. Krošnja je konična do cilindrična, sa pršljenastim, horizontalno razvedenim granama. Kora stabla je beličastosiva, četine igličaste i pljosnate, na licu tamnozeleno, na naličju sa dve bele pruge stominih otvora (Gajić et al., 1992). Četine su na granama raščješljane u dva reda. Jela cveta krajem aprila, a plod joj je tamnosmeđa šišarka. Pokazuje lošu adaptabilnost na zagađen vazduh i razvija se na tlu bogatom humusom i dovoljne vlažnosti. Ne podnosi kasne prolećne mrazeve. U Srbiji se javlja na nadmorskim visinama od 300 mnv (Boranja) do preko 1650 mnv (Stara Planina), mada je njen uobičajeni optimalni areal od 1000 do 1500 mnv (Jovanović, 1992).

### 3.2. Lokaliteti istraživanja

Istraživanje je sprovedeno na sledećim lokalitetima:

- lokalitet 1: Vidlič (Park prirode Stara Planina)
- lokalitet 2: Kopaonik (Nacionalni Park Kopaonik)
- lokalitet 3: Tara (Nacionalni Park Tara)
- lokalitet 4: Fruška gora (Nacionalni park Fuška gora)

Vidlič je deo parka prirode Stara Planina i nalazi se pod zaštitom drugog stepena ("Službeni glasnik RS", br. 23/2009). Ostala tri lokaliteta istraživanja pripadaju planinskim staništima koja su zaštićena Zakonima o Nacionalnim parkovima ("Službeni glasnik RS", br.39/93 i 44/93) i nalaze se zoni prvog stepena zaštite.

Prema zakonu o nacionalnim parkovima "nacionalni park je područje koje po svojim ekološkim, biogeografskim i drugim karakteristikama predstavlja prirodnu celinu izuzetnog značaja sa ekosistemima i predelima posebne vrednosti u pogledu izvornosti i raznovrsnosti vegetacije, flore i faune i ako ima jednu ili više sledećih odlika: reprezentativne biološke, geomorfološke, geološke, hidrološke i druge pojave i procese kulturno-istorijske vrednosti sa reprezentativnim oblicima tih vrednosti nastalih u interakciji čoveka i njegovog prirodnog okruženja" (Zakon o nacionalnim parkovima, "Službeni glasnik RS", br.39/93 i 44/93).

“Park prirode je područje dobro očuvanih prirodnih vrednosti sa pretežno očuvanim prirodnim ekosistemima i živopisnim pejzažima, namenjeno očuvanju ukupne geološke, biološke i predeone raznovrsnosti, kao i zadovoljenju naučnih, obrazovnih, duhovnih, estetskih, kulturnih, turističkih, zdravstveno-rekreativnih potreba i ostalih delatnosti usklađenih sa tradicionalnim načinom života i načelima održivog razvoja” (Zakon o zaštiti prirode, „Službeni glasnik RS“ br. 36/2009, 88/2010“).

Za odabir lokaliteta istraživanja uzimani su u obzir parametri vodnog režima, svetlosti i temperature svakog pojedinačnog staništa. Od četiri merna područja, dva lokaliteta su odabrana na padinama planine (jedan u gornjoj zoni blizu grebena, a drugi u centralnoj zoni planinske kose), sa manjom rezervom dostupne vode. Druga dva lokaliteta su odabrana u donjem delu planinskih padina u blizini vodenih tokova, gde postoji dodatna zaliha dostupne vode koja se skuplja sa okolnih grebena i planinskih vrhova. Birane su matične, zrele šume, koje su za taj region karakteristične i autohtone. Na lokalitetima Vidlič, Kopaonik i Tara analizirane sastojine su bile raznodobne, a merenja su vršena na stablima čija je prosečna starost na Vidliču i na Kopaoniku bila 40-50 godina, dok na lokalitetu Tara 50-70 godina. Na istraživanom području Fruška gora analizirana stabla su bila 85 godina starosti. Na svakom lokalitetu analizirano je šest zdravih stabala.

### 3.2.1. Vidlič

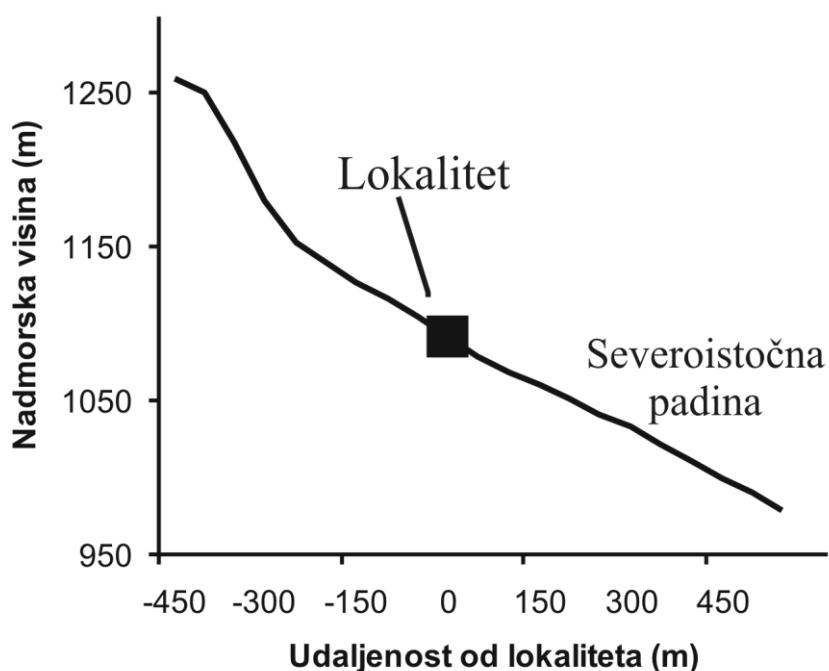
Lokalitet Vidlič je u drugom stepenu zaštite u okviru Parka Prirode Stara Planina.

Vidlič je lokalitet koji po nekim autorima predstavlja deo Stare planine, dok je po drugima posebna i specifična planina (Vidanović, 1960). Geološka svojstva Stare planine i Vidliča su različita: Vidlič je u geološkom profilu krečnjak, dok je Stara planina u geološkoj strukturi silikat. Takođe specifičnost Vidliča kao posebne planine ogleda se u hidrologiji, morfologiji i visini. To je niža planina u odnosu na Staru planinu sa najvišim vrhom (Basarski kamen) od 1377 mnv. Vidlič se nalazi u centralnom delu Balkanskog poluostrva, pruža se između gradova Pirota i Sofije u severoistočnom pravcu, s tim, da se najvećim delom nalazi u Srbiji, u jugoistočnom delu u blizini Stare planine (Stankov-Jovanović et al., 2011). Na Vidliču su prisutne

bukove šume, a takođe se mogu naći i šumske populacije smrče i jele. Ako se pretpostavi da je Vidlič deo masiva Stare planine, onda bi trebalo napomenuti da je Stara planina park prirode osnovan 1997. godine, i da ima dužinu oko 600 km a širinu od 30 do 50 km, sa najvišim vrhom u Srbiji, Midžor od 2169 mnv. Površina parka prirode zauzima 140000 ha. Karakteristične su bukove šume i mešavine bukovih i jelovih šuma, koje se prostiru od 1100 do 1500 mnv, a prisutne su i šume smrče i mešane šume smrče i jele na nadmorskoj visini između 1500 i 1800 m.

Ispitivane šumske populacije lokaliteta Vidlič nalazile su se na padini planine na 1097 mnv. Na ovom lokalitetu prisutne su izdanačke šume bukve *Fagenion moesice montanum*.

Krečnjački teren imao je severnu-severoistočnu ekspoziciju pod nagibom od 6-15% (Pilipović et al. 2011, 2012) (Slika 3.1.). Na ispitivanom lokalitetu određeni su fiziološki parametri šumskih populacija bukve, smrče i jele (Slika 3.2.).



Slika 3.1.: Položaj ispitivanog lokaliteta Vidliča na zaštićenom planinskom području (■ pozicija lokaliteta na planini u odnosu na stranu sveta i nagib planine)



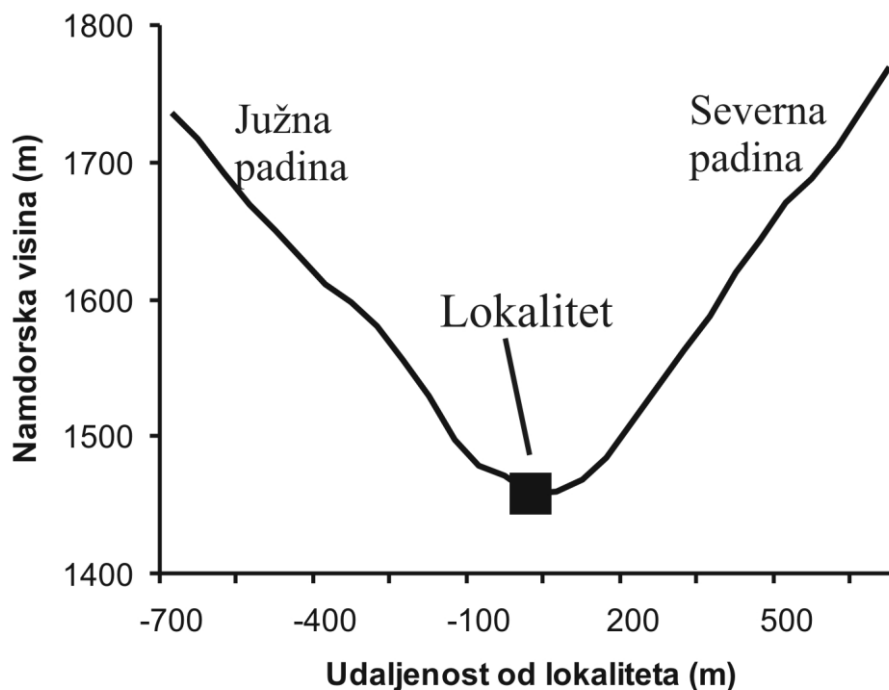
Slika 3.2.: Šumske populacije bukve na lokalitetu Vidlič

### 3.2.2. Kopaonik

Nacionalni park Kopaonik, koji je osnovan 1981. godine, nalazi se u centralnoj Srbiji i obuhvata površinu od oko 12000 ha. Ime je dobio po razvijenom rudarstvu, koje je na ovoj lokaciji bilo dominantno razvijeno od srednjeg veka. Kopaonik je najveći planinski masiv u Srbiji, ima širinu na nekim mestima do 40 km, a dužinu oko 82 km (Lakušić, 1993). Pravac pružanja ovog masiva je od severozapada ka jugoistoku. Najviši vrh Kopaonika sa 2017 metara nadmorske visine je Pančićev vrh.

U geološkom smislu planina je složene građe, na njoj su zastupljena sva tri tipa stena: sedimenti, magmatiti i metamorfiti (Lakušić, 1993). Klima ove planine varira od primorske do kontinentalne, sa puno sunčanih dana. Hidrološke karakteristike su određene većim brojem površinskih tokova.

Ispitivane šumske populacije bukve i smrče na lokalitetu Kopaonik nalazile su se u dolini potoka između visokih planinskih grebena koji se izdižu preko 1800 mnv. Merna tačka imala je severoistočnu ekspoziciju na 1447 mnv pod nagibom od 6-15% (Slika 3.3.).



Slika 3.3.: Položaj ispitivanog lokaliteta Kopaonik na zaštićenom planinskom području (■ pozicija lokaliteta na planini u odnosu na stranu sveta i nagib planine)

Flora je raznovrsna i bogata, sa 825 biljnih vrsta, a vegetacijske zajednice čine vrbovo-topolovo-javorove šume (*Salix sp.*-*Populus sp.*-*Acer sp.*), preko šuma crnog bora (*Pinus nigra*), hrastova cera (*Quercus cerris*) i hrastova sladuna (*Quercus frainetto*), hrastova kitnjaka (*Quercus petraea*) i graba (*Carpinus sp.*), hrastova medunca (*Quercus pubescens*) i jasena (*Fraxinus sp.*) do šuma bukve (*Fagus sylvatica*). Šume bukve i jele (*Abies alba*) prostiru se od 1100 mnv do 1600 mnv, dok su šume smrče dominantne u predelima od 1550 mnv do 1750 mnv. Iznad ove visine nalazi se žbunasta vegetacija kleke (*Juniperus communis*) i borovnice (*Vaccinium sp.*) ([www.npkopaonik.com](http://www.npkopaonik.com)). Na slici (Sl. 3.4.) vide se ispitivane šumske populacije.

Na ispitivanom lokalitetu (lokalitet Metođe) prisutan je tip šume smrče sa bekicom (*Picetum-excelsea serbicum luzuletosom*).



Slika 3.4.: Šumska populacija smrče na lokalitetu Kopaonik

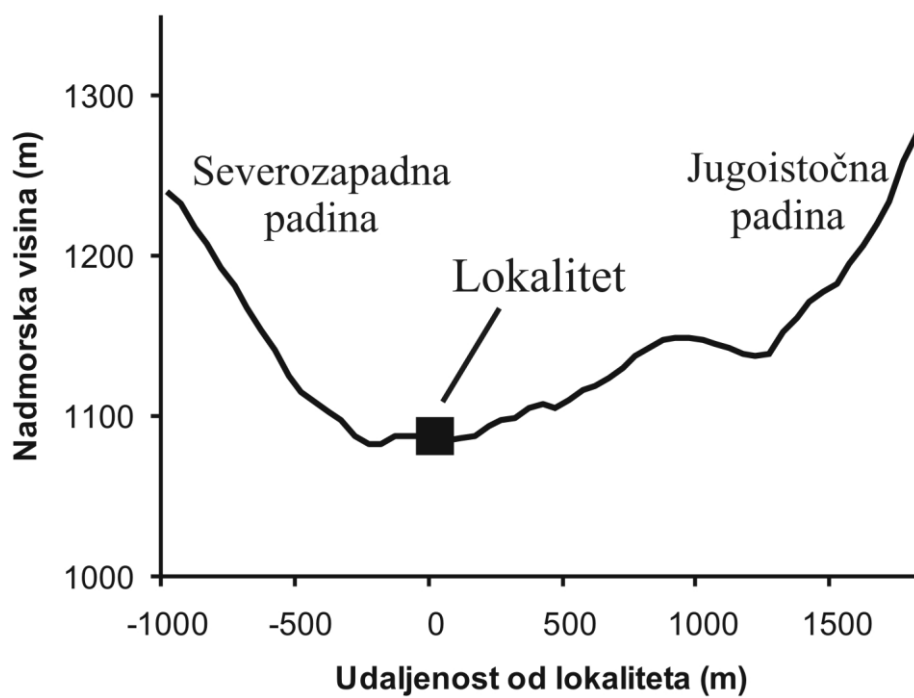
### 3.2.3. Tara

Nacionalni park Tara nalazi se u zapadnoj Srbiji, osnovan je 1981. godine. Dužina planine Tara je 50 km, a širina oko 20 km, sa najvišim vrhom Kozji rid na 1591 mnv. Teritorija Nacionalnog parka zauzima više od 19000 hektara. Klima je planinska sa svežim letom i hladnim zimama sa dosta snega (Medarović, 2005). Najobilnije kiše su u proleće, najsuvlji meseci su jul i avgust, a jesen je sunčana i topla. Vegetaciju nacionalnog parka možemo podeliti na šumsku i livadsku. Šumsku vegetaciju čine lišćarske, lišćarsko-četinarske i četinarske fitocenoze (Gajić et al., 1992). Najveći deo Nacionalnog parka su šumski ekosistemi sa mešovitim sastojinama bukve, jele i smrče, a prisutni su i drugi četinari kao što je bor (*Pinus sp.*) i tisa (*Taxus sp.*) i listopande vrste, brest (*Ulmus sp.*), jasen (*Fraxinus sp.*) i javor (*Acer sp.*) (Gajić, 1988).

Najatraktivnije drvo parka je Pančićeve omorika (*Picea omorika*) koja je karakteristična za ovo područje i ujedno je i simbol Tare. Pored Paničićeve omorike u Nacionalnom parku Tara parku se nalaze populacije tise (*Taxus baccata*), jeremčaka (*Daphne blagayana*), božikovine (*Ruscus hypoglossum*), mečije leske (*Corylus colurna*), božura (*Paeonia officinalis*), itd. (<http://www.tara-planina.com/tara.html>).

Na ispitivanom lokalitetu (lokalitet Mitrovac) prisutne su tri šume: planinske šume smrče, jele i bukve (*Piceto-Abieto-Fagetum typicum*). Ispitivane šumske populacije na lokalitetu Tara bile su locirane u dolini između planina na gotovo ravnoj površini, na nadmorskoj visini od 1077 m i pod nagibom od 6% (Slika 3.5.).

Na ovoj mernoj tački su određeni fiziološki parametri ispitivanih jediniki bukve, smrče i jele (Slika 3.6.).



Slika 3.5.: Položaj ispitivanog lokaliteta Tare na zaštićenom planinskom području  
(■ pozicija lokaliteta na planini u odnosu na stranu sveta i nagib planine)



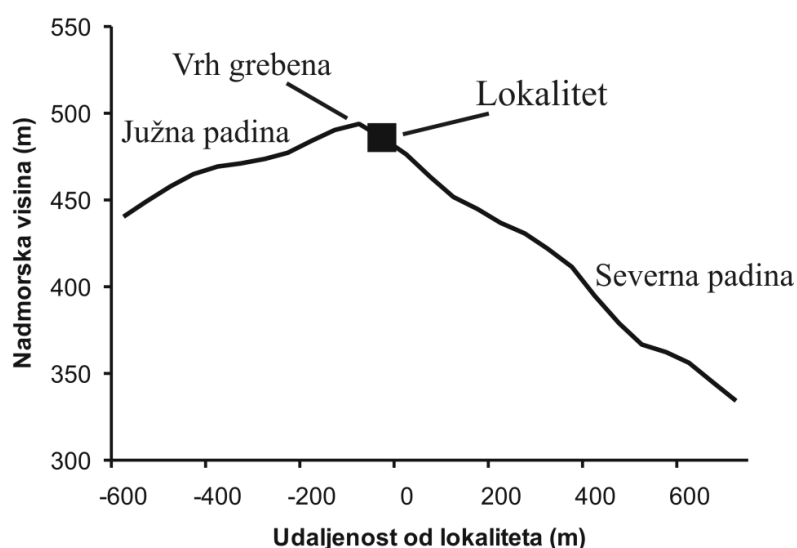
Slika 3.6.: Šumska populacija jele na lokalitetu Tara



### 3.2.4. Fruška gora

Fruška gora se nalazi u Panonskoj niziji, a 1960. godine, ova planina je proglašena nacionalnim parkom. Zahvata površinu od približno 25000 ha, sa najvišim vrhom Crveni čot sa 538 mnv (Lazić et al., 2008). Ova planina ima izuzetno raznovrstan i bogat floristički i faunistički sastav. Na padinama planine nalaze se plodno zemljište i vinogradi, a iznad 300 metara nadmorske visine prisutne su listopadne šume koje mogu da budu čiste šume, kao što su šume bukve (*Fagus sylvatica*), šume hrasta kitnjaka (*Quercus petraea*), šume lipe (*Tilia sp.*) i šume graba (*Carpinus sp.*), ili mešovite kao što su šume lipe i bukve, hrasta kitnjaka i graba (Lazić et al., 2008)

Ispitivana populacija bukve na lokalitetu Fruške gore nalazila se pri vrhu planinskog grebena (490 mnv) na kiselom i smeđem zemljištu, na lokalitetu koji ima jugoistočnu ekspoziciju pod nagibom od 16-20% (Pilipović et al., 2011, 2012) (Slika 3.7.). Ispitivano područje na Fruškoj gori je lokalitet Popovica-Majdan-Zmajevac, sa izdanačkom šumom kitnjaka (*Quercetum montanum typicum*) sa primesom bukve. Dominantni greben Fruške gore u blizini ispitivnog lokaliteta ima istočno-zapadnu orijentaciju, i dugačak je 25 km, a nadmorska visina tog regiona kreće se od 400 do 538 m.



Slika 3.7.: Položaj ispitivanog lokaliteta Fruške gore na zaštićenom planinskom području (■ pozicija lokaliteta na planini u odnosu na stranu sveta i nagib planine)

U 2013. godini merenje je bilo prošireno na šumske populacije bukve koje su se nalazile na različitim nadmorskim visinama: na vrhu planine (gornja tačka), na padini (srednja tačka) i u dolini planine (donja tačka) da bi se pratio uticaj lokacije na padini planina na fiziološke procese ispitivanih biljaka.

Izgled ispitivane šumske populacije vidi se na Slici 3.8.



Slika 3.8.: Šumska populacija bukve na Fruškoj gori u avgustu 2013. godine

### 3.3. Istraživanja u 2011. godini

U 2011. godini eksperimentalna istraživanja su vršena tri puta u toku vegetacione sezone na svakom lokalitetu. Merenja ispitivanih parametara vršena su u populacijama bukve na lokalitetima Vidlič, Kopaonik i Fruška gora, u populacijama smrče na ispitivanim područjima Kopaonik i Tara, i u populaciji jela na lokalitetu Tara. Datumi merenja su dati u tabeli (Tabela 3.1.).

Tabela 3.1.: Datumi uzimanja uzoraka i merenja fizioloških parametara u 2011. godini

Lokaliteti	Ispitivane vrste	1.merenje	2.merenje	3.merenje
Vidlič	bukva	28.06.2011	01.08.2011	13.09.2011
Kopaonik	bukva, smrča	29.06.2011	02.08.2011	14.09.2011
Tara	smrča, jela	30.06.2011	03.08.2011	15.09.2011
Fruška gora	bukva	08.07.2011	12.08.2011.	28.09.2011

### 3.4. Istraživanja u 2012. godini

Prikupljanje eksperimentalnih podataka u 2012. godini vršeno je na stablima bukve na lokalitetima Vidlič, Kopaonik i Fruška gora, na stablima smrče na lokalitetu Kopaonik i Tara, kao i na stablima jele na lokalitetu Tara. Na ispitivanim područjima Vidlič, Kopaonik i Tara merenja fizioloških parametara vršena su četiri puta u toku vegetacione sezone, dok je na lokalitetu Fruška gora eksperimentalno prikupljanje podataka vršeno tri puta (Tabela 3.2).

Tabela 3.2: Datumi uzimanja uzoraka i merenja fizioloških parametara u 2012. godini

Lokaliteti	Vrste	1.merenje	2.merenje	3.merenje	4.merenje
Vidlič	bukva	12.06.2012	10.07.2012	08.08.2012	12.09.2012
Kopaonik	bukva, smrča	13.06.2012	11.07.2012	09.08.2012	13.09.2012
Tara	smrča, jela	14.06.2012	12.07.2012	10.08.2012	14.09.2012
Fruška gora	bukva	–	18.07.2012	12.08.2012	27.09.2012

Tokom vegetacione sezone 2012 na lokalitetu Fruška gora merenja su vršena u toku celog dana od 7 do 20 časova kako bi se utvrdila cirkadijalna dinamika fotosintetičke aktivnosti i njena veza sa parametrima staništa. Fiziološki parametri: intenzitet fotosinteze (A), intenzitet transpiracije (E), provodljivost stoma (gs) i intercelularna koncentracija CO<sub>2</sub> (Ci) su bili praćeni. Prilikom upoređivanja eksperimentalnih podataka dobijenih za lokalitet Fruška gora i ostalih ispitivanih lokaliteta (Vidlič, Kopaonik, Tara), korišćeni su podaci dobijeni u kasnijim prepodnevim satima, pošto su merenja na ostalim lokalitetima urađena u tom periodu dana.

### 3.5. Istraživanja u 2013. godini

Tokom vegetacione sezone u 2013. godini istraživanja su vršena četiri puta u toku godine na ispitivanim područjima lokaliteta Vidlič, Kopaonik, Tara i Fruška gora. U ovoj istraživačkoj godini eksperiment proširen na nove vrste, tako da su na lokalitetu Vidlič ispitivane šumske populacije bukve, smrče i jele. Na lokalitetu Kopaonik mereni su fiziološki parametri listova bukve i smrče, na lokalitetu Tara istraživanje je vršeno

na uzorcima listova bukve, smrče i jele. Na lokalitetu Fruška gora mereni su fiziološki parametri bukve. Datumi merenja dati su u tabeli (Tabela 3.3).

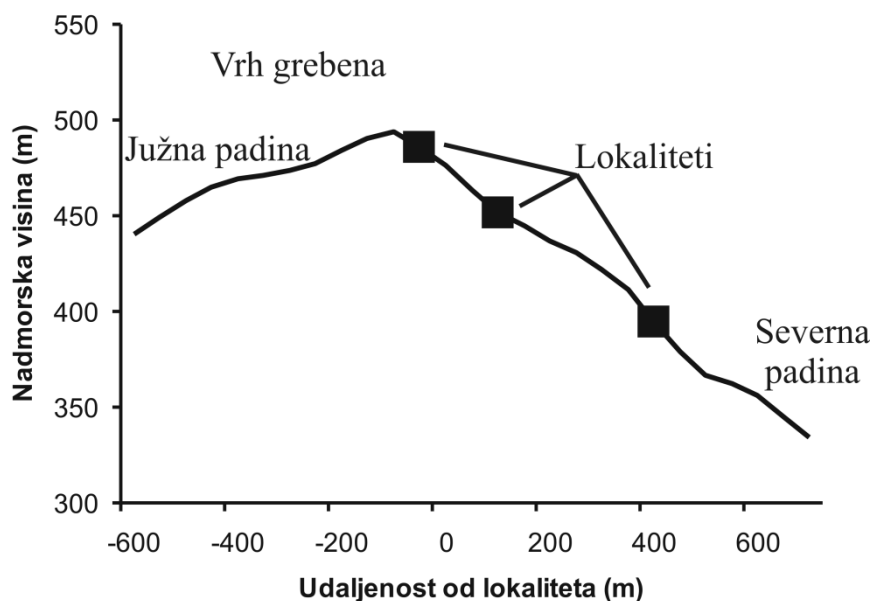
Tabela 3.3: Datumi uzimanja uzoraka i merenja fizioloških parametara u 2013. godini

	Vrste	1.merenje	2.merenje	3.merenje	4.merenje
Vidlič	bukva, smrča*, jela*	18.06.2013	09.07.2013	06.08.2013	09.09.2013
Kopaonik	bukva, smrča	19.06.2013	10.07.2013	07.08.2013	10.09.2013
Tara	Bukva*, smrča, jela	20.06.2013	11.07.2013	08.08.2013	11.09.2013
Fruška gora	bukva	24. 05. 2013	13.07.2013	15.08.2013	28.09.2013

\* ispitivane šumske populacije biljaka, koji su uključeni u istraživanje od jula 2013 (tj. od drugog merenja)

### 3.5.1. Istraživanje na lokalitetu Fruška gora u 2013. godini

Na lokalitetu Fruška gora tokom vegetacione sezone 2013. godine vršena su celodnevna merenja fizioloških parametara u julu i avgustu na populacijama bukve koje su bile na različitim nadmorskim visinama. Eksperimentalna stabla bukve su bila na vrhu (490 mnv –gornja tačka), na padini (452 mnv–srednja tačka) i u dolini planine (395 mnv–donja tačka) (Slika 3.9.). Na taj način dobijeni su podaci koji statistički značajno upućuju na zavisnost dnevne dinamike fotosinteze i ekoloških faktora koji su u korelaciji sa nadmorskom visinom i promenjenim uslovima vodnog režima. Za upoređivanje rezultata koji se odnose na lokalitet korišćeni su podaci dobijeni između 9 i 10 sati pre podne.



Slika 3.9.: Prikaz mernih tačka na lokalitetu Fruška gora u 2013. godini

### 3.6. Metode rada

#### 3.6.1. Istraživanje fizioloških parametara

U cilju utvrđivanja uticaja biotičkih i abiotičkih činilaca na fiziološke procese biljaka bukve, smrče i jele, određivani su sledeći parametri:

- intenzitet fotosinteze (A) izražen u  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
- intenzitet transpiracije (E) izražen u  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
- provodljivost stoma (gs) izražena u  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
- intercelularna koncentracija  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) izražena u  $\mu\text{mol}^{-1}$
- temperatura listova (Tl) izražena u  $^{\circ}\text{C}$
- efikasnost iskorišćavanja vode (WUE) izražena u  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$
- koncentracija fotosintetičkih pigmenata (u  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  suve mase)
- sadržaj makroelemenata
- azot (N), izraženo u %
- fosfor (P), izraženo u %
- kalijum (K), izraženo u %
- kalcijum (Ca), izraženo u %

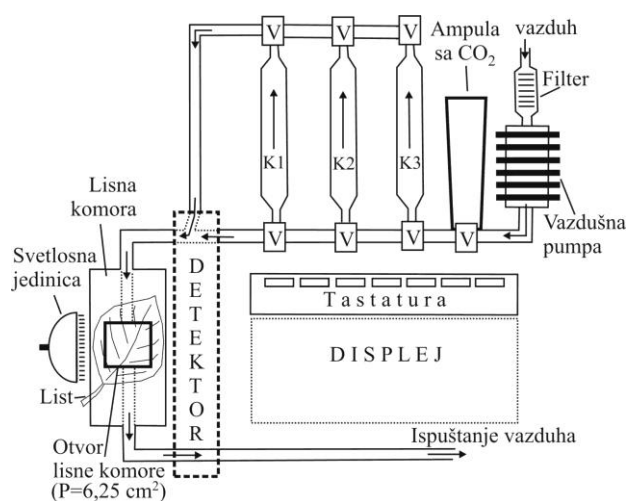
Ispitivani makronutrienti su od posebnog interesa za proces fotosinteze i bioprodukcije ispitivanih vrsta.

### 3.6.2. *Određivanje intenziteta fotosinteze (A), intenziteta transpiracije (E), provodljivosti stoma (gs), intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub> (Ci) i temperature listova (Tl)*

Intenzitet fotosinteze, intenzitet transpiracije, provodljivost stoma, intercelularna CO<sub>2</sub> koncentracija i temperatura lista su određeni pomoću LC pro+ Portable Photosynthesis System-a, proizvođača ADC BioScientific Ltd (Slika 3.10.).

Merenje obima razmene gasova listova odabranih biljaka vršeno je na intaktnim listovima koji su se nalazili na donjim granama stabala u visini od 1-1.5 metra od površine zemlje. Kroz ulazni vod, radom pumpe, u komoru sa uzorkom (list, ili ceo nadzemni deo biljke) uvlači se atmosferski vazduh, koji prvo prolazi kroz mehanički filter, gde se zadržavaju sitne čestice (prašina) koje bi mogle da oštete aparat. Digitalnom kontrolom ventila, vazduh se po potrebi usmerava u kolone u kojima se nalaze određene supstance koje mogu da promene koncentraciju CO<sub>2</sub> i vodene pare u vazduhu koji se uvlači iz atmosfere. Kolona 1 sadrži granule hidroksida Ca, K i Na koje adsorbuju i vezuju CO<sub>2</sub>, smanjujući njegovu koncentraciju u vazduhu koji se dalje šalje u lisnu komoru, čime se vrši kalibracija aparata na nultu vrednost koncentracije CO<sub>2</sub>. U koloni 2, nalaze se tzv. „drierit“, granule bezvodnog kalcijum-sulfata (CaSO<sub>4</sub>) koji vezuje vodenu paru, smanjujući njenu količinu u vazduhu. Sa CaSO<sub>4</sub> izmešatne su male količine kobalt-hlorida (CoCl<sub>2</sub>) kao indikatora, koji menja boju iz plave u bezbojnu kada se supstanca u koloni zasiti vodom, čime gubi dalju sposobnost sušenja vazduha. Drierit se tada reaktivira, sušenjem 1h na temperaturi 210°C u tankom sloju. Koncentracija vlažnosti vazduha nije regulisana tokom merenja u ovom radu, ali je povremeno redukovana kako bi se smanjio rizik od kondenzacije vodene pare na detektoru CO<sub>2</sub>. Treća kolona sadrži gvožđe-sulfat sa sedam molekula vode (FeSO<sub>4</sub> · 7 H<sub>2</sub>O), koji lako oslobađa vezanu vodu, čime može da poveća koncentraciju vodene pare u vazduhu koji ulazi u lisnu komoru, ali ova kolona nije upotrebljavana. Željene koncentracije vodene pare i CO<sub>2</sub> regulišu se digitalnom kontrolom ventila. Vazduh sa podešenim koncentracijama CO<sub>2</sub> i vodene pare ulazi u detektor gde se određuju koncentracije CO<sub>2</sub> (infracrvenim senzorom) i vodene pare (higroskopnim senzorom) (Pajević et al., 2014).

Prilikom merenja fotosintetička aktivna radijacija (FAR) je bila podešena na  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  fotona pomoću LCpro+ light unit. Protok vazduha iz okoline u lisnu komoru bio je na konstantnom nivou  $100 \mu\text{mol s}^{-1}$ . Vrednosti temperature, vlažnosti i koncentracije  $\text{CO}_2$  bili su na ambijentalnom nivou spoljašnje sredine na staništu. Merenja su urađena na uzorcima šest različitih stabala drvenastih biljnih vrsta u tri nezavisna ponavljanja za svaku biljnu vrstu (Slika 3.11.).



Slika 3.10.: Šema uređaja za merenje intenziteta fotosinteze i transpiracije (LC pro+ Portable) (Pajević et al., 2014)



Slika 3.11.: Određivanje fizioloških parametara pomoću LC pro+ aparata na listovima biljaka smrče (A) i bukve (B)

### 3.6.3. Određivanje efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE)

Efikasnost iskorišćavanja vode (WUE) predstavlja odnos intenziteta fotosinteze ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) i intenziteta transpiracije ( $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ):

$$\text{WUE} = A/E$$

WUE je izuzetno indikativan parametar za proučavanje fizioloških adaptivnih mehanizama biljaka koje opstaju u uslovima suše kako bi se saznalo više o fiziologiji i adaptacijama tih biljaka (Tuba and Csintalan, 2002).

### 3.6.4. Određivanje koncentracije fotosintetičkih pigmenata u listovima ispitivanih biljaka

Koncentracija fotosintetičkih pigmenata hlorofila a, hlorofila b i ukupnih karotenoida određena je spektrofotometrijski iz svežih listova u laboratoriji za fiziologiju biljaka Departmana za biologiju i ekologiju po metodi Lichtenthaler and Wellburn (1983). Svojtvo fotosintetičkih pigmenata da apsorbuju svetlost daje mogućnost da se za njihovu kvalitativno i kvantitativno određivanje može primeniti spektrofotometrijski metod, koji spada u grupu optičkih metoda analize. Spektrofotometar ima izvor elektromagnetnog zračenja. Elektromagnetno zračenje prolazi kroz sistem sočiva, ogledala i defraktora tako da do referentne kivete i kivete sa uzorkom dolazi određeni uski deo spektra. Monohromatska svetlost prolazi kroz kivetu sa uzorkom i zavisno od stepena apsorpcije smanjuje joj se intenzitet. Izlazni snop svetlosti pada na fotoćeliju, konvertuje se u električni signal, proporcionalno pojačava i registruje se kao apsorpcija. Apsorpcija se izražava kao apsolutni broj, a definiše se na osnovu promene intenziteta zračenja nakon prolaska kroz kivetu sa uzorkom. Na osnovu Lambert-Beer-ovog zakona izračunava se koncentracija ispitivane supstance (Pajević et al., 2014).

Koncentracija pigmenata bila je izračunata na osnovu 9 replikacija i izražena je u  $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$  suve materije iz uzoraka listova koji su uzeti sa donjih grana stabla u visini od 1-1.5 metra.



### 3.6.5. *Određivanje koncentracija makroelemenata u listovima ispitivanih biljaka*

Zbog značaja u metabolizmu biljaka, a naročito za fotosintezu i vodni režim u radu su ispitivane koncentracije N, P, K i Ca u listovima.

Koncentracije ispitivane P, K i Ca određene su iz matičnog rastvora nakon sagorevanja organske supstance “suvim putem” (Arsenijević-Maksimović and Pajević, 2002). Biljni materijal je osušen i samleven, a sagorevanje organske materije je bilo vršeno na 450 °C.

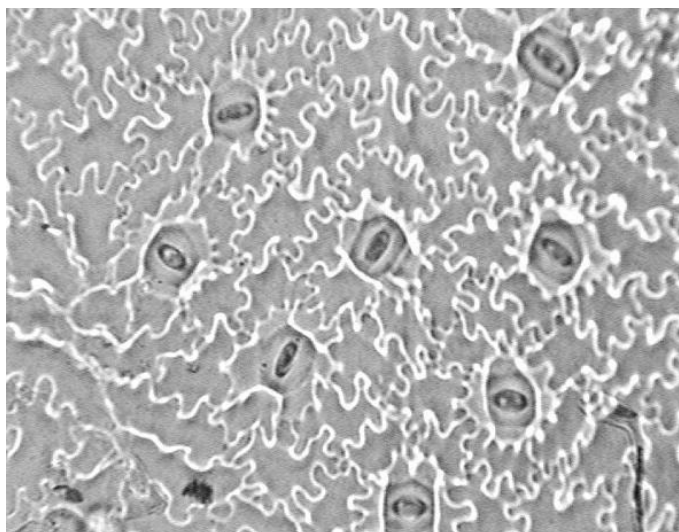
Za određivanje sadržaja ukupnog N primenjena je standardizovana Kjeldahl metoda (Kjeldahl, 1983), što podrazumeva razaranje organske materije “mokrim putem” u koncentrovanoj sumpornoj kiselini, destilaciju nastalog amonijaka i njegovo uvođenje u bornu kiselinu. Vezani azot (u amonijačnom obliku) određivan je retitracijom sa hlorovodoničnom kiselinom. Uzorak biljnog materijala u kome se određuje sadržaj azota bio je vazdušno suv i samleven (Pajević et al., 2014).

Sadržaj fosfora određen je spektrofotometrijski primenom amonijumvanadat-molibdat metode (Gericke and Kurmies, 1952). Metoda za određivanje sadržaja fosfora zasniva se na sposobnosti ortofosforne kiseline da sa reakcijom sa amonijum-molibdatom i amonijum vanadatom, u prisustvu azotne kiseline, stvara heterokiselinski kompleks žute boje. Koncentracija fosfora u uzorku je u korelaciji sa količinom nastalog kiselinskog kompleksa, odnosno sa intenzitetom obojenosti rastvora i posledično sa njegovom apsorbancom u plavom delu spektra (Pajević et al., 2014).

Koncentracija K određena je direktno iz matičnog rastvora metodom plamenofotometrije, pri čemu su napravljeni standardni rastvori i konstruisana je standardna kriva. Koncentracija Ca određena je direktno iz matičnog rastvora metodom plamenofotometrije. Prethodno izvršeno je taloženje fosfora, aluminijuma i gvožđa urotopinom, i na osnovu napravljenih standardnih rastvora konstruisana je standardna kriva.

### 3.6.6. Morfo-anatomska istraživanja

Broj i dimenzije stoma (dužina i širina) abaksijalnog epidermisa određivani su na otiscima epidermisa listova bukve na Fruškoj gori (na ostalim ispitivanim lokalitetima ovaj morfološki parametar nije bio ispitivan) (Slika 3.12). Otisci su uzeti sa srednjeg dela liske po Wolf (1954) metodi. Površina sa koje je uzet otisak zauzimala je 30% lista. Na svakom uzorku je određen broj stoma na uvećanju od 40X, na površini vidnog polja od 0,086 mm<sup>2</sup>. Rezultati predstavljaju prosečne vrednosti broja i veličine stoma sa pet slučajno izabranih vidnih polja. Broj stoma preračunat je na jedinicu površine lista po mm<sup>2</sup>.



Slika 3.12: Mikroskopski snimak otiska stoma sa naličja listova bukve (uvećanje 40x)

### 3.6.7. Analiza uslova spoljašnje sredine

U toku vegetacione sezone za svaku godinu istraživanja praćeni su parametri spoljašnje sredine:

- momentalna vlažnost zemljišta na staništu izražena u masenim procentima (%)
- temperatura vazduha (T) izraženo u °C
- količina atmosferskih padavina izražen u mm.

Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) određena je direktnim gravimetrijskim metodom (Dobriyal et al., 2012; Romano, 2014). Uzimano je zemljište sa dubine od

30 cm u neposrednoj blizini ispitivanih biljaka i merena mu je masa u gramima, mobilnom tehničkom vagom na lokalitetu uzorkovanja. Zatim je zemljište u laboratoriji zagrevano na 105°C do konstantne mase. Vlažnost zemljišta dobijena je kao odnos mase vode u zemljištu ( $m_{\text{vode}}$ ) i mase suvog zemljišta ( $m_{\text{zemljišta}}$ ) i izražena je u procentima (%), po sledećoj formuli:

$$MVZ = m_{\text{vode}} \cdot 100 / m_{\text{zemljišta}}$$

Podaci o atmosferskim padavinama i temperaturama za istraživački period su dobijeni od Republičkog Hidrometeorološkog Zavoda Srbije (RHZS), iz stanica koje su se nalazile najbliže ispitivanim lokalitetima:

– za mernu tačku na lokalitetu Vidlič podaci su dobijeni iz dve meteorološke stanice: Dimitrovgrad (450 mnv) i Pirot (370 mnv)

– na ispitivanom lokalitetu Kopaonik, podaci su dobijeni sa meteorološke stanice Kopaonik na 1711 mnv

– na lokalitetu Tara, podaci su dobijeni su iz dve stanice: Bajina Bašta (270 mnv) i Zlatibor (1028 mnv)

–na lokalitetu Fruška gora, podaci su dobijeni iz stanice na Rimskim šančevima (86 mnv)

Za analizu i određivanje dejstva temperature na fiziološke procese biljaka izračunati su četvoredeljni proseci temperatura koji su izračunati za četvoredeljni period pre merenja. Prilikom određivanja dejstva padavina na ispitivane biljne vrste, korišćeni su osmonedeljni proseci padavina, koji su izračunati za osmonedeljni period pre merenja.

Pošto se nadmorska visina meteoroloških stanica razlikovala od nadmorske visine ispitivanih šumskih zajednica i merene temperature registrovane u mernim stanicama razlikovale su se od onih koje su realne za merne tačke. Stoga je rađena korekcija vrednosti temperatura primenom metode visinskih gradijenata klimatskih elemenata. Korišćeni su već izračunati visinski gradijenti dobijeni obradom podataka sa dve klimatološke stanice, Kragujevac na 185 metara nadmorske visine i Rudnik na 700 m metara nadmorske visine, za period 1961-2000 (Krstić et al., 2013). Na osnovu ovih podataka vršena je posebna korekcija temperatura dobijenih iz RHZS u mesecima kada je vršeno merenje tokom vegetacione sezone (jun, jul, avgust i

septembar). Tako su se visine po nadmorskim visinama u junu i julu mesecu menjale za 0,5 °C na svakih 100 mnv, u avgustu za 0,4 °C, a u septembru 0,36 °C.

### **3.7. Statistička obrada podataka**

Dobijeni podaci obrađeni su statistički pomoću programa Microsoft Excel, Mstac i StatSoft 7.0. Statistička obrada vršena je metodom analize varijanse (ANOVA). Upoređivanje fizioloških parametara vršena je dvofaktorijalnom analizom, a poređenje srednjih vrednosti ispitivanih parametara (lokalitet, mesec) izvršeno je putem Dankanovog testa (Duncan's multiple range test), za nivo značajnosti  $p < 0.05$ . Rezultati su prikazani tabelarno i grafički. U opisu svake tabele, odnosno grafika, za svaki analizirani parametar data je najmanja zajednička razlika (NZR). Vrednosti su prikazane kao aritmetičke sredine. Vrednosti statistički nisu značajno varirale ako su nalazile u istoj koloni, a označene su istom oznakom. Najveća vrednost označena je slovom „a“, zatim vrednosti opadaju po abecednom nizu. Faktori linearnih korelacija su određeni između različitih parametara korišćenjem srednjih vrednosti u StatSoft 7.0 programu.

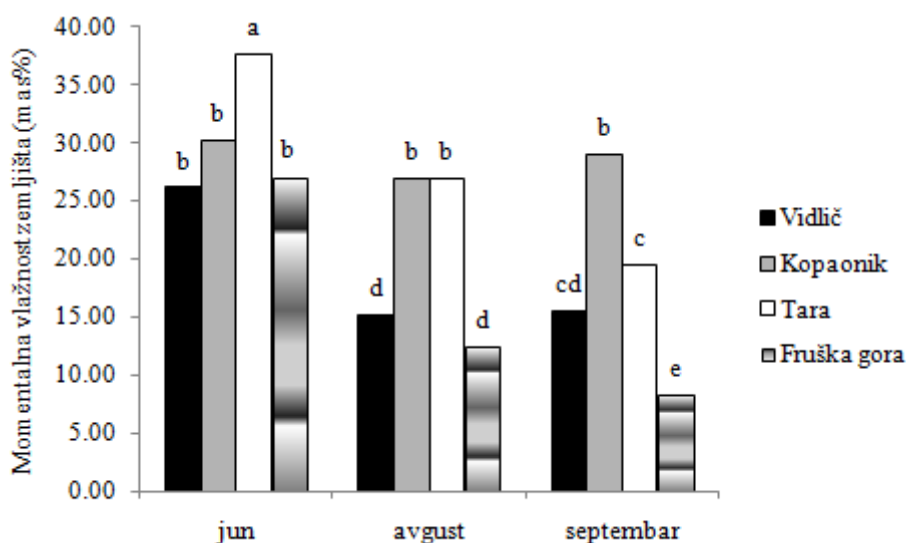
## 4. EKOLOŠKI ČINIOCI

Ekološki činioci, koji su delovali na ispitivanim područjima u toku trogodišnjih istraživanja, biće predstavljeni nezavisno po godinama, a potom će biti naveden njihov uporedni pregled i korelacije.

### 4.1. Istraživanje u 2011. godini

#### *4.1.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) tokom vegetacionog perioda 2011. godine*

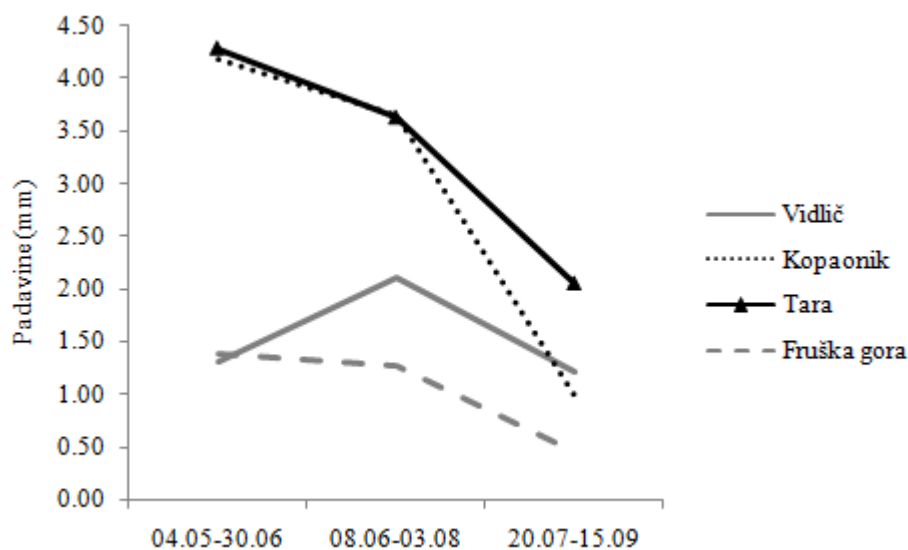
Najveće prosečne vrednosti momentalne vlažnosti zemljišta (u daljem tekstu MVZ), za sve ispitivane lokalitete, registrovane su na početku mernog perioda, u junu (30,25%). Odmicanjem vegetacionog perioda MVZ se smanjivala na svim lokalitetima, sem na Kopaoniku gde nisu utvrđene značajne promene ovog parametra od juna do septembra (Sl. 4.1.). Prosečna MVZ za sve lokalitete je u avgustu bila 20,33%. U poslednjoj etapi merenja (septembar) došlo je do smanjenja ili stagnacije MVZ, pri čemu su utvrđene prosečne vrednosti svih lokaliteta bile 18,04%. Na lokalitetu Kopaonik u toku celog mernog perioda vlažnost zemljišta je bila relativno visoka i stabilna (28,67%), što je delom posledica položaja ovog lokaliteta u blizini potoka. Najniže izmerene vrednosti MVZ utvrđene su na kraju merne sezone (septembar) na lokalitetima Fruška gora – greben planine (8,26%), kao i na lokalitetu Vidlič - padina planine (18,92%).



Slika 4.1.: Momentalna vlažnost zemljišta na ispitivanim lokalitetima tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 4,002)

#### 4.1.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja 2011. godine

Nakon početne analize količine atmosferskih padavina, utvrđeno je da najveću korelaciju sa promenama ostalih merenih parametara imaju osmonedeljne prosečne količine padavina, izražene kao prosek padavina po jednom danu tokom osam nedelja (Sl. 4.2.). Najveće prosečne vrednosti osmonedeljnih padavina utvrđene su na početku perioda merenja, u junu (2,79 mm). Smanjenje prosečnih vrednosti padavina nije bilo toliko izraženo za osmonedeljni period pre avgustovskog merenja (2,67 mm), dok je oskudica padavina bila uočljiva pre septembarskog merenja (1,18 mm). Najmanje količine prosečnih osmonedeljnih padavina konstatovane su na ispitivanim lokalitetima Fruška gora (1,04 mm) i Vidlič (1,55 mm) u toku vegetacijske sezone. Na lokalitetu Kopaonik i Tara, pored toga što su proseci osmonedeljnih padavina bili nešto viši nego na lokalitetu Fruška gora i Vidlič, ispitivane populacije nalazile su se u dolini, okružene planinskim grebenima i vrhovima, gde zbog dodatnog slivanja i ceđenja vode sa okolnih brda, a takođe i zbog blizine potoka, dejstvo oskudice atmosferskih padavina nije bilo toliko izraženo kao na Vidliču i Fruškoj gori.



Slika 4.2.: Prosečne dnevne padavine u osmonedeljnom periodu pre merenja na ispitivanim lokalitetima 2011. godine

(\*na Fruškoj gori periodi, za koje su izračunati proseci, bili su sledeći: 14.05-08.07; 18.06-12.08; 04.08-28.09)

#### 4.1.3. Temperatura vazduha tokom vegetacionog perioda 2011. godine

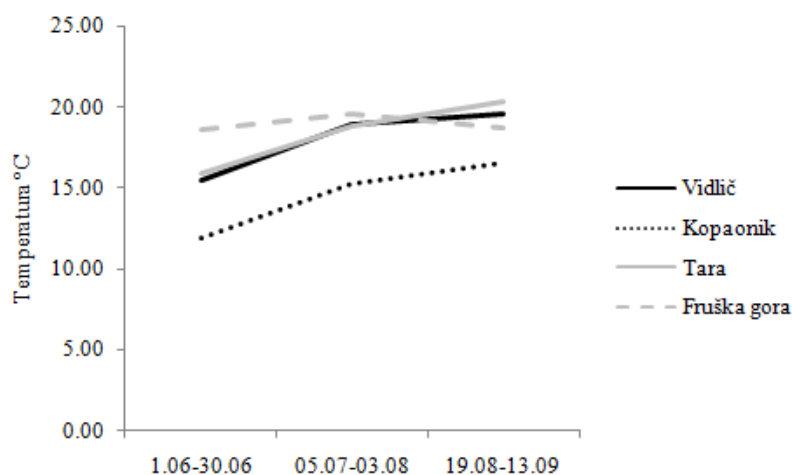
Za analizu dejstva temperature (T) na fiziološke procese biljaka korišćene su temperature vazduha tokom samog merenja, određene pomoću LCpro+ uređaja za merenje intenziteta fotosinteze i transpiracije (Tab. 4.1). U junu mesecu, merenja na Kopaoniku vršena su u uslovima potpune oblačnosti, povremeno praćene padavinama, što je uslovalo značajno povećanu vlažnost vazduha, te smanjenu temperaturu i intenzitet svetlosti. Na osnovu srednjih dnevnih atmosferskih temperatura koje su registrovane na mernim stanicama RHZS, izračunati su četvornedeljni temperaturni proseci za period pre svakog merenja (Sl. 4.3.). Utvrđeno je da su se proseci četvornedeljnih temperatura vazduha povećavali na ispitivanim lokalitetima od juna (15,46°C) do septembra (18,78°C). Najveće prosečne temperature merene su na lokalitetima Fruška gora i Tara u toku cele merne sezone (18,98°C i 18,31°C) sa najvećim vrednostima u septembru na lokalitetu Tara (20,3°C). U svim ispitivanim mesecima najmanje prosečne vrednosti T utvrđene su na lokalitetu Kopaonik (14,56°C), pri čemu je najniža T registrovana u junu (11,89°C). Na lokalitetu Fruška gora,

za razliku od ostalih lokaliteta, utvrđeno je smanjenje prosečne atmosferske temperature u toku vegetacione sezone između avgusta i septembra.

Tabela 4.1.: Temperatura vazduha tokom merenja intenziteta fotosinteze i transpiracije (°C)

	jun	avgust	septembar
Vidlič	12,2	16,5	18,9
Kopaonik	*9,5	10,9	18,5
Tara	15,5	17,6	18,1
Fruška gora	25,5	19,0	15,5

\* povećana oblačnost, smanjen intenzitet svetlosti, povećana vlažnost vazduha



Slika 4.3.: Prosečne dnevne temperature u četvoronedeljnom periodu pre merenja na ispitivanim lokalitetima tokom 2011. godine (Na Fruškoj gori periodi, za koje su izračunati proseci, bili su sledeći: 11.06-08.07; 16.07-12.08; 02.09-29.09)

#### 4.1.4. Korelacije između ekoloških činilaca dobijenih u 2011. godini

Tokom vegetacione sezone u 2011. godini, između ekoloških uslova koji su delovali na ispitivanim područjima, utvrđena je pozitivna i značajna korelacija prosečne dnevne količine osmonedeljnih padavina i MVZ (Tab.4.2.).



Tabela 4.2. : Korelacije između prosečne dnevne količine osmonedeljnih padavina i MVZ u 2011. godini

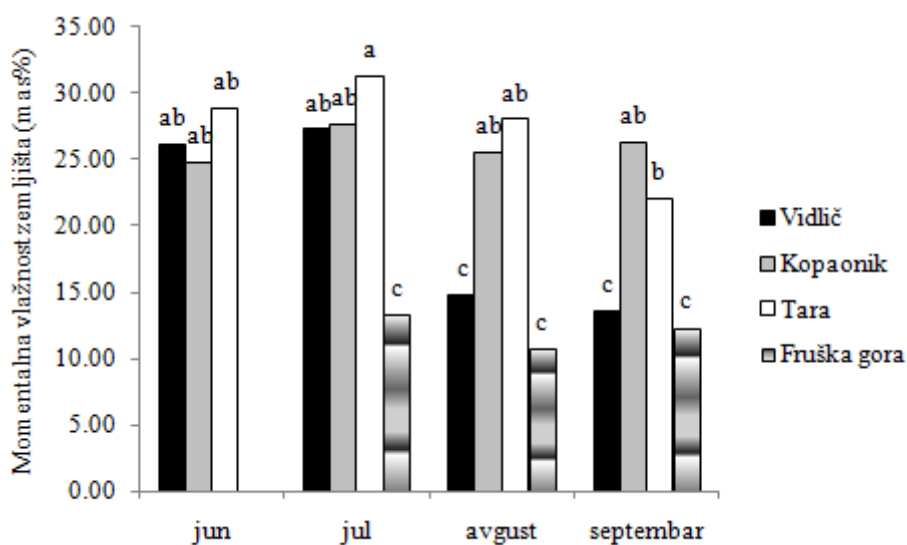
	Padavine	MVZ (%)
Padavine	1.00	*0.67
MVZ (%)	*0.67	1.00

\* značajno za nivo  $p < 0,05$

## 4.2. Istraživanje u 2012. godini

### 4.2.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) tokom vegetacionog perioda 2012. godine

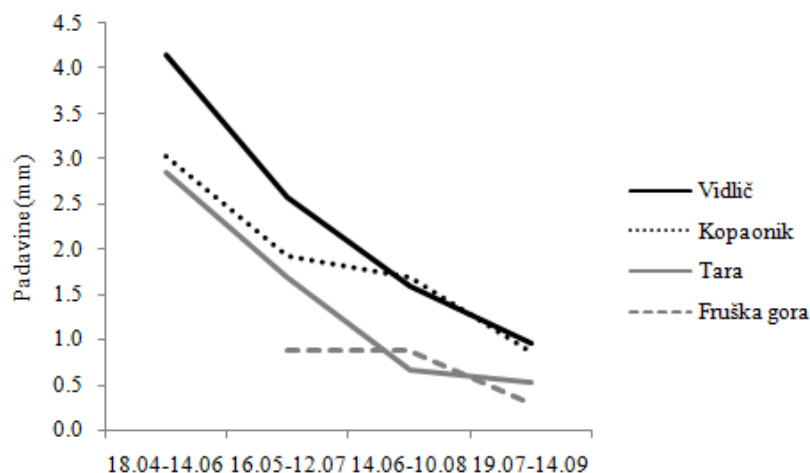
Najveće prosečne vrednosti MVZ na dubini do 30 cm, na lokalitetu Tara, izmerene su u junu i julu (Sl. 4.4.). Signifikantno smanjenje vrednosti MVZ utvrđeno je na kraju merne sezone (septembar) na lokalitetu Vidlič (22,06%). Na lokalitetu Fruška gora u toku vegetacione sezone nisu registrovane značajne promene u MVZ, ali su zbog karakterističnog položaja lokaliteta na vrhu planine, vrednosti MVZ sve vreme bile niske i značajno manje u odnosu na ostale lokalitete. Na lokalitetima Kopaonik i Tara u toku celog mernog perioda vlažnost zemljišta bila je bez signifikantnih promena, a zabeležene prosečne vrednosti MVZ na godišnjem nivou iznosile su 26,04% (Kopaonik) i 27,54% (Tara). Oba lokaliteta nalazila su se u blizini potoka, te je stoga vlažnost zemljišta bila visoka i konstantna tokom cele vegetacione sezone.



Slika 4.4.: Momentalna vlažnost zemljišta ispitivanih lokaliteta u toku vegetacionog perioda u 2012. godini (NZR: 6,621)

#### 4.2.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja 2012. godine

Najveće prosečne vrednosti dnevnih padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja, utvrđene su na početku perioda merenja, u junu (3,3 mm) (Sl. 4.5.). Smanjenje prosečnih vrednosti padavina bilo je utvrđeno u toku merne sezone, tako da je pre julskog merenja prosečno iznosilo 1,8 mm, dok je pre avgustovskog merenja bilo 1,2 mm. Oskudica padavina bila je najizraženija pre septembarskog merenja kada je izračunata prosečna vrednost iznosila samo 0,7 mm. Najmanje količine prosečnih osmonedeljnih padavina konstatovane su na ispitivanom lokalitetu Fruška gora, gde je u toku sezone prosečno iznosila 0,7 mm, takođe, na ovom lokalitetu utvrđene su najniže vrednosti i u septembru (0,3 mm).



Slika 4.5.: Prosečne dnevne padavine u osmonedeljnom periodu pre merenja na ispitivanim lokalitetima 2012. godine (Na Fruškoj gori periodi, za koje su izračunati proseci, bili su sledeći: 24.05-18.07, 18.06-12.08, 03.08-27.09 )

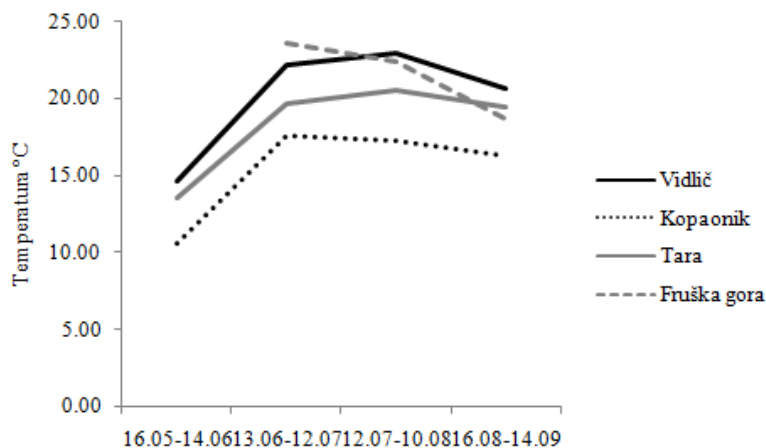
#### 4.2.3. Temperatura vazduha tokom vegetacionog perioda 2012. godine

Temperature izmerene tokom određivanja intenziteta fotosinteze i transpiracije u 2012. godini, prikazane su u tabeli 4.3. Merenja na Kopaoniku u junu i na Tari u junu, julu i avgustu, izvršena su u uslovima potpune oblačnosti. U 2012. godini, izračunate prosečne četvonedeljne temperature bile su najniže pre prvog, junskog merenja i iznosile su 12,88 °C, u proseku na svim lokalitetima (Sl. 4.6.). Prosečne vrednosti četvonedeljnih temperatura na svim ispitivanim lokalitetima bile su visoke i stabilne u mesecima jul (20,73 °C) i avgust (20,79°C), dok su se na kraju merne sezone smanjile (18,74 °C). U toku merne sezone najviše prosečne temperature utvrđene su na lokalitetu Fruška gora (21,55 °C), dok su najniže prosečne vrednosti konstatovane na lokalitetu Kopaonik (15,43 °C).

Tabela 4.3.: Temperatura vazduha tokom merenja intenziteta fotosinteze i transpiracije (°C)

	jun	jul	avgust	septembar
Vidlič	22.56	24.66	24.29	18.79
Kopaonik	*14.31	20.81	15.94	13.44
Tara	*13.9	*19.8	*16.5	11.32
Fruška gora		19.58	15.86	23.42

\* povećana oblačnost, smanjen intenzitet svetlosti, povećana vlažnost vazduha



Slika 4.6.: Prosečne dnevne temperature u četvoronedeljnom periodu pre merenja na ispitivanim lokalitetima tokom 2012. godine (Na Fruškoj gori periodi, za koji su izračunati proseci, bili su sledeći: 21.06-18.07, 16.07-12.08, 31.08-27.09)

#### 4.2.4. Korelacije između ekoloških uslova u 2012. godini

Tokom vegetacione sezone 2012. godine, između ekoloških uslova koji su delovali na ispitivanim područjima, pozitivna i značajna korelacija utvrđena je između momentalne vlažnosti zemljišta i prosečne dnevne količine osmonedeljnih padavina (Tab. 4.4.).

Tabela 4.4.: Korelacije između prosečne dnevne količine osmonedeljnih padavina i MVZ u 2012. godini

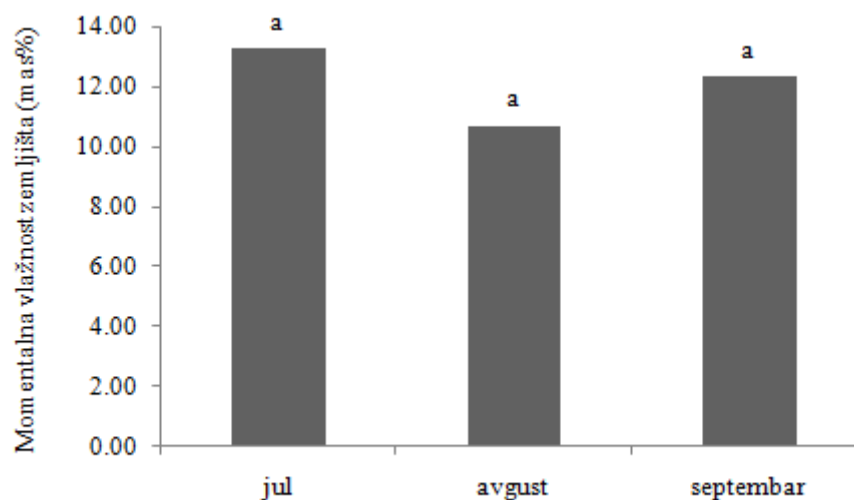
	Padavne	MVZ (%)
Padavine	1,00	*0,46
MVZ (%)	*0,46	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

### 4.3. Istraživanje na Fruškoj gori u 2012. godini

#### 4.3.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) na lokalitetu Fruška gora tokom vegetacionog perioda 2012. godine

Na ispitivanom lokalitetu Fruške gore, u površinskom sloju zemljišta na dubini od 30 cm, nisu utvrđene značajne promene u vrednostima MVZ tokom odmicanja vegetacionog perioda. Registrovane prosečne vrednosti bile su niske (12,09%), značajno ispod vrednosti koje se smatraju optimalnim, što upućuje na zaključak da su zalihe vode dostupne biljkama u površinskom sloju zemljišta bile smanjene (Sl. 4.7.).



Slika 4.7.: Momentalna vlažnost zemljišta u toku vegetacionog perioda (NZR: 12,09)

#### 4.3.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja na lokalitetu Fruška gora 2012. godine

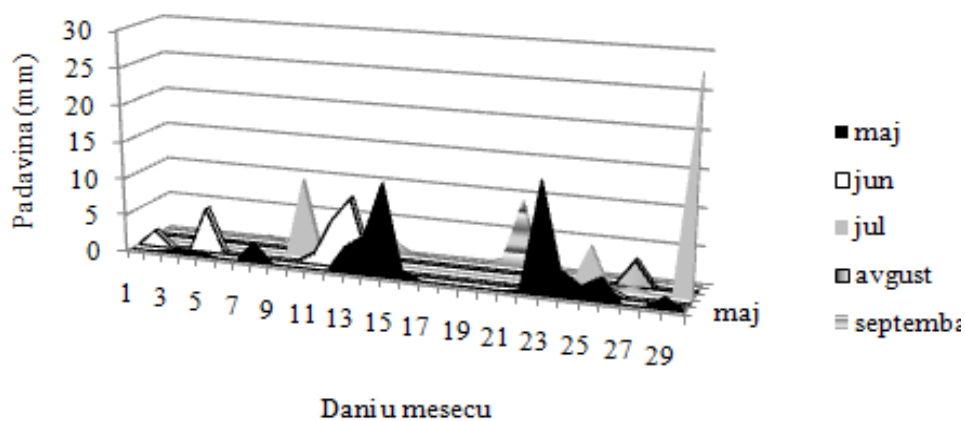
U periodu od 8 nedelja pre svakog pojedinačnog merenja registrovana je relativno niska količina padavina, koja nije prelazila 50 mm u prvom delu vegetacione sezone (Tab. 4.5.). Ekstremno mala količina padavina bila je potvrđena za osmonedeljni period pre septembarskog merenja (prosečno 0.3 mm) (Tab. 4.5.). Iako

je u toku leta 2012. konstatovana oskudica padavina i ona je bila karakteristična za celo leto, između meseci nije bila potvrđena statistički značajna razlika.

Pored ovih vrednosti prezentovana je i dnevna količina atmosferskih padavina u periodu od maja do septembra (Sl. 4.8.). U toku celog perioda registrovane su male količine ukupnih padavina u pojedinim mesecima. Na početku vegetacije količina padavina je bila donekle veća: u maju 52,2 mm, u junu 27,5 mm, u julu 47,7 mm. U avgustu i septembru registrovane su izuzetno male vrednosti u ukupnoj količini padavina, tako da je u avgustu iznosila 3,5 mm, a u septembru 13,1 mm.

Tabela 4.5.: Ukupna i prosečna dnevna količina osmonedeljnih padavina (mm)

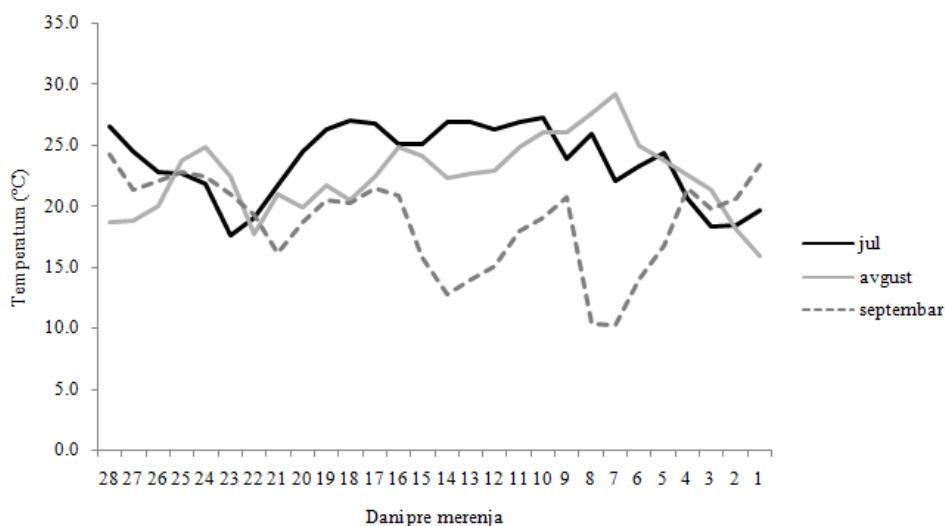
	24,05-18,07	18,06-12,08	03,08-27,09
ukupna	48,3	48,6	16,6
prosečna	0,86	0,87	0,3



Slika 4.8.: Promene u količini dnevnih atmosferskih padavina u toku vegetacionog perioda 2012. godine

#### 4.3.3. Temperatura vazduha na lokalitetu Fruška gora tokom vegetacionog perioda 2012. godine

Za praćenje i analizu dejstva temperature vazduha na fiziološke parametre bukve na lokalitetu Fruška gora, dati su dnevni proseci temperatura u periodu od četiri nedelje pre svakog merenja (Sl. 4.9). Najtopliji period utvrđen je pre julskog merenja sa prosečnom vrednošću 23,59 °C. U avgustu je registrovano blago smanjenje prosečne temperature vazduha (22,42°C), dok je prosečna dnevna temperatura četvoronedeljnog perioda pre merenja u septembru bila značajno niža (18,65 °C).



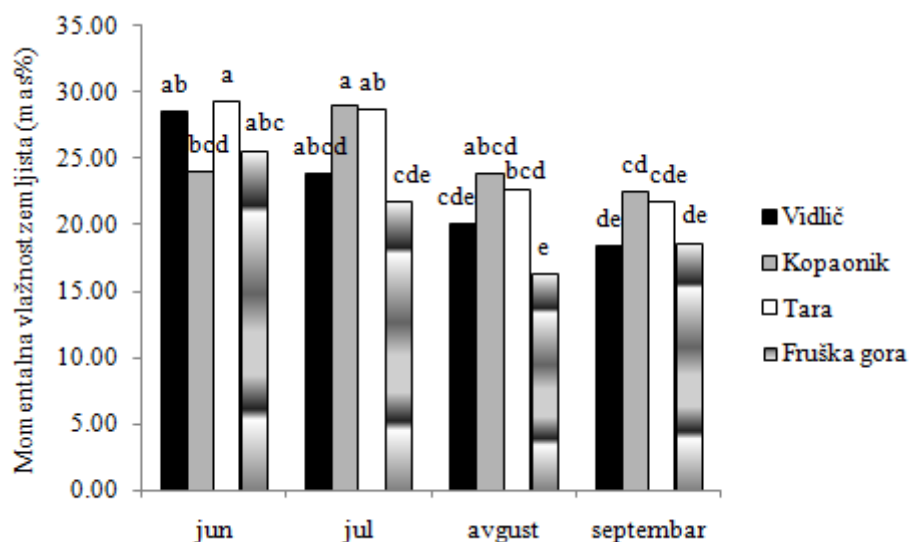
Slika 4.9.: Prosečne dnevne temperature u četvoronedeljnog periodu pre svakog merenja u 2012. godini

#### 4.4. Istraživanje u 2013. godini

##### 4.4.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) tokom vegetacionog perioda 2013. godine

Najveće prosečne vrednosti MVZ, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su na početku mernog perioda, u junu (26,85%) i julu (25,79%). Odmicanjem vegetacionog perioda, vlažnost zemljišta se nije značajno menjala na lokalitetu

Kopaonik, dok se signifikantno smanjivala na Fruškoj gori u avgustu. Na lokalitetima Vidlič i Tara u septembru je registrovano značajno smanjenje MVZ u odnosu vrednosti zabeležene u junu i julu (Sl. 4.10.). U avgustu je prosečna vrednost MVZ za sve lokalitete bila 20,75%. U poslednjoj fazi merenja (septembar) utvrđene prosečne vrednosti MVZ svih lokaliteta bile su 20,34%. Na lokalitetu Kopaonik je u julu registrovana značajno veća vlažnost zemljišta, dok su sva ostala merenja pokazala sličnu vrednost, nešto iznad 22%.



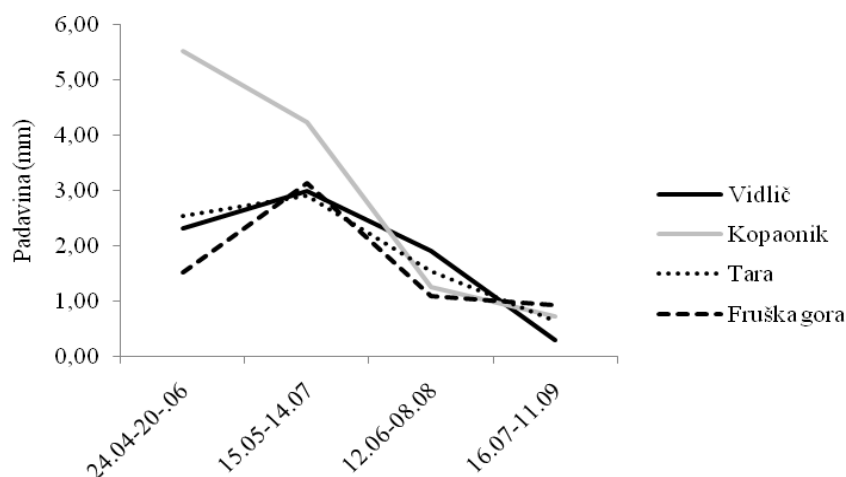
Slika 4.10: Momentalna vlažnost zemljišta u toku vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 5,528)

#### 4.4.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja 2013. godine

Najveće prosečne vrednosti dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu utvrđene su u prvoj polovini vegetacione sezone, u junu (2,98 mm) i julu (3,32 mm) (Sl. 4.11.). Pre julskog merenja zapaženo je blago povećanje u količini precipitacije na lokalitetima Vidlič i Tara, dok je uočljiva i izrazito povećana količina padavina na Kopaoniku na početku sezone. Odmicanjem vegetacije utvrđeno je značajno smanjenje u količini prosečnih padavina, tako da su u avgustu registrovane vrednosti bile 1,45 mm, a u septembru 0,66 mm. Tokom merne sezone najmanje prosečne vrednosti dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu konstatovane su na ispitivanim



lokalitetima Fruška gora (1,67 mm), dok su najveće na lokalitetu Kopaonik (2,94 mm).



Slika 4.11.: Prosečne dnevne padavine u osmonedeljnom periodu pre merenja na ispitivanim lokalitetima tokom 2013. godine. (Na Fruškoj gori, periodi za koje su izračunati proseci, bili su sledeći 30.03-24.05, 19.05-13.07, 21.06-15.08, 04.08-28.09)

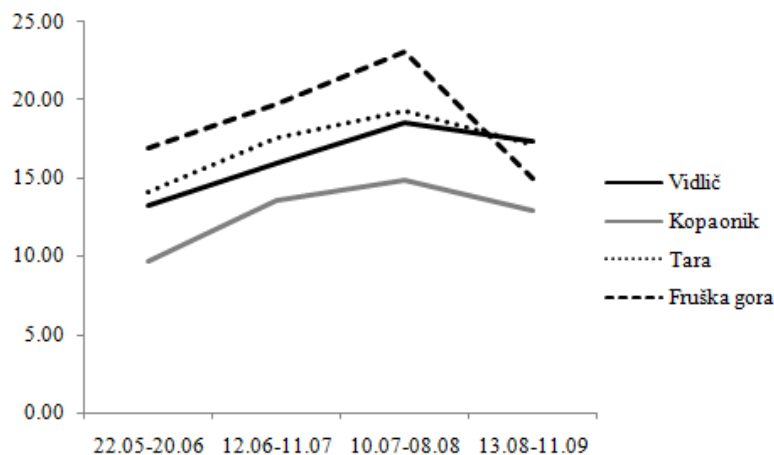
#### 4.4.3. Temperatura vazduha tokom vegetacionog perioda 2013. godine

Temperature vazduha tokom samog merenja intenziteta fotosinteze i transpiracije prikazane su u tabeli 4.6. Na lokalitetu Vidlič u julu, merenja su vršena po oblačnom vremenu koje je uslovalo prateće povećanje vlažnosti vazduha i smanjenje intenziteta svetlosti, tokom tog dana. Utvrđeno je da su prosečne četvoronedeljne temperature vazduha svih ispitivanih lokaliteta bile najniže u periodu pre prvog merenja (13,5 °C) (Sl. 4.12.). U toku leta u julu (16,7°C) i avgustu (19°C) registrovane su najviše prosečne temperature, dok je pri kraju vegetacione sezone u septembru utvrđeno smanjenje u prosečnoj četvoronedeljnoj temperaturi atmosfere (15,6 °C). Najviše prosečne temperature utvrđene su u avgustu na ispitivanom području Fruška gora.

Tabela 4.6. Temperatura vazduha (°C) tokom merenja fotosinteze i transpiracije

	jun	jul	avgust	septembar
Vidlič	21,05	*17	21,19	16,52
Kopaonik	18,30	13,26	19,04	12,87
Tara	21,60	16,40	24,20	17,62
Fruška gora	11,78	18,38	18,55	12,48

\* povećana oblačnost, smanjen intenzitet svetlosti, povećana vlažnost vazduha



Slika 4.12: Promene u vrednostima prosečne dnevne temperature u četvoronedeljnom periodu pre merenja tokom 2013. godine (na Fruškoj gori periodi, za koje su izračunati proseci, bili su sledeći: 27.04-24.05, 16.06-13.07, 19.07-15.08, 01.09-28.09)

#### 4.4.4. Korelacije između podataka dobijenih u 2013. godini

Tokom vegetacione sezone 2013. godine utvrđena je pozitivna i značajna korelacija između MVZ i prosečnih dnevnih padavina. Značajna negativna korelacija je utvrđena između prosečne dnevne temperature četvoronedeljnog perioda i količine prosečnih dnevnih padavina, kao i između temperature i MVZ (Tab. 4.7.).

Tabela 4.7.: Korelacije između ekoloških uslova u 2013-oj godini

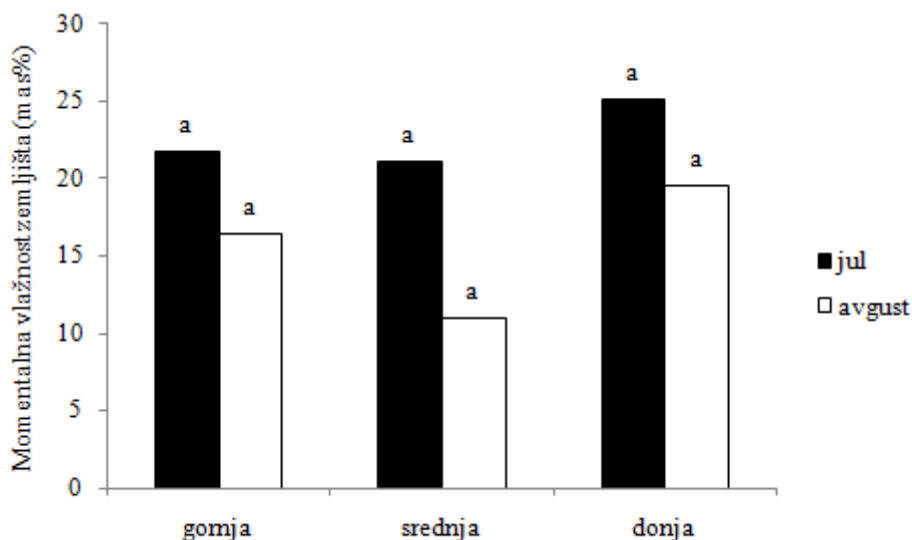
	Temperatura	Padavine	MVZ %
Temperatura	1,00	*-0,54	*-0,49
Padavine	*-0,54	1,00	*0,57
MVZ (%)	*-0,49	*0,57	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

#### 4.5. Istraživanje u 2013. godini na lokalitetu Fruška gora

##### 4.5.1. Momentalna vlažnost zemljišta (MVZ) na lokalitetu Fruška gora tokom vegetacionog perioda 2013. godine

Analizom zemljišnih uzoraka utvrđeno je da je momentalna vlažnost zemljišta bila veća u julu (22,61%) u odnosu na avgust, kada je prosečno na svim ispitivanim mernim tačkama zabeležena MVZ iznosila 15,63% (Sl. 4.13.). Takođe, najveća vlažnost zemljišta je registrovana na donjoj mernoj tački (22,31%). U avgustu je došlo do smanjenja MVZ koje nije bilo signifikantno, ali je bilo je najizraženije na središnjoj mernoj tački.



Slika 4.13.: Promene MVZ u julu i avgustu 2013. godine na različitim visinama planine (NZR: 14,85)

##### 4.5.2. Prosečne dnevne i ukupne količine padavina tokom osmonedeljnog perioda pre merenja tokom 2013. godine

Osmonedeljni dnevni prosek, kao i ukupna količina atmosferskih padavina, približno su tri puta bili veći u periodu od 19.05 do 13.07 (tj. pre julskog merenja), nego u periodu od 21.06 do 15.08 (pre avgustovskog merenja) (Tab. 4.5).

#### 4.5.3. Temperatura vazduha tokom vegetacionog perioda u 2013. godini

Analizom četvoronedeljnih proseka atmosferskih temperatura registrovano je da su prosečne vrednosti temperature bile veće pre merenja u avgustu (23,03 °C) u odnosu na jul (19,66 °C) (Tab. 4.8.).

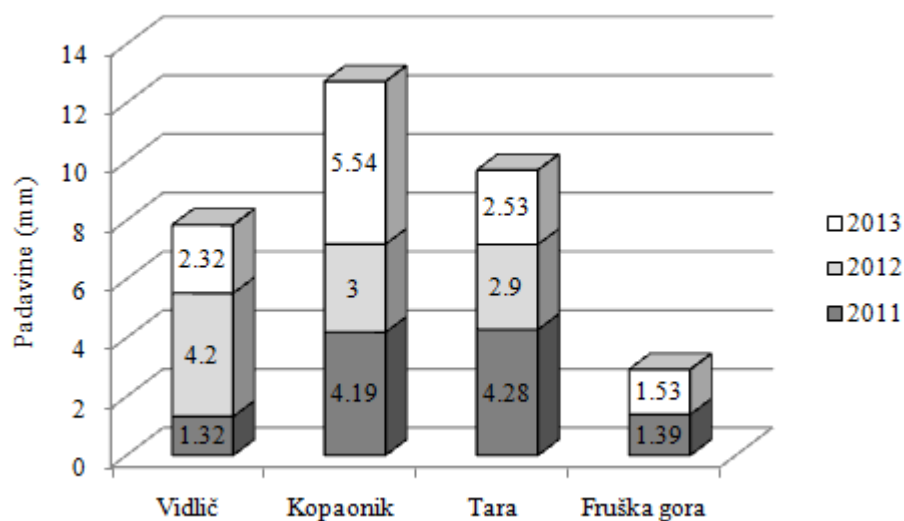
Tabela 4.8.: Količina ukupnih osmonedeljnih i prosečnih dnevnih padavina i prosečne dnevne temperature na Fruškoj gori 2013. godine

		jul	avgust
Padavine (mm)	ukupne	175,8	61,3
	prosečne	3,14	1,09
Temperatura (°C)	prosečna	19,66	23,03

#### 4.6. Uporedni pregled ekoloških činilaca od 2011. do 2013. godine

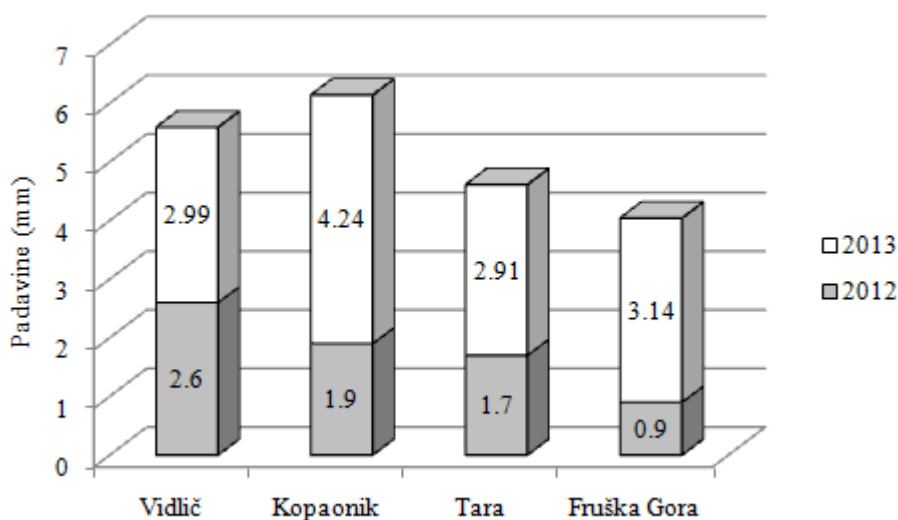
##### 4.6.1. Prosečne dnevne padavine u osmonedeljnom periodu pre merenja u zavisnosti od istraživačke godine

Upoređujući dnevne proseke osmonedeljnih padavina za period pre svakog jenskog merenja različitih godina, konstatovano je da su najveće vrednosti bile utvrđene na lokalitetima Kopaonik (4,24 mm) i Tara (3,24 mm), a najmanje na Fruškoj gori i Vidliču. Najveća količina padavina bila je registrovana na lokalitetu Kopaonik u 2013-oj godini (5,54 mm), dok je najmanja bila na Vidliču (1,32 mm) i Fruškoj gori (1,39 mm) u 2011. godini.



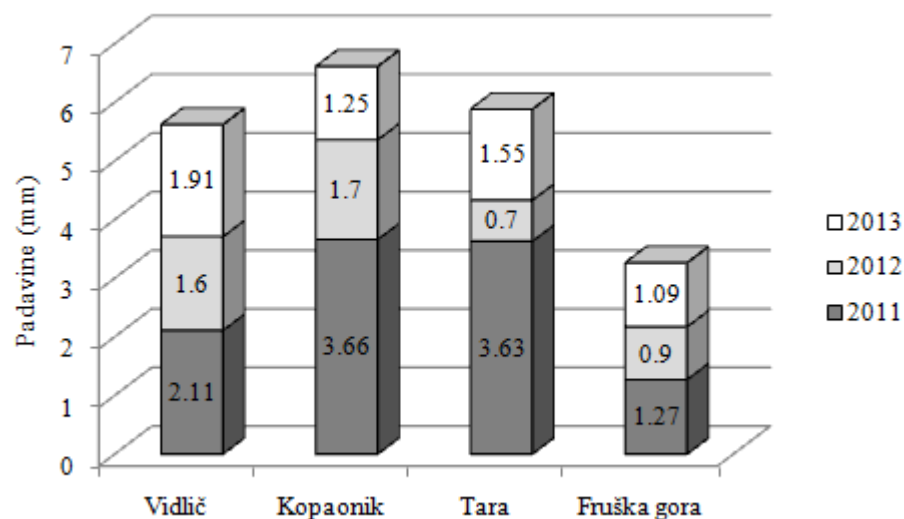
Slika 4.14. : Prosečne osmonedeljne dnevne padavine u junu 2011., 2012 i 2013. godine

Upoređujući dnevne proseke osmonedeljnih padavina pre svakog julskog merenja najveće količine padavina konstatovane su na lokalitetu Kopaonik (3,07 mm), dok su najmanje utvrđene na lokalitetu Fruška gora (2,02 mm). Ukupna količina padavina pre julskog merenja bila je na svim lokalitetima veća u 2013. godini.



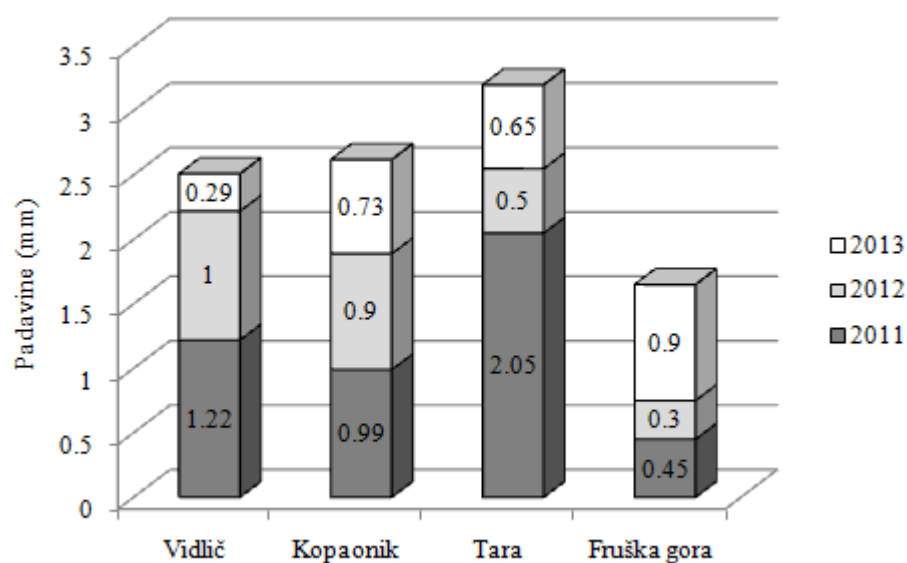
Slika 4.15.: Prosečne osmonedeljne dnevne padavine u julu 2011., 2012 i 2013. godine

Najveća količina prosečnih dnevnih padavina za osmonedeljni period pre avgustovskog merenja u svakoj godini utvrđena je na lokalitetu Kopaonik. Najmanje vrednosti u prosečnim padavinama registrovane su na lokalitetu Fruška gora u 2011-oj godini (0,9 mm) i na lokalitetu Tara u 2012-oj (0,7 mm).



Slika 4.16.: Prosečne osmonedeljne dnevne padavine u avgustu 2011., 2012 i 2013. godine

Osmonedeljna prosečna dnevna količina padavina bila je mala na svim lokalitetima i u svim mernim godinama u toku septembra. Najmanje vrednosti registrovane su na Vidliču u 2011. godini (prosečno 0.29 mm na dan), na Fruškoj gori 2012. godine (prosečno 0,3 mm na dan). Najviše padavina registrovano je na lokalitetu Tara u 2011-oj godini (2,05 mm).



Slika 4.17.: Prosečne osmonedeljne dnevne padavine u septembru 2011., 2012 i 2013. godine

#### 4.6.2. Prosečne dnevne temperature u četvoronedeljnom periodu pre merenja u zavisnosti od istraživačke godine

Na osnovu izračunatih četvoronedeljnih proseka vazdušnih temperatura za period pre svakog merenja, utvrđeno je da je pri junskom merenju najhladniji lokalitet bio Kopaonik (9,63 °C), koji se nalazi i na najvećoj nadmorskoj visini (Tab. 4.9.). Na ovom lokalitetu utvrđene su najniže prosečne temperature i na početku i na kraju vegetacione sezone (12,86 °C). Najtopliji četvoronedeljni periodi određeni su pre merenja u julu i avgustu (18,72°C i 19,29°C), a najviše temperature registrovane su na lokalitetima Fruška gora (23,59°C i 23,03°C) i Vidlič (22,93°C).

Tabela 4.9.: Prosečne dnevne temperature četvoronedeljnog perioda tokom mernih sezona (°C)

godina	lokalitet	jun	jul	avgust	septembar
2011	Vidlič	15,48	/	18,91	19,53
	Kopaonik	11,89	/	15,25	16,55
	Tara	15,88	/	18,75	20,30
	Fruška gora	18,58	/	19,62	18,72
2012	Vidlič	14,59	22,11	22,93	20,66
	Kopaonik	10,54	17,59	17,28	16,29
	Tara	13,50	19,62	20,50	19,37
	Fruška gora		23,59	22,42	18,65
2013	Vidlič	13,27	16,02	18,59	17,43
	Kopaonik	9,63	13,60	14,87	12,86
	Tara	14,08	17,56	19,34	17,13
	Fruška gora	16,89	19,66	23,03	14,98

4.6.3. Korelacije između klimatskih parametara registrovanih u 2011., 2012. i 2013. godini

Utvrđena je pozitivna korelacija između MVZ i prosečne dnevne količine padavina, dok je negativna korelacija utvrđena između MVZ i prosečne dnevne atmosfere temperature (Tab. 4.10.).

Tabela 4.10.: Korelacije između različitih klimatskih parametara

	Temperatura	Padavine	MVZ (%)
Temperatura	1.00	-0.05	*-0.40
Padavine	-0.05	1.00	*0.39
MVZ (%)	*-0.40	*0.39	1.00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

Korelacije ukazuju na signifikantnu zavisnost vlažnosti zemljišta od perioda vegetacione sezone, tako da je najveća vlažnost zemljišta najčešće početkom sezone, tj. u junu i julu (Tab. 4.11.)



Tabela 4.11.: Korelacije između MVZ zemljišta u različitim godinama

	2011 MVZ	2012 MVZ	2013 MVZ
2011 MVZ	1,00	*0,91	*0,84
2012 MVZ	*0,91	1,00	*0,80
2013 MVZ	*0,84	*0,80	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$ 

Utvrđene pozitivne i značajne korelacije između četvoronedelnog proseka temperature vazduha, između godina 2012 i 2013 ukazuju na pravilnost variranja temperature tokom vegetacione sezone, pri čemu su u junu utvrđene niže vrednosti u odnosu na avgust i septembar (Tab. 4.12.).

Tabela 4.12.: Korelacije između prosečne dnevne temperature u različitim godinama

	Temp. 2011	Temp. 2012	Temp.2013
Temp. 2011	1,00	0,35	0,31
Temp. 2012	0,35	1,00	*0,85
Temp. 2013	0,31	*0,85	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

## 5. REZULTATI

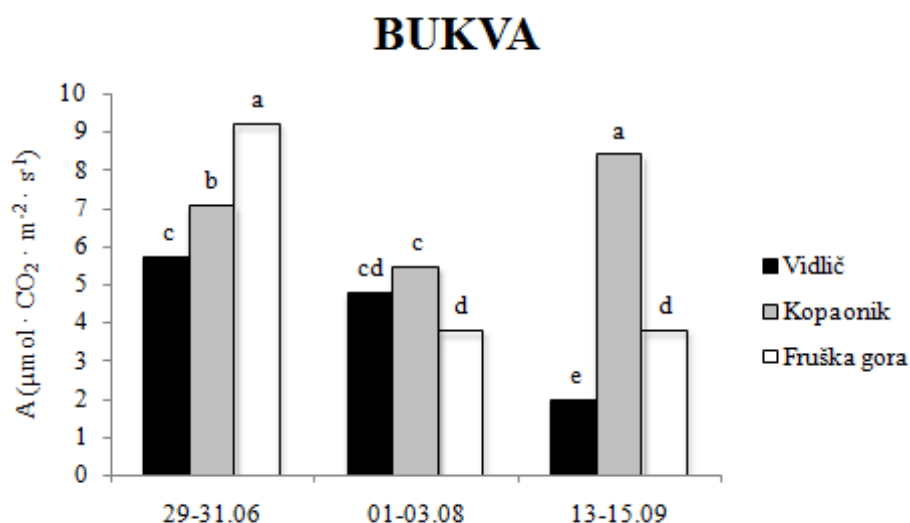
Rezultati trogodišnjih istraživanja biće predstavljani nezavisno po godinama, a potom će biti naveden njihov uporedni pregled i korelacije.

### 5.1. Istraživanje u 2011. godini

#### 5.1.1. Dinamika fotosintetičke aktivnosti (A) tokom vegetacionog perioda

##### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti fotosintetičke aktivnosti listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su na početku perioda merenja, u junu ( $7,31 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Odmicanjem vegetacionog perioda fotosinteza se smanjivala na svim lokalitetima (Sl. 5.1.). U avgustu je prosečna fotosinteza za sve lokalitete bila  $4,67 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . U poslednjoj fazi merenja (septembar) došlo je do smanjenja ili stagnacije u fotosintetičkoj aktivnosti bukve na lokalitetima Vidlič i Fruška gora, dok je istovremeno izmereno signifikantno povećanje fotosintetičke aktivnosti listova bukve na lokalitetu Kopaonik ( $8,39 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Ovo povećanje fotosinteze posledica je odlaganja starenja listova zbog povoljnih abiotičkih uslova staništa, naime, ispitivana populacija bukve nalazila se u blizini potoka, na severoistočnoj strani i nadmorskoj visini 1447 m i imala je optimalne uslove vlažnosti i temperature za fotosintezu, što je rezultiralo produženjem vegetacionog perioda. Izmerena prosečna vrednost fotosinteze bukve za sve lokalitete u poslednjoj fazi merenja bila je  $4,71 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Sl. 5.1.).

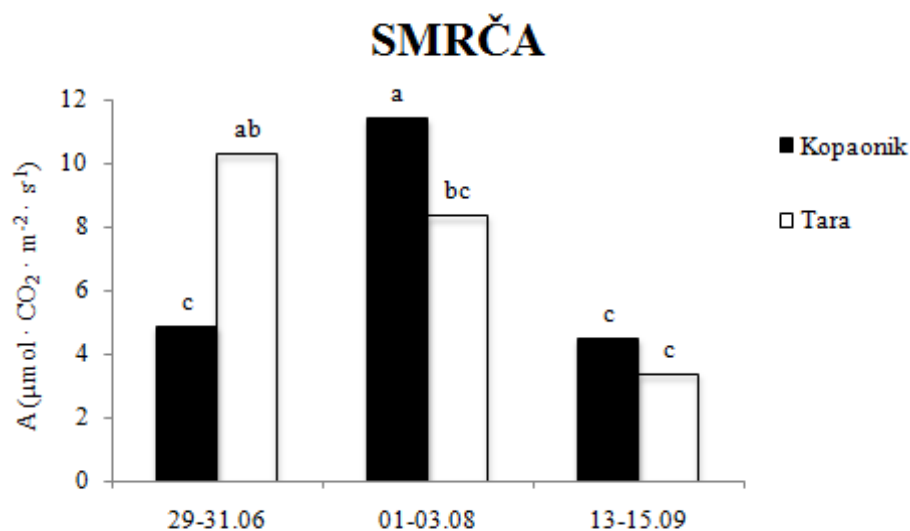


Slika 5.1.: Dinamika intenziteta fotosinteze biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 1,091)

### *Smrča*

Merenje dinamike fotosinteze listova smrče u tromesečnom periodu vršeno je na dva lokaliteta, Kopaonik i Tara (Sl. 5.2). Najveća prosečna vrednost fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub> za oba lokaliteta dobijena je u sredini ispitivanog vegetacionog perioda (avgust) i iznosila je 9,87 µmol CO<sub>2</sub>·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>. Iz dobijenih rezultata vidljivo je da ispitivani lokalitet, odnosno njegovi specifični ekološki uslovi, značajno određuju intenzitet fotosinteze. Tako je na lokalitetu Tara vidljivo kontinuirano smanjenje fotosinteze sa odmicanjem vegetacije, dok je za fotosintezu listova smrče na lokalitetu Kopaonik uočljivo odsustvo kontinuiranog smanjenja fotosinteze, jer je na početku i na kraju merenog perioda konstatovana gotovo ista fotosintetička aktivnost (4,85, odnosno 4,48 µmol CO<sub>2</sub>·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>).

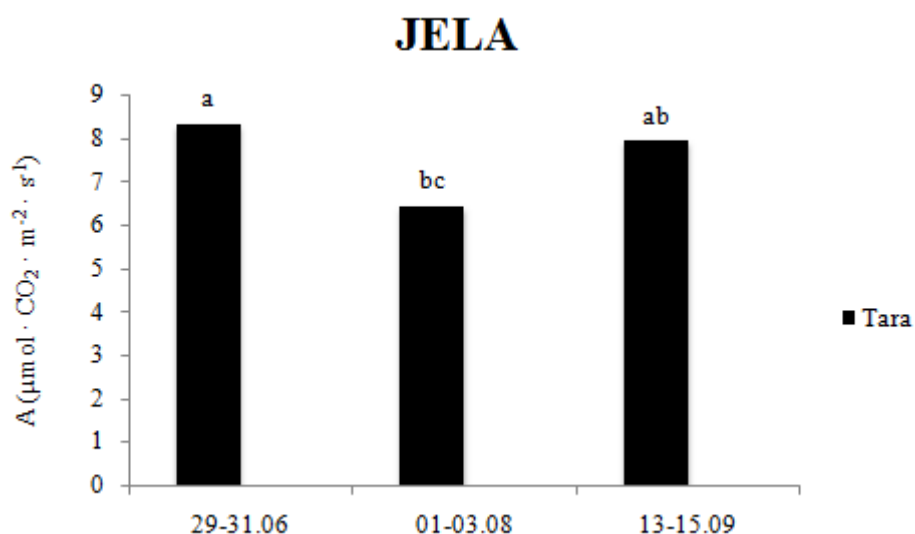
Signifikantno povećanje fotosintetičke aktivnosti u avgustu na lokalitetu Kopaonik verovatno se javilo kao posledica povoljnijih uslova vlažnosti zemljišta (MVZ) u tom periodu. Takođe, pretpostavka je da su pogodni temperaturni uslovi na Tari u junu mesecu uslovlili statistički značajno veću fotosintezu smrče na ovom lokalitetu (Sl. 5.2.).



Slika 5.2.: Dinamika intenziteta fotosinteze biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 2,072)

### *Jela*

Fotosintetički parametri mereni su na uzorcima biljaka jela u populaciji na lokalitetu Tara (Sl. 5.3.). Prosečna fotosintetička aktivnost zabeležena za ceo period merenja bila je  $7,54 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , pri čemu je najveća  $\text{CO}_2$  fotosintetička asimilacija registrovana na početku merenja ( $8,3 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Signifikantno smanjenje fotosinteze u sredini perioda merenja posledica je signifikantnog smanjenja temperature listova, momentalne vlažnosti zemljišta i prosečne količine padavina (Sl. 4.1., Sl. 4.2., Sl. 5.18).

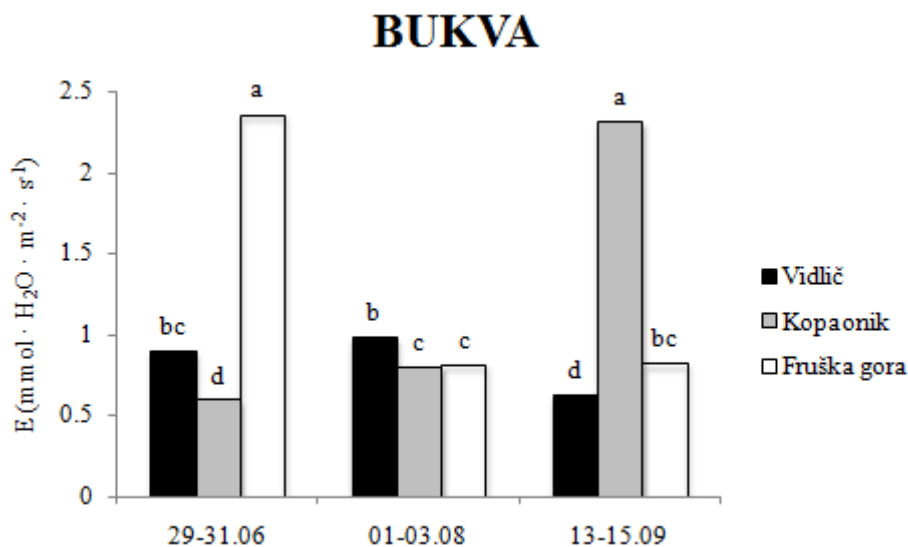


Slika 5.3.: Dinamika intenziteta fotosinteze biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 1,783)

#### 5.1.2. Dinamika transpiracije (*E*) tokom vegetacionog perioda

##### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti intenziteta transpiracije listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su na početku ( $1,3 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) i kraju perioda merenja ( $1,25 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Odmicanjem vegetacionog perioda transpiracija se smanjivala na lokalitetima Vidlič i Fruška gora (Sl. 5.4.). U avgustu je prosečni intenzitet transpiracije za sve lokalitete bio  $0,86 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . U ovom mesecu utvrđeno je značajno smanjenje u intenzitetu transpiracije na lokalitetu Fruška gora, promene na Vidliču nisu bile signifikantne, dok je na lokalitetu Kopaonik registrovano značajno povećanje. U poslednjoj fazi merenja (septembar) došlo je do smanjenja ili stagnacije u transpiraciji listova bukve na lokalitetima Vidlič i Fruška gora, dok je istovremeno utvrđeno signifikantno povećanje transpiracije na lokalitetu Kopaonik ( $2,31 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Ovo povećanje intenziteta transpiracije na lokalitetu Kopaonik posledica je povoljnih abiotičkih uslova staništa, naime, ispitivana populacija bukve nalazila se u blizini potoka, stoga imala je optimalne uslove vlažnosti zemljišta (MVZ) i temperature za nesmetano odavanje vodene pare.

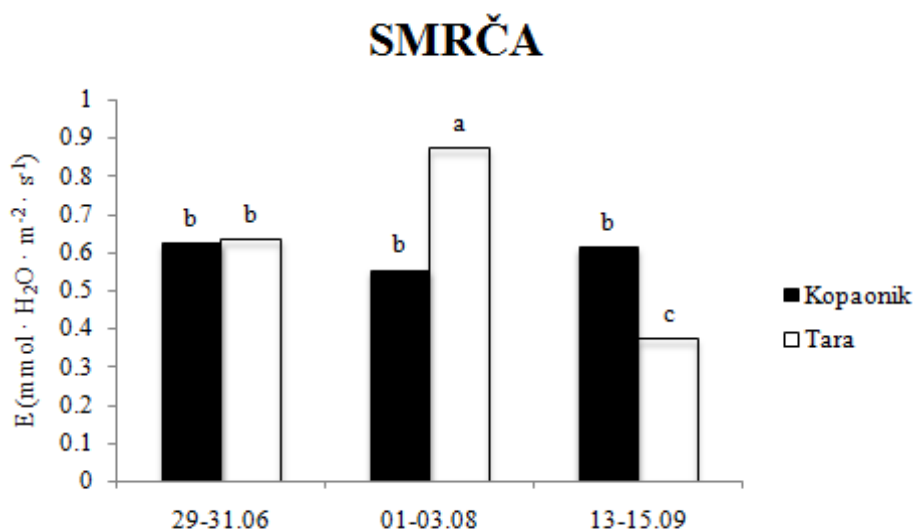


Slika 5.4.: Dinamika intenziteta transpiracije biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 0,157)

#### *Smrča*

Najveća prosečna vrednost intenziteta transpiracije listova smrče, slično fotosintetičkoj asimilaciji  $\text{CO}_2$  za oba ispitivana lokaliteta, dobijena je u sredini ispitivanog vegetacionog perioda (avgust) i iznosila je  $0,71 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Sl. 5.5.). Na lokalitetu Kopaonik tokom mernog perioda nisu utvrđene signifikantne promene u transpiraciji listova. Na ispitivanom području Tara, posle niske junske vrednosti transpiracije listova, zabeleženo je signifikantno povećanje za avgust ( $0,87 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), ali pri poslednjem merenju, došlo je do značajnog smanjenja u intenzitetu odavanja vodene pare preko listova ( $0,37 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.5.).

Utvrđene stabilne vrednosti na lokalitetu Kopaonik rezultati su povoljnih uslova sredine, pre svega vlažnosti zemljišta (Sl. 4.1.). Signifikantno povećanje transpiracije u avgustu na lokalitetu Tara verovatno se javilo kao posledica viših prosečnih temperatura ( $18,75 \text{ }^\circ\text{C}$ ), u odnosu na merene vrednosti na lokalitetu Kopaonik ( $15,25 \text{ }^\circ\text{C}$ ) (Sl. 4.3.).



Slika 5.5.: Dinamika intenziteta transpiracije biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 0,1648)

#### *Jela*

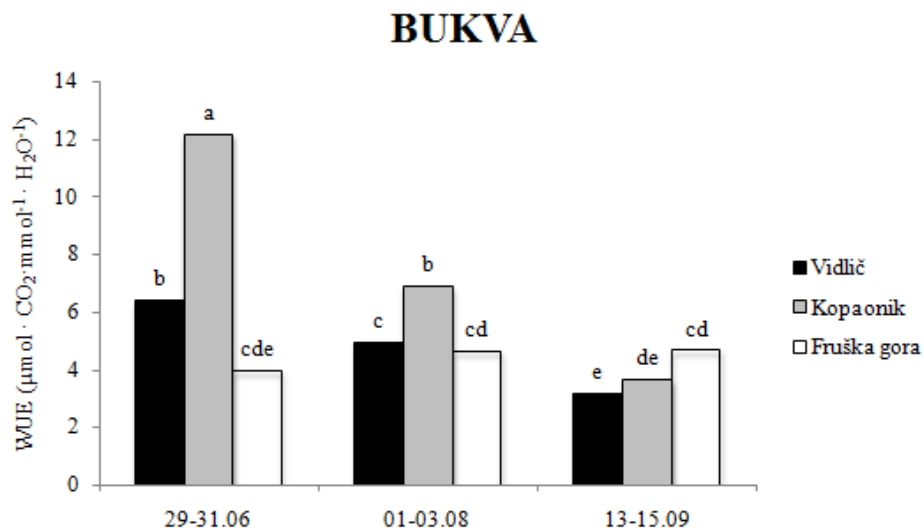
Prosečni intenzitet transpiracije listova jele zabeležen za ceo period merenja bio je  $0,55 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , pri čemu je najmanja transpiracija registrovana u prvom merenju ( $0,3 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.6.). Signifikantno veće vrednosti merene su u avgustu i septembru. Između zabeleženih vrednosti u avgustu i septembru nije postojala značajna razlika ( $0,66 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  i  $0,68 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Niske vrednosti intenziteta transpiracije na početku mernog perioda verovatno su rezultat nešto nižih prosečnih atmosferskih temperatura na lokalitetu Tara (Sl. 4.3.).

#### *5.1.3. Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) tokom vegetacionog perioda*

#### *Bukva*

Efikasnost iskorišćavanja vode (WUE), za svaki merni period, izračunata je iz odnosa intenziteta fotosinteze i intenziteta transpiracije. Najveće prosečne vrednosti WUE bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su na početku perioda merenja, u junu ( $7,48 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ) (Sl. 5.7.). Odmicanjem vegetacionog perioda efikasnost iskorišćavanja vode kontinuirano i signifikantno se smanjivala kod ispitivanih biljaka bukve na lokalitetima Vidlič i Kopaonik. Na lokalitetu Fruška gora nisu utvrđene slične statistički značajne promene i za ceo period istraživanja (jun-

septembar) WUE je prosečno iznosio  $4,4 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ . Stabilne vrednosti WUE kod biljaka na lokalitetu Fruška gora dobijene su zbog toga što je redukcija intenziteta fotosinteze bila praćena smanjenjem intenziteta transpiracije.



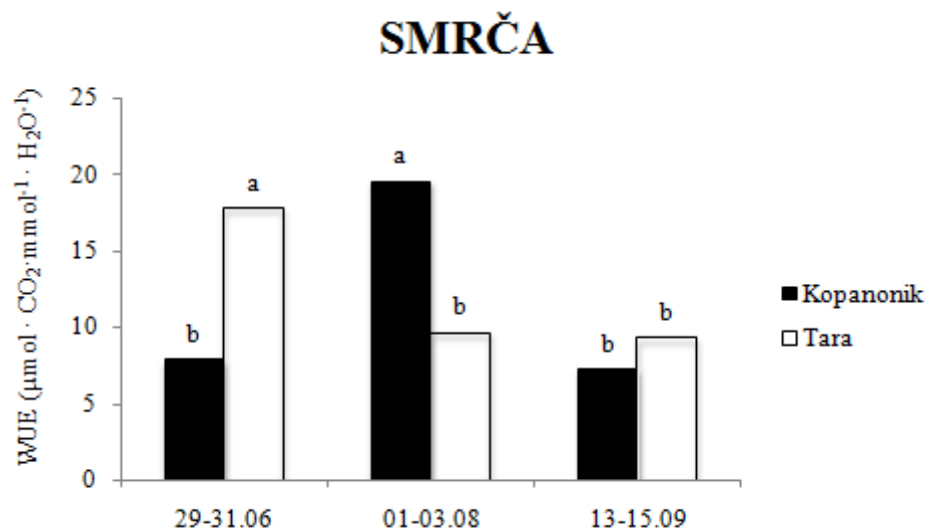
Slika 5.7: Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 1,079)

### *Smrča*

Najveća prosečna efikasnost iskorišćavanja vode za oba ispitivana lokaliteta registrovana je u sredini ispitivanog vegetacionog perioda (avgust) i iznosila je  $14,56 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ , dok su najmanje prosečne vrednosti utvrđene u septembru ( $8,21 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ) (Sl. 5.8.). Na lokalitetu Tara kod ispitivanih biljaka smrče utvrđeno je smanjenje WUE sa odmicanjem vegetacije, s tim da između dobijenih vrednosti za avgust i septembar nije postojala signifikantna razlika. Na lokalitetu Kopaonik nije registrovana signifikantna razlika između vrednosti WUE koje su utvrđene na početku (jun) i kraju (septembar) sezone, dok je u avgustu registrovano signifikantno povećanje ( $19,52 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ). Signifikantno povećanje vrednosti WUE u avgustu na lokalitetu Kopaonik verovatno je posledica povoljnijih uslova vlažnosti zemljišta (MVZ) u tom periodu, što je delovalo stimulatивно na fotosintetičku asimilaciju  $\text{CO}_2$ , što je posledično dovelo do povećanja vrednosti WUE (Sl. 4.1.). Takođe, pretpostavka je da su nešto niže, ali optimalne temperature na lokalitetu Tara u junu mesecu uslovile statistički značajno povećanje



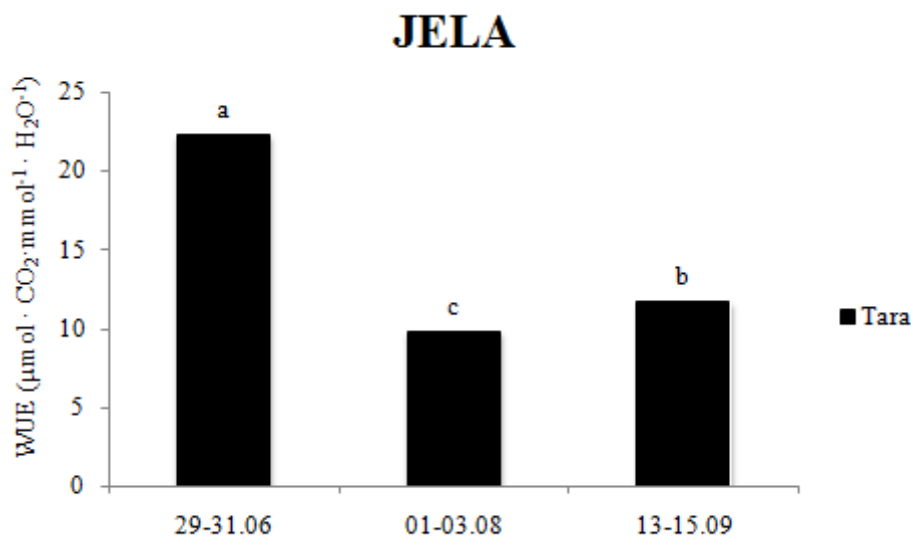
fotosinteze smrče, tako da su uz smanjenu transpiraciju, izračunate vrednosti WUE bile najviše na početku mernog perioda (Sl. 4.3.).



Slika 5.8.: Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode biljaka smrča tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 2,572)

### *Jela*

Prosečna efikasnost iskorišćavanja vode zabeležena za ceo period merenja bila je  $14,57 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ , pri čemu su najveće vrednosti registrovane na početku merenja ( $22,25 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ) (Sl. 5.9.). Signifikantno smanjenje efikasnosti iskorišćavanja vode u sredini mernog perioda posledica je signifikantnog smanjenja u intenzitetu fotosinteze, što je najverovatnije rezultat smanjenja temperature listova, MVZ i prosečne dnevne količine padavina (Sl. 4.1, Sl. 4.2, Sl. 5.18).



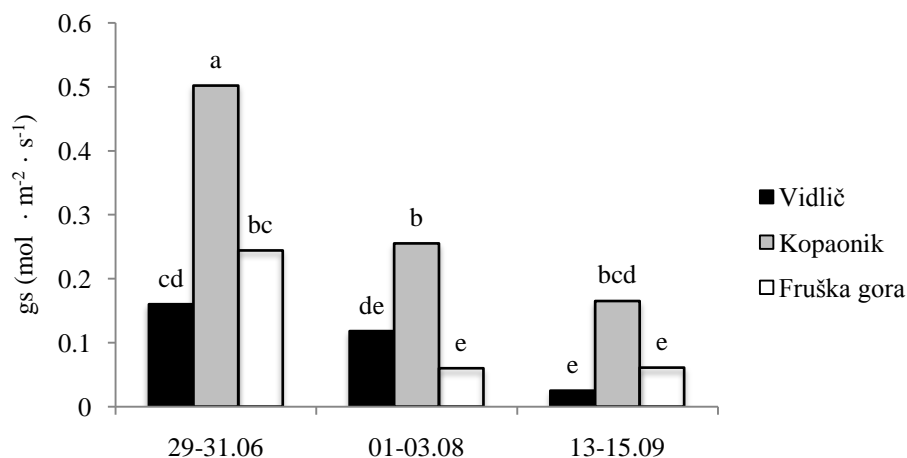
Slika 5.9.: Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 1,479)

#### 5.1.4. Dinamika provodljivosti stoma (*g<sub>s</sub>*) tokom vegetacionog perioda

##### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti provodljivosti stoma listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su na početku perioda merenja, u junu ( $0,3 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Sa starošću listova, provodljivost stoma se smanjivala na svim ispitivanim lokalitetima (Sl. 5.10.). U avgustu je prosečna provodljivost stoma za sve lokalitete bila ( $0,14 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). U poslednjoj fazi merenja (septembar), došlo je do smanjenja *g<sub>s</sub>*, međutim, ovo smanjenje ni na jednom ispitivanom lokalitetu nije bilo signifikantno. Izmerena prosečna vrednost fotosinteze listova bukve, za sve lokalitete, u poslednjoj fazi merenja, bila je  $0,08 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Sl. 5.10.). Signifikantno veće vrednosti utvrđene su na lokalitetu Kopaonik, gde su MVZ i temperatura bili pogodni i pri kraju vegetacione sezone (Sl. 4.1., Sl. 4.3.).

## BUKVA

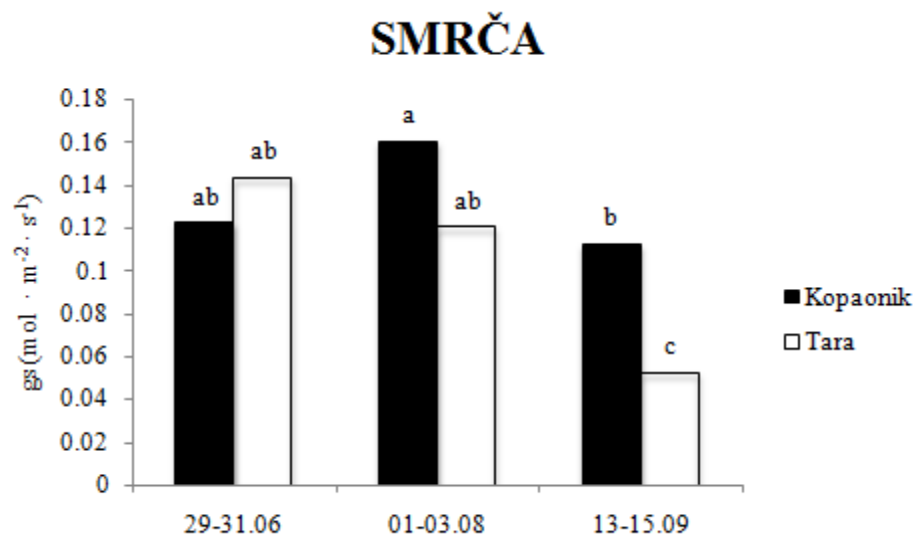


Slika 5.10.: Dinamika provodljivosti stoma biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 0,091)

### *Smrča*

Najveća prosečna vrednost provodljivosti stoma listova smrče, za oba ispitivana lokaliteta, dobijena je u središnjem periodu ispitivane sezone (avgust) i iznosila je  $0,14 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Sl. 5.11.). Slične vrednosti  $g_s$  utvrđene su i na početku merne sezone, u junu ( $0,13 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), tako da se može konstatovati da pomenuto povećanje  $g_s$  u avgustu nije bilo signifikantno. Signifikantno smanjenje provodljivosti stoma utvrđeno je pri kraju vegetacione sezone, tako da su najmanje prosečne vrednosti  $g_s$  registrovane u septembru ( $0,08 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).

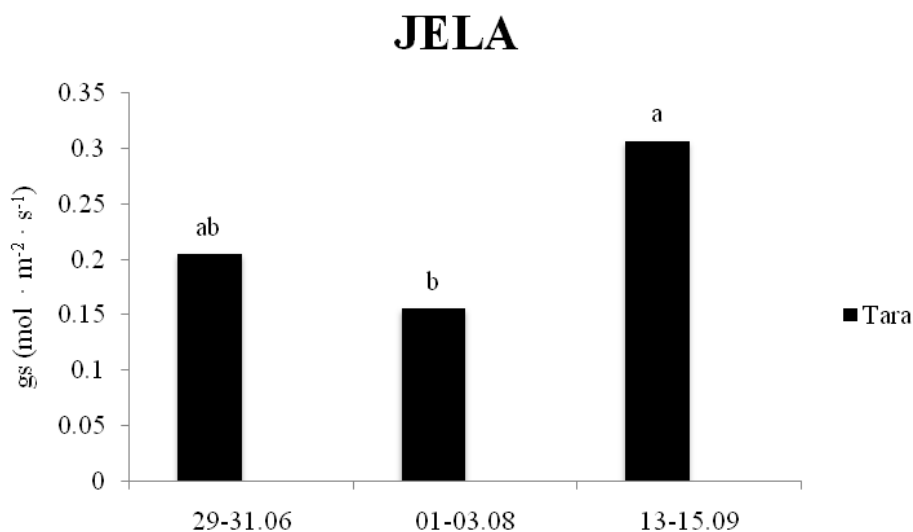
Male vrednosti  $g_s$  u septembru na ispitivanim lokalitetima verovatno je jedan od mogućih razloga smanjenja fotosintetičke asimilacije i transpiracije (na lokalitetu Tara) (Sl. 5.2., Sl. 5.5.).



Slika 5.11.: Dinamika provodljivosti stoma biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 0,0497)

### *Jela*

Prosečna provodljivost stoma zabeležena za ceo period merenja bila je  $0,22 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , pri čemu je najveća vrednost ovog parametra registrovana pri kraju mernog perioda ( $0,31 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.12.). Između vrednosti prvog (jun) i drugog (avgust) merenja nisu postojale značajne razlike u provodljivosti stoma, dok je signifikantno povećanje utvrđeno između vrednosti koje su konstatovane u avgustu i septembru. Ovo ukazuje na specifične reakcije vrsta, jer pri identičnim uslovima sredine kod ispitivanih populacija smrče na lokalitetu Tara, utvrđeno je značajno smanjenje vrednosti ovog parametra (Sl. 5.11.).

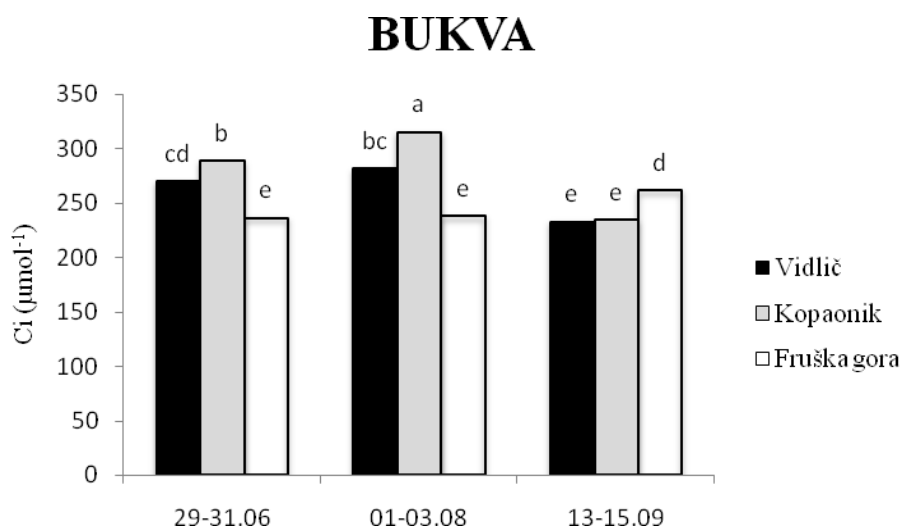


Slika 5.12.: Dinamika provodljivosti stoma biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 0,149)

#### 5.1.5. Dinamika intercelularne (substomatalne) CO<sub>2</sub> koncentracije (Ci) tokom vegetacionog perioda

##### *Bukva*

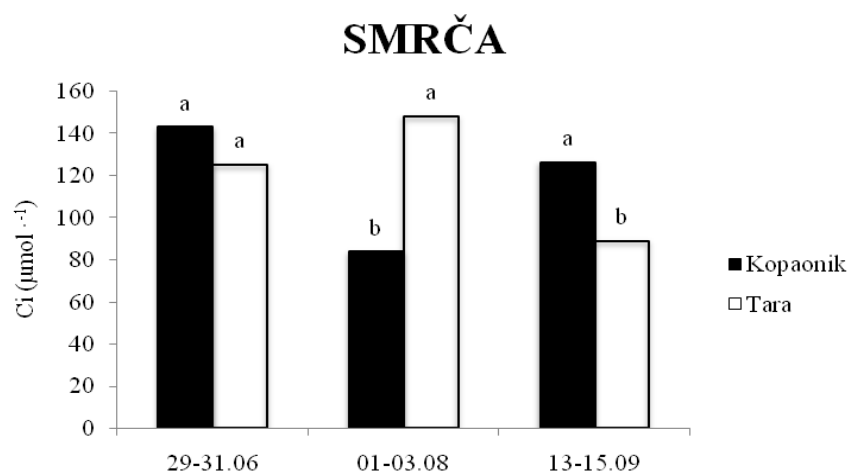
Najveće prosečne intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub> (Ci) listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su u avgustu (278,13 μmol<sup>-1</sup>), dok su najmanje vrednosti utvrđene u poslednjoj fazi merenja (septembar) (242,89 μmol<sup>-1</sup>) (Sl. 5.13.). Između avgusta i septembra signifikantno smanjenje u vrednostima Ci listova bukve konstatovano je na lokalitetima Vidlič i Kopaonik, dok je istovremeno registrovano značajno povećanje ovog parametra u listovima bukve na lokalitetu Fruška gora.



Slika 5.13.: Dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 12,41)

#### *Smrča*

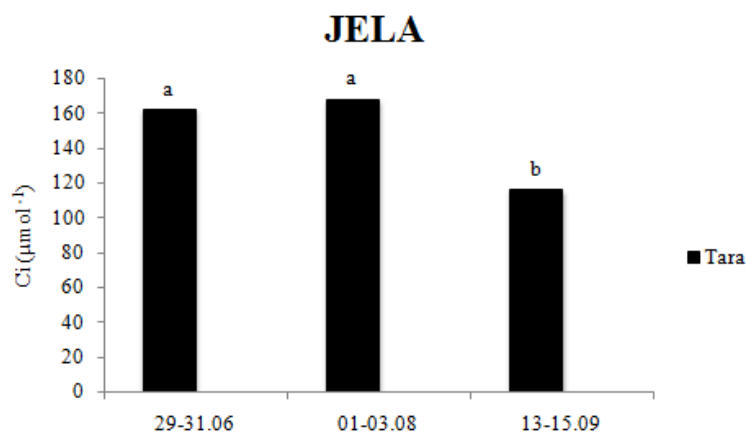
Najveća prosečna vrednost substomatalne koncentracije CO<sub>2</sub> za oba ispitivana lokaliteta dobijena je na početku ispitivanog vegetacionog perioda (jun), i iznosila je 134,4 μmol<sup>-1</sup> (Sl. 5.14.). Na lokalitetu Tara vidljivo je smanjenje Ci odmicanjem vegetacionog perioda (89,13 μmol<sup>-1</sup>), dok je na lokalitetu Kopaonik uočljivo odsustvo kontinuiranog smanjenja Ci, iako je u avgustu utvrđeno signifikantno smanjenje intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub> (84 μmol<sup>-1</sup>). Između podataka koji se odnose za ovaj parametar na početku i na kraju mernog perioda nije registrovana značajna razlika.



Slika 5.14.: Dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 30,03)

### *Jela*

Prosečna intercelularna CO<sub>2</sub> koncentracija u listovima jele, zabeležena za ceo period merenja, bila je 148,44 μmol<sup>-1</sup> (Sl. 5.15.). Između utvrđenih vrednosti Ci u junu i avgustu nije postojala značajna razlika, dok su signifikantno manje vrednosti ovog parametra registrovane pri kraju vegetacione sezone (115,7 μmol<sup>-1</sup>).



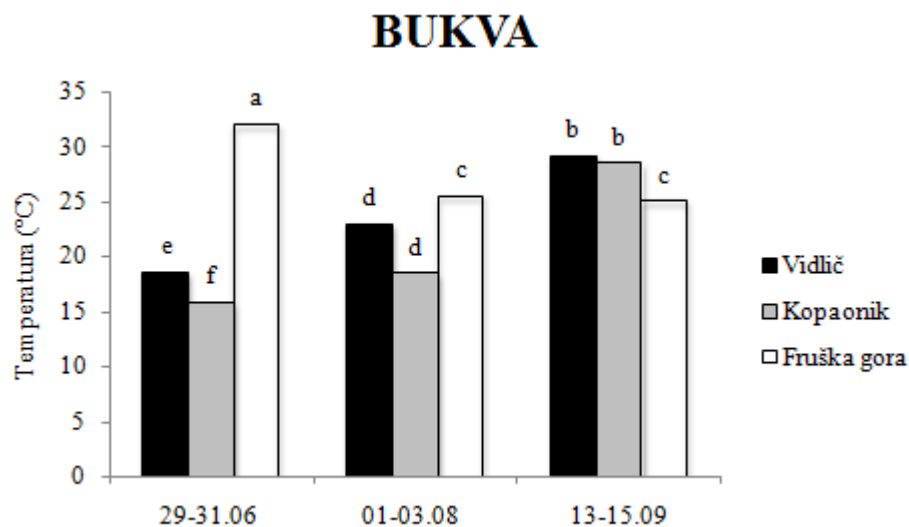
Slika 5.15.: Dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 23,61)

### 5.1.6. Temperatura listova (Tl) tokom vegetacione sezone

#### *Bukva*

Odmicanjem vegetacionog perioda prosečna temperatura listova (Tl) se povećavala, tako da su najveće prosečne vrednosti registrovane pri kraju perioda merenja, u septembru (27,57 °C) (Sl. 5.16.).

Na lokalitetu Vidlič i Kopaonik vidljivo je kontinuirano i značajno povećanje temperature listova sa starenjem, tako da je najveća vrednost ovog parametra registrovana u septembru (29,15 °C i 28,51°C). Nasuprot tome, kontinuirano smanjenje Tl utvrđeno na lokalitetu Fruška gora, gde su najviše lisne temperature registrovane na početku istraživanog perioda (31,99 °C). Povećanje temperature listova na lokalitetima Kopaonik i Tara usko je povezano sa povećanjem atmosferskih temperatura na ovim lokalitetima, koje je bilo karakteristično između drugog i trećeg merenja. Iz dobijenih rezultata vidljivo je da specifični ekološki uslovi ispitivanih lokaliteta statistički značajno određuju promene lisnih temperatura (Sl. 4.3).



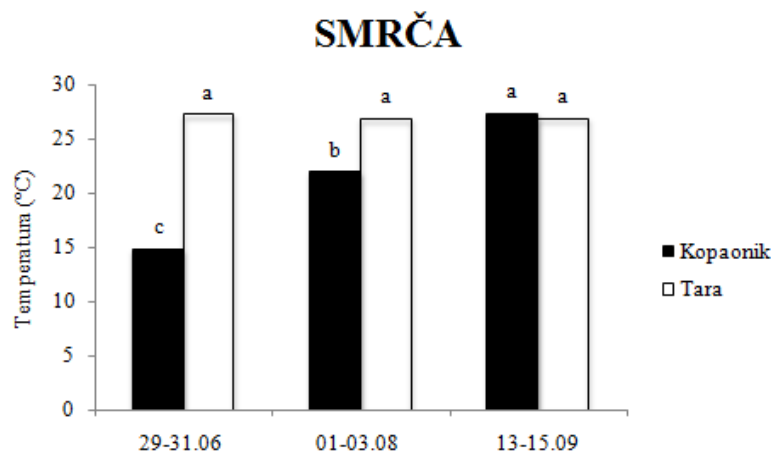
Slika 5.16.: Temperature listova biljaka bukve tokom vegetacione sezone 2011. godine (NZR: 0,654)

#### *Smrča*

Najveća prosečna temperatura listova smrče za oba ispitivana lokaliteta utvrđena je pri kraju vegetacione sezone (27,08 °C), dok su najmanje prosečne vrednosti registrovane na početku merne sezone (22,09 °C) (Sl. 5.17.). Temperatura listova nije



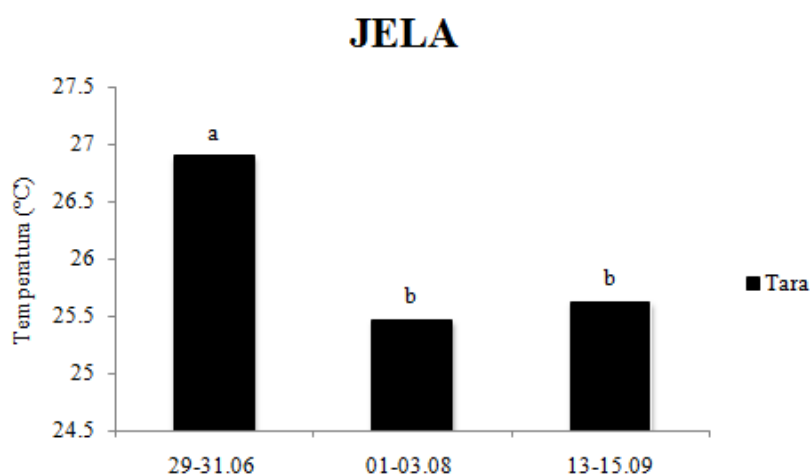
se značajno menjala u toku vegetacione sezone na lokalitetu Tara, dok je na lokalitetu Kopaonik registrovano kontinuirano i signifikantno povećanje Tl, tako da su najviše vrednosti konstatovane u septembru (27,33 °C).



Slika 5.17.: Temperature listova biljaka smrče tokom vegetacione sezone 2011. godine (NZR: 1,354)

### *Jela*

Prosečna temperatura listova jele zabeležena za ceo period merenja bila je 25,99 °C, pri čemu je najveća temperatura listova registrovana na početku merenja (26,89 °C) (Sl. 5.18.). Signifikantno smanjenje Tl konstatovano je za sredinu merenog perioda. Između utvrđenih vrednosti avgusta i septembra nije zabeležena značajna promena u temperaturama listova jele.



Slika 5.18.: Temperatura listova biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2011. godine (NZR: 0,355)

### 5.1.7. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata tokom vegetacionog perioda

#### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti hlorofila *a* (Chl *a*) u listovima bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su na početku perioda merenja, u junu ( $10,26 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  suve materije) (Tab. 5.1.). Sa starenjem listova i odmicanjem vegetacionog perioda, koncentracija hlorofila *a* smanjivala se na svim lokalitetima, pri čemu je ova tendencija smanjenja bila signifikantna samo na lokalitetu Vidlič. U avgustu je prosečna koncentracija hlorofila *a* za sve lokalitete bila  $9,82 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ . U poslednjoj fazi merenja (septembar) došlo je do smanjenja ili stabilnosti u sadržaju ovog pigmenta. Izmerena prosečna vrednost hlorofila *a* listova bukve, za sve lokalitete u poslednjoj fazi merenja, bila je  $8,05 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ . Smanjenje koncentracije Chl *a* posledica je senescencije listova, koja je bila podstaknuta i zemljišnom sušom na lokalitetima Vidlič i Fruška gora (Tab. 5.1.).

Najveće prosečne vrednosti hlorofila *b* (Chl *b*) u lisnim uzorcima bukve, za ispitivane lokalitete registrovane su na početku merenja, u junu ( $3,52 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Tab 5.1.). Dinamika promene sadržaja Chl *b* sa starenjem listova u specifičnim ekološkim uslovima pojedinih lokaliteta, bila je slična zabeleženoj za Chl *a*. Pri kraju vegetacione sezone sadržaj Chl *b* smanjio se na svim ispitivanim lokalitetima, a ovo smanjenje je bilo značajno samo u uzorcima listova bukve lokaliteta Vidlič.

Najveća prosečna vrednost ukupnih hlorofila (Chl *a+b*) u listovima bukve za sve ispitivane lokalitete registrovana je na početku perioda merenja i iznosila je  $13,56 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (Tab. 5.1.). Smanjenje ukupnih hlorofila bilo je uočljivo sa odmicanjem vegetacije, a bilo je signifikantno u listovima bukve sa lokaliteta Vidlič. Najmanje prosečne vrednosti za sve ispitivane lokalitete konstatovane su u septembru ( $10,91 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ).

U uzorcima listova bukve utvrđene su slične promene u koncentraciji karotenoida kao u sadržaju hlorofila. Najveće prosečne vrednosti karotenoida lisnih uzoraka bukve su utvrđene na početku sezone ( $2,85 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), dok su najmanje vrednosti konstatovane pri kraju vegetacije ( $2,25 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ). U toku merne sezone utvrđeno je smanjenje u koncentraciji ovih pigmenata, što je bilo signifikantno samo u lisnim uzorcima bukve lokaliteta Vidlič (Tab. 5.1.).

Tabela 5.1.: Koncentracije fotosintetičkih pigmenata ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  suve materije listova) biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2011.

Vrsta	lokalitet	datum	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	Karotenoidi
bukva	Vidlič	29.06-1.07	12,475 a	4,624 a	16,432 a	3,311 a
		01-03.08	11,149 ab	4,044 ab	15,193 ab	3,199 a
		13-15.09	8,145 c	2,983 c	11,128 c	2,267 b
	Kopaonik	29.06-1.07	8,678 bc	2,758 c	11,437 bc	2,594 ab
		01-03.08	9,174 bc	3,135 bc	12,309 bc	2,643 ab
		13-15.09	8,061 c	2,877 c	10,938 c	2,31 b
	Fruška gora	29.06-1.07	9,639 abc	3,172 bc	12,81 abc	2,657 ab
		01-03.08	9,149 bc	2,988 c	12,137 bc	2,526 ab
		13-15.09	7,946 c	2,711 c	10,657 c	2,183 b
	NZR		2,778	0,937	3,797	0,848

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

### *Smrča*

Najveća prosečna vrednost u koncentraciji hlorofila *a* listova smrče oba ispitivana lokaliteta, zabeležena je na početku ispitivanog vegetacionog perioda i iznosila je  $4,05 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ . Od početka do kraja vegetacione sezone utvrđeno je smanjenje u koncentraciji hlorofila *a*, sa najmanjim prosečnim vrednostima u septembru ( $3,00 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ). Iako je utvrđena redukcija u količini pigmenata tokom senescencije na oba lokaliteta, ona je bila signifikantna samo na lokalitetu Tara (Tab. 5.2.).

U toku merne sezone koncentracija hlorofila *b* nije se značajno menjala u lisnim uzorcima ispitivanih populacija smrča (Tab. 5.2.), što je posledica veće zasenčenosti u šumskim populacijama smrče posto se u uslovima senke i difuzne svetlosti Chl *b* više sintetiše i slabije razgrađuje u odnosu na Chl *a*.

Najveća prosečna vrednost ukupnog hlorofila utvrđena je u avgustu i iznosila  $5,28 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (Tab. 5.2.). Između sadržaja Chl *a+b* listova smrče uzorkovanih juna i avgusta nije postojala značajna razlika. Signifikantno smanjenje sadržaja pigmenata u listovima uzetim između avgusta i septembra konstatovano je na lokalitetu Tara.

Najveća prosečna vrednost koncentracije karotenoida utvrđena je na početku merne sezone ( $1,29 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ), dok su najmanje prosečne vrednosti registrovane pri kraju vegetacijskog perioda ( $0,93 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Tab. 5.2.). Sa starenjem biljaka utvrđeno je smanjenje u količini ukupnih hlorofila, a ovo smanjenje je bilo značajno između juna i septembra samo u uzorcima listova smrče na lokalitetu Tara.

*Jela*

U toku vegetacione sezone prosečna koncentracija pigmenta hlorofila *a* u lisnim uzorcima jele za ceo period merenja iznosila je 2,91 mg·g<sup>-1</sup>. Iako je registrovano kontinuirano smanjenje u koncentraciji ovog pigmenta, statistički značajne razlike nisu utvrđene (Tab. 5.2.).

Prosečna koncentracija hlorofila *b* u lisnim uzorcima jele zabeležena za ceo period merenja iznosila je 1,05 mg·g<sup>-1</sup>. U toku merne sezone nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji ovog pigmenta (Tab. 5.2.).

Prosečna koncentracija ukupnih hlorofila listova jele, zabeležena za ceo period merenja, bila je 3,85 mg·g<sup>-1</sup>. Iako je registrovano kontinuirano smanjenje u sadržaju hlorofila *a+b*, statistički značajne razlike nisu utvrđene (Tab. 5.2.).

Prosečna koncentracija karotenoida u listovima jele za ceo period merenja iznosila je 0,9 mg·g<sup>-1</sup>. U toku vegetacione sezone registrovano je smanjenje u koncentraciji ispitivanih pigmenata, ali ovo smanjenje nije bilo signifikantno (Tab. 5.2.).

Tabela 5.2.: Koncentracije fotosintetičkih pigmenata (mg·g<sup>-1</sup> suve materije listova) biljaka smrče i jele tokom vegetacionog perioda 2011.

vrsta	lokalitet	datum	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	karotenoidi	
smrča	Kopaonik	29.06-1.07	4,048 a	0,809 a	4,857 ab	1,311 a	
		01-03.08	3,904 a	1,67 a	5,574 a	1,084 ab	
		13-15.09	3,598 ab	1,571 a	5,169 ab	1,079 ab	
	Tara	29.06-1.07	4,063 a	0,883 a	4,946 ab	1,274 a	
		01-03.08	3,701 ab	1,278 a	4,979 ab	1,056 ab	
		13-15.09	2,409 b	0,876 a	3,285 b	0,779 b	
	NZR			1,44	1,122	2,075	0,5091
	jela	Tara	29.06-1.07	3,37 a	0,802 a	4,172 a	1,097 a
			01-03.08	2,935 a	1,079 a	4,014 a	0,863 a
13-15.09			2,413 a	1,269 a	3,349 a	0,754 a	
NZR			1,757	1,267	3,65	0,4968	

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za p<0,05

### 5.1.8. Sadržaj makroelemenata tokom vegetacionog perioda

#### 5.1.8.1. Sadržaj makronutrijenta azota (% u suvoj biljnoj supstanci)

##### *Bukva*

Najveći prosečni sadržaj azota (N) u uzorcima listova bukve svih lokaliteta dobijen je na početku ispitivanog vegetacionog perioda i iznosio je 2,69% (Tab. 5.3.). Sa starenjem biljaka i odmicanjem vegetacione sezone sadržaj N se smanjio, a ovo smanjenje je bilo značajno samo u listovima bukve lokaliteta Vidlič.

##### *Smrča*

Tokom vegetacije u lisnim uzorcima smrče na oba lokaliteta nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji azota (Tab. 5.3.). Prosečna koncentracija azota u uzorcima listova za ceo ispitivani vremenski period, bila je 1,6%.

##### *Jela*

U toku vegetacione sezone nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji (sadržaju) azota u lisnim uzorcima biljaka jele (Tab. 5.3.). Prosečna koncentracija azota u uzorcima listova smrče u ispitivanim mesecima bila je 1,4%

Tabela 5.3.: Promene sadržaja azota u listovima ispitivanih uzoraka bukve, smrče i jele u toku vegetacionog perioda 2011. godine

		29.06-01.07	01-03.08	13-15.09	NZR
Bukva	Vidlič	2,74 a	2,56 ab	2,16 b	0,424
	Kopaonik	2,75 a	2,45 ab	2,51 ab	
	Fruška gora	2,57 ab	2,5 ab	2,49 ab	
Smrča	Kopaonik	1,53 a	1,76 a	1,68 a	0,497
	Tara	1,55 a	1,64 a	1,45 a	
Jela	Tara	1,45 a	1,38 a	1,42 a	0,111

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

#### 5.1.8.2. Sadržaj makronutrijenta fosfora (% u suvoj biljnoj supstanci)

##### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti koncentracije fosfora u suvoj supstanci listova bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su na početku i na kraju perioda merenja (0,13 %). U avgustu je registrovano povećanje sadržaja ovog makroelementa (0,15%). Signifikantno povećanje u koncentraciji fosfora utvrđeno je u listovima ispitivanih uzoraka stabala bukve na lokalitetu Fruška gora, dok je u listovima biljaka drugih lokaliteta došlo do smanjenja u sadržaju ovog makroelementa sa odmicanjem vegetacionog perioda. Smanjenje fosfora sa starenjem listova bilo je signifikantno na ispitivanom području lokaliteta Kopaonik (Tab. 5.4.).

##### *Smrča*

U listovima odabranih stabala smrče utvrđena je zavisnost koncentracije fosfora od vrste i od lokaliteta. Najveća prosečna koncentracija fosfora ispitivanih lokaliteta utvrđena je u središnjem periodu merne sezone (0,155%). Registrovano je takođe značajno povećanje sadržaja fosfora pri kraju merne sezone na lokalitetu Kopaonik, dok je u listovima, koji su uzorkovani sa stabala lokaliteta Tara, utvrđeno značajno smanjenje sadržaja P u septembru (Tab. 5.4.).

##### *Jela*

U listovima jele nisu utvrđene značajne promene u sadržaju P upoređujući vrednosti iz juna sa vrednostima dobijenim u septembru (0,9%), dok je značajno povećanje konstatovano u avgustu (0,11%) (Tab. 5.4.).

Tabela 5.4.: Promene sadržaja fosfora u listovima ispitivanih jedinki bukve, smrče i jele u toku vegetacionog perioda 2011. godine

		29.06-01.07	01-03.08	13-15.09	NZR
Bukva	Vidlič	0,12 cd	0,12 cd	0,11 de	
	Kopaonik	0,17 a	0,17 a	0,15 b	0,019
	Fruška gora	0,10 e	0,15 b	0,13 c	
Smrča	Kopaonik	0,127 bc	0,19 a	0,2 a	
	Tara	0,13 b	0,12 bc	0,09 c	0,385
Jela	Tara	0,09 b	0,11 a	0,09 b	0,011

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

#### 5.1.8.3. Sadržaj makronutrijenta kalijuma (% u suvoj biljnoj supstanci)

##### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti u koncentraciji kalijuma (K) u listovima bukve, za sve ispitivane lokalitete utvrđene su pri kraju vegetacione sezone (0,78%), dok su najmanje prosečne vrednosti registrovane u junu (0,64%) (Tab.5.5.). U toku merne sezone koncentracija kalijuma signifikantno se povećavala u listovima ispitivanih populacija bukve na mernim područjima Kopaonik i Vidlič, dok ovo povećanje na lokalitetu Fruška gora nije bilo značajno.

##### *Smrča*

U lisnim uzorcima smrče na ispitivanim lokalitetima Kopaonik i Tara nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji kalijuma (Tab.5.5.). Utvrđene prosečne koncentracije kalijuma u uzorcima listova tokom merne sezone iznosile su 0,51%.

##### *Jela*

U lisnim uzorcima jele na lokalitetu Tara nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji makroelementa kalijuma (Tab.5.5.). Utvrđene prosečne koncentracije K u lisnim uzorcima jele u toku merne sezone iznosile su 0,51%.

Tabela 5.5.: Promene sadržaja kalijuma u listovima populacija bukve, smrče i jele u toku vegetacionog perioda 2011. godine

		29.06-01.07	01-03.08	13-15.09	NZR
Bukva	Vidlič	0,55 d	0,64 cd	0,66 bc	0,101
	Kopaonik	0,75 b	0,65 bcd	0,997 a	
	Fruška gora	0,62 cd	0,69 bc	0,68 bc	
Smrča	Kopaonik	0,43 a	0,59 a	0,64 a	0,248
	Tara	0,52 a	0,47 a	0,42 a	
Jela	Tara	0,51 a	0,56 a	0,45 a	0,192

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

#### 5.1.8.4. Sadržaj makronutrijenta kalcijuma (% u suvoj biljnoj supstanci)

##### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti koncentracije kalcijuma (Ca) listova bukve za sve ispitivane lokalitete utvrđene su u središnjem periodu vegetacione sezone (6,32%), dok su najmanje konstatovane na početku mernog perioda (5%) (Tab. 5.6.). Sadržaj kalcijuma se značajno povećavao od juna do septembra u uzorcima listova bukve na ispitivanom području Fruška gora. Na lokalitetu Vidlič je konstatovano značajno povećanje procentualnog udela Ca u suvoj supstanci listova u avgustu, a upoređujući septembarske podatke sa rezultatima prethodnog merenja, nije utvrđena značajna razlika. Na lokalitetu Kopaonik u lisnim uzorcima bukve nisu utvrđene značajne promene.

##### *Smrča*

Sa odmicanjem vegetacione sezone u lisnim uzorcima ispitivanih biljaka smrče nisu utvrđene signifikantne promene u koncentraciji Ca (Tab. 5.6.). Prosečna koncentracija kalcijuma u uzorcima listova smrče u toku merne sezone bila je 4,54%.

##### *Jela*

Tokom vegetacije u uzorcima jele nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji kalcijuma (Tab. 5.6.). Prosečna koncentracija kalcijuma u uzorcima listova jele u toku merne sezone bila je 4,65%.



Tabela 5.6.: Promene u sadržaju kalcijuma u listovima ispitivanih jedinki bukve, smrče i jele u toku vegetacionog perioda 2011. godine

		29.06-01.07	01-03.08	13-15.09	NZR
Bukva	Vidlič	3,97 c	6,01 ab	4,99 bc	1,268
	Kopaonik	5,68 b	5,69 b	5,68 b	
	Fruška gora	5,37 b	7,26 a	7,25 a	
Smrča	Kopaonik	4,48 a	5,15 a	4,59 a	1,666
	Tara	4,99 a	4,43 a	3,61 a	
Jela	Tara	3,86 a	5,36 a	4,73 a	3,239

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

### 5.1.9. Korelacije između podataka dobijenih u 2011. godini

Pomoću programa StatSoft 7 urađena je analiza podataka i dobijene su sledeće značajne korelacije (u obzir su uzeti svi lokaliteti i sve ispitivane vrste) (Tab. 5.7., Tab. 5.8.):

– pozitivna korelacija je utvrđena između sledećih ispitivanih parametara:

- ✓ intenziteta fotosinteze i efikasnosti iskorišćavanja vode,
- ✓ intenziteta fotosinteze i momentalne vlažnosti zemljišta
- ✓ intenziteta fotosinteze i provodljivosti stoma
- ✓ intenziteta fotosinteze i prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja,
- ✓ intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub> i sadržaja ukupnih fotosintetičkih pigmenata,
- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja,
- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i momentalne vlažnosti zemljišta,
- ✓ sadržaja pojedinačnih hloroplastnih pigmenata,
- ✓ temperature listova i prosečne dnevne temperature vazduha za četvoronedeljni period;

– negativna korelacija konstatovana je između sledećih ispitivanih parametara:

- ✓ transpiracije i efikasnosti iskorišćavanja vode,
- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i sadržaja ukupnih pigmenata
- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub>

✓ prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom period pre merenja i hlorofila *b* (korelacija između padavina i ostalih pigmenata je takođe negativna, ali statistički nije bila značajna).

Tabela 5.7.: Korelacije između fizioloških parametara ispitivanih biljaka u 2011. godini

	A	WUE	gs	Ci	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	karotenoidi
A	1,00	*0,65	*0,48	-0,42	-0,34	-0,41	-0,35	-0,38
WUE	*0,65	1,00	0,32	*-0,58	*-0,60	*-0,67	*-0,61	*-0,58
gs	*0,48	0,32	1,00	0,15	0,03	-0,02	0,02	0,03
Ci	-0,42	*-0,58	0,15	1,00	*0,90	*0,89	0,90	*0,92
Chl <i>a</i>	-0,34	*-0,60	0,03	*0,90	1,00	*0,98	1,00	*0,99
Chl <i>b</i>	-0,41	*-0,67	-0,02	*0,89	*0,98	1,00	0,99	*0,97
Chl <i>a+b</i>	-0,35	*-0,61	0,02	*0,90	*1,00	*0,99	1,00	*0,99
karotenoidi	-0,38	*-0,58	0,03	*0,92	*0,99	*0,97	*0,99	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

Tabela 5.8.: Korelacije između ispitivanih fizioloških parametara i uslove sredine u 2011. godini

	A	WUE	TI	Chl <i>b</i>
Temperatura	0,05	-0,11	*0,79	-0,18
Padavina	*0,47	*0,72	-0,35	*-0,53
MVZ (%)	*0,65	*0,62	-0,03	-0,43

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

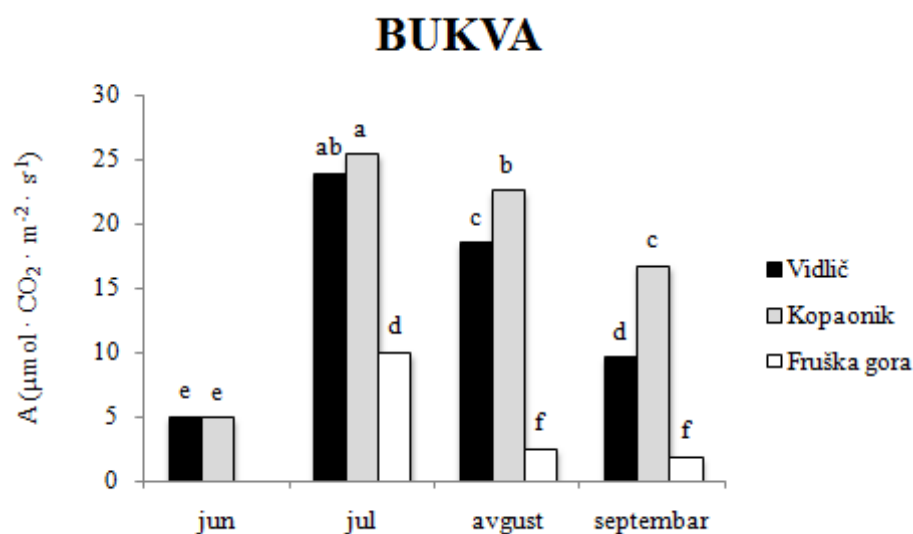
## 5.2. Istraživanje u 2012. godini

Uzorkovanje biljnog materijala i zemljišta za istraživanje u 2012. godini sprovedeno je na lokalitetima Vidlič, Kopaonik i Tara četiri puta u toku vegetacione sezone, u mesecima jun, jul, avgust i septembar. Izuzetak jet bilo istraživanje dinamike fizioloških parametara na uzorcima listova bukve lokaliteta Fruška gora, gde je uzimanje uzoraka vršeno tri puta u toku sezone (u mesecima jul, avgust i septembar).

### 5.2.1. Dinamika fotosintetičke aktivnosti (A) tokom vegetacionog perioda

#### *Bukva*

Najmanje prosečne vrednosti fotosintetičke aktivnosti (A) listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su na početku vegetacione sezone, u mesecu junu ( $4,92 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), dok su najveće brzine fotosintetičke asimilacije  $\text{CO}_2$  konstatovane pri drugom merenju, u julu ( $19,7 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.19.). Niske vrednosti fotosintetičke aktivnosti su verovatno posledica niskih atmosferskih temperatura na ispitivanim lokalitetima, dok je povećanje fotosinteze u julu registrovano kao posledica uticaja pogodnih uslova sredine - optimalne temperature i zadovoljavajuća vlažnost zemljišta (Sl. 4.4 i Sl. 4.6). Sa odmicanjem vegetacionog perioda, fotosinteza se značajno smanjivala na svim lokalitetima od jula do septembra. U avgustu je prosečna fotosinteza za sve lokalitete bila  $14,48 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . U poslednjoj fazi merenja (septembar) došlo je do smanjenja ili stagnacije u fotosintetičkoj aktivnosti bukve na svim lokalitetima i prosečna fotosintetička aktivnost iznosila je  $9,34 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Najveće prosečne vrednosti fotosintetičke aktivnosti listova bukve u svim periodima uzorkovanja registrovane su na istraživačkom području Kopaonik, a najmanje vrednosti izmerene su na lokalitetu Fruška gora. Najviše merene vrednosti na lokalitetu Kopaonik rezultat su povoljnih abiotičkih uslova staništa, jer se ispitivana populacija bukve nalazila u blizini potoka, zbog čega je imala optimalne uslove vlažnosti za fotosintezu i transpiraciju. Niske fotosintetičke aktivnosti zabeležene na lokalitetu Fruška gora posledica su deficita vode u zemljištu nastalog zbog izuzetno male količine padavina na ovom lokalitetu (Sl. 4.4 i Sl. 4.5).

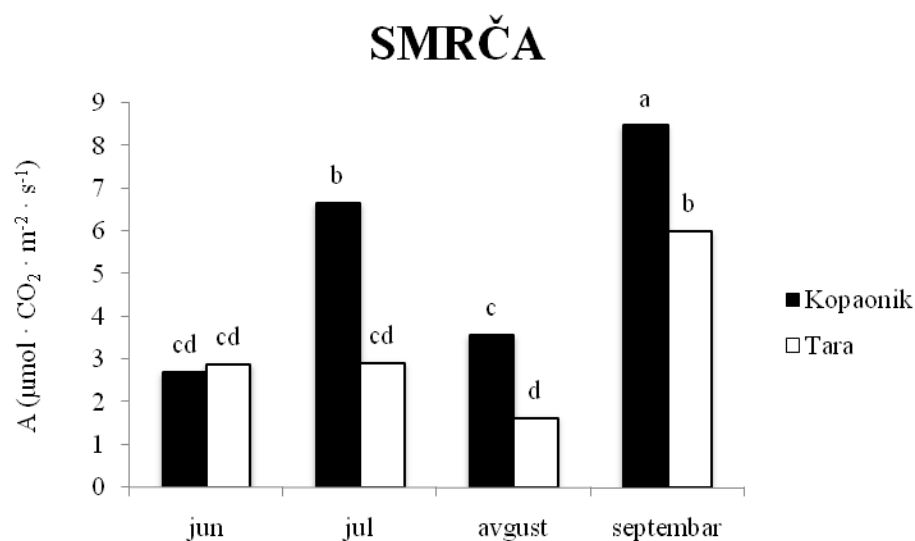


Slika 5.19.: Dinamika intenziteta fotosinteze biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 2,248)

#### *Smrča*

Najmanja prosečna vrednost fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub> za oba ispitivana lokaliteta dobijena je na početku (jun) i u sredini ispitivanog vegetacionog perioda (avgust), i iznosila je 2,8 i 2,61 µmol·CO<sub>2</sub>·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> (Sl. 5.20.). Niske vrednosti fotosinteze na početku sezone verovatno su rezultati niskih temperatura vazduha na dan merenja koje su u junu iznosile 14,31°C i 13,9 °C. Slični temperaturni uslovi postojali su i u avgustu (15,94°C i 16,5°C), te je posledično zabeležena i slična fotosintetička aktivnost u ovom periodu. Najveća vrednost intenziteta fotosinteze, što je predstavljalo i signifikantno povećanje u odnosu na prethodni period, utvrđeni su pri kraju vegetacione sezone, u septembru, kada je prosečna fotosintetička aktivnost listova smrče za oba lokaliteta bila 7,24 µmol·CO<sub>2</sub>·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>. Upoređujući fotosintetičku aktivnost u odnosu na lokalitet, može se konstatovati da su listovi ispitivanih jedinki smrče imali signifikantno veću fotosintetičku asimilaciju na lokalitetu Kopaonik u svim periodima ispitivanja (jul, avgust, septembar), dok je jedino na početku merenja, u junu, fotosintetička asimilacija listova smrče bila slična na oba lokaliteta.

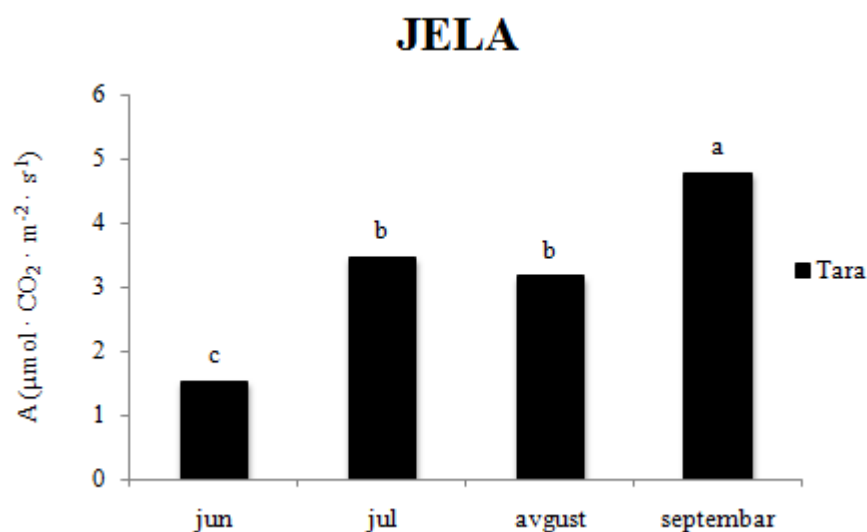
Signifikantno povećanje fotosintetičke aktivnosti u septembru na oba ispitivana lokaliteta verovatno se javilo kao posledica povoljnijih uslova vlažnosti zemljišta (MVZ) u tom periodu. Takođe, pretpostavka je da su pogodni temperaturni uslovi u septembru uslovlili statistički značajno povećanje fotosinteze listova smrče na ovim lokalitetima.



Slika 5.20.: Dinamika intenziteta fotosinteze biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR:1,523)

### *Jela*

Fotosintetički parametri mereni su na uzorcima biljaka jela u populaciji na lokalitetu Tara (Sl. 21.). Prosečna fotosintetička aktivnost, zabeležena za ceo period merenja, bila je  $3,23 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , pri čemu je najveća  $\text{CO}_2$  fotosintetička asimilacija registrovana na kraju vegetacione sezone ( $4,78 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Sa odmicanjem vegetacionog perioda konstatovano je signifikantno povećanje intenziteta fotosinteze. Niske vrednosti  $\text{CO}_2$  asimilacije na početku sezone rezultat su niskih temperatura vazduha u periodu pre početka eksperimentalnog merenja (dnevni prosek u četvoronedeljnom periodu je bio  $12,88 \text{ }^\circ\text{C}$ ), dok je signifikantno povećanje fotosinteze registrovano na kraju sezone zahvaljujući pogodnim uslovima sredine: optimalna vlažnost zemljišta (MVZ) i temperatura vazduha koja je u periodu pre merenja iznosila  $18,74 \text{ }^\circ\text{C}$  (Sl. 4.4. i Sl 4.6.).



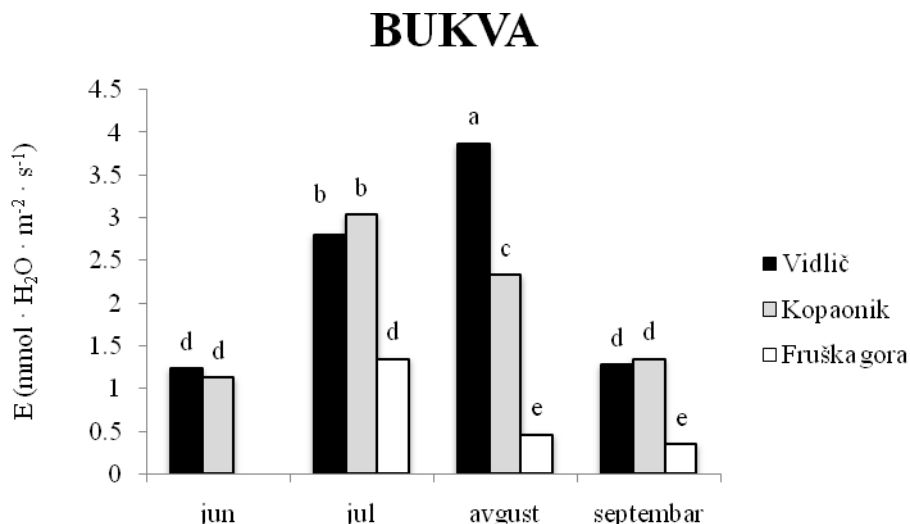
Slika 5.21.:Dinamika intenziteta fotosinteze biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR : 0,871)

### 5.2.2. Dinamika transpiracije (E) tokom vegetacionog perioda

#### *Bukva*

Analiza rezultata koji ukazuju na dinamiku transpiracije (E) listova bukve ukazuje je na signifikantnu zavisnost ovog parametra od ekoloških činilaca, odnosno od perioda merenja. Posle niskih junskih vrednosti transpiracije na svim ispitivanim lokalitetima došlo je do povećanja količine transpirirane vode sa listova tokom jula i avgusta, da bi procesi senescencije listova sa odmicanjem vegetacione sezone doveli do smanjenja transpiracionog odavanja  $\text{H}_2\text{O}$  (Sl. 5.22.). Najveće prosečne vrednosti transpiracije listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su u sredini merne sezone u periodu drugog ( $2,4 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) i trećeg merenja ( $2,22 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), dok su najmanje prosečne vrednosti utvrđene pri kraju sezone, u septembru ( $0,99 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Izuzetak je lokalitet Fruška gora gde su zabeležene izuzetno niske vrednosti transpiracije u avgustu i septembru. U toku cele merne sezone na lokalitetu Fruška gora konstatovane su signifikantno manje vrednosti transpiracije listova bukve u odnosu na ostala dva lokaliteta, što je posledica registrovane najniže vrednosti MVZ na ovom području zbog specifične lokacije

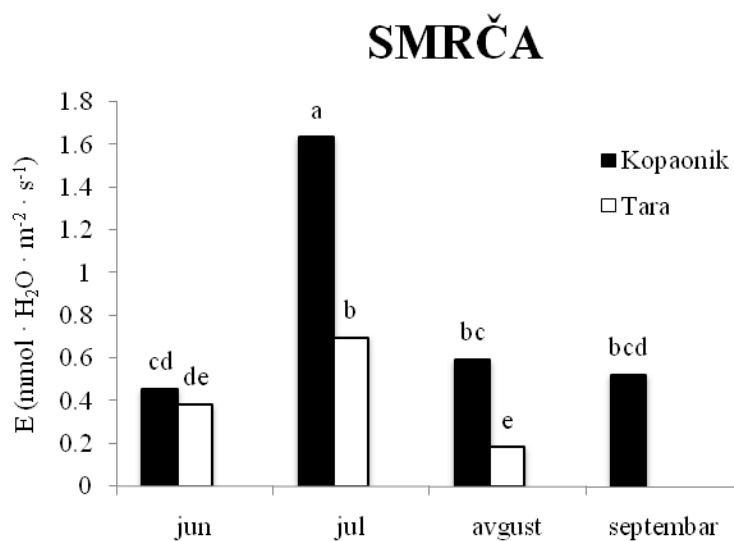
ispitivane populacije koja se nalazila na vrhu planine, odakle se voda brzo slivala u dolinu (Sl. 4.4).



Slika 5.22.: Dinamika intenziteta transpiracije biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 0,259)

### *Smrča*

Posle prosečne niske vrednosti transpiracije za oba ispitivana lokaliteta u junu ( $0,42 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), pri drugom merenju (jul) konstatovano je značajno povećanje u vrednostima transpiracije koje je prosečno iznosilo  $1,17 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Sl. 5.23.). Potom, odmicanjem vegetacionog perioda, registrovano je smanjenje transpiracionog odavanja  $\text{H}_2\text{O}$ . U avgustu je došlo do značajnog smanjenja u intenzitetu transpiracije na oba ispitivana lokaliteta. Podatak o intenzitetu transpiracije listova smrče u septembru, na lokalitetu Tara je izostao jer je merenje bilo nemoguće uraditi zbog nepovoljnih vremenskih uslova - kiša i velika atmosferska vlažnost usloveli su kondenzaciju u komori. Konstatovano je takođe da su vrednosti transpiracije u toku cele merne sezone bile veće na lokalitetu Kopaonik, čemu je razlog pogodna vlažnost zemljišta na ovom terenu.

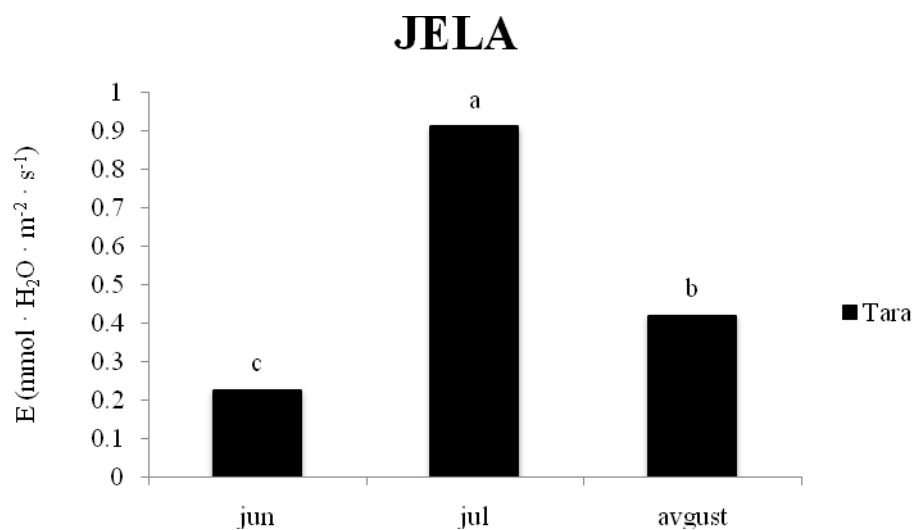


Slika 5.23.: Dinamika intenziteta transpiracije biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 0,2079)

### *Jela*

Prosečni intenzitet transpiracije listova jele zabeležen za ceo period merenja bio je nizak i iznosio je  $0,52 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , pri čemu je najmanja transpiracija registrovana na početku merenja ( $0,22 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.24.). Signifikantno veće vrednosti izmerene su u julu ( $0,91 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), dok je u avgustu opet utvrđeno značajno smanjenje u vrednostima E. Podatak o intenzitetu transpiracije listova jele na lokalitetu Tara u periodu uzorkovanja - septembar, nije bilo moguće izmeriti zbog nepovoljnih vremenskih prilika.



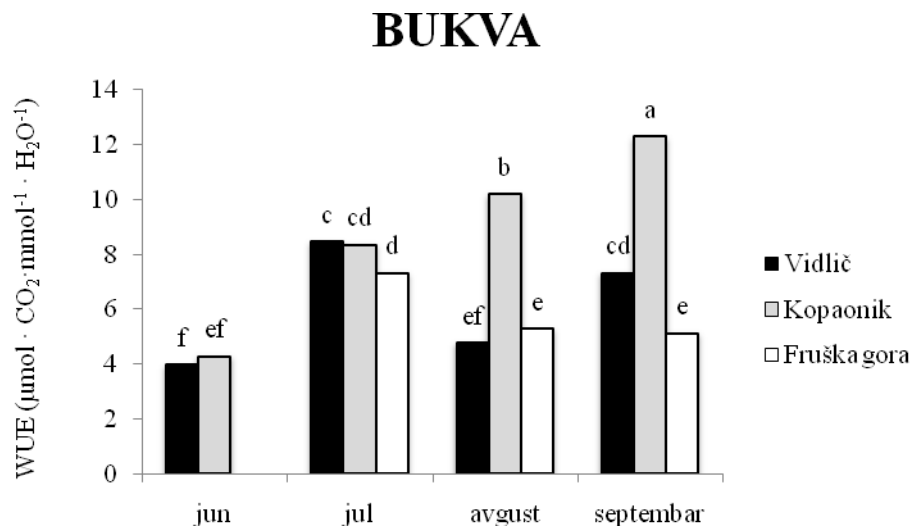


Slika 5.24.: Dinamika intenziteta transpiracije biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 0,1162)

### 5.2.3. Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) tokom vegetacionog perioda

#### *Bukva*

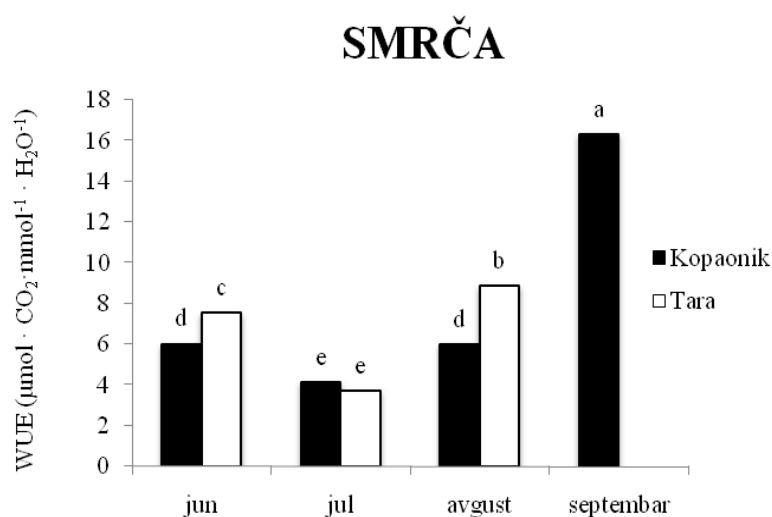
Najveće prosečne vrednosti efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su u julu ( $8,06 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ) i septembru ( $8,26 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ) (Sl. 5.25.). Odmicanjem vegetacionog perioda efikasnost iskorišćavanja vode u toku sezone zavisila je od ispitivane populacije i lokaliteta. Kontinuirano i signifikantno povećanje WUE konstatovano je na lokalitetu Kopaonik. Ovo povećanje posledica je visoke fotosintetičke aktivnosti listova bukve ovog područja. Na lokalitetu Fruška gora utvrđeno je smanjenje WUE od jula do avgusta, pri čemu se stalno niska vrednost održala do septembra. Populacija bukve na Fruškoj gori bila je locirana na vrhu planine, i oskudica vode u zemljištu na ovom mernom području bila je najizraženija. Najveće oscilacije u vrednostima WUE dobijenim za listove bukve, konstatovane su na lokalitetu Vidlič, tako da su u julu i septembru registrovane vrednosti bile značajno veće u odnosu na ostale mesece.



Slika 5.25: Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 1,092)

### *Smrča*

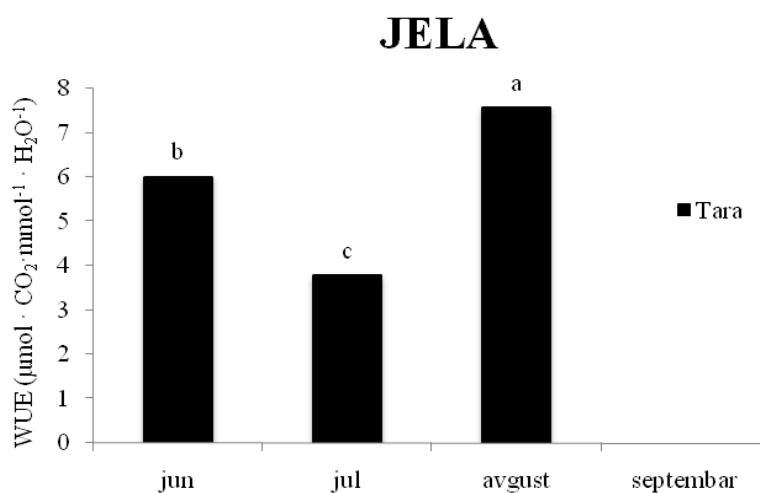
Promene WUE ispitivanih populacija smrče pratile su isti trend na oba ispitivana lokaliteta od juna do avgusta (Sl. 5.26.). Posle viših prosečnih vrednosti registrovanih u junu ( $6,78 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ), konstatovano je smanjenje u mesecu julu ( $3,92 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ), zatim je utvrđeno signifikantno povećanje u avgustu ( $7,43 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ). Na lokalitetu Tara intenzitet transpiracije nije bilo moguće odrediti za mesec septembar, te zbog toga nije bilo moguće izračunati ni WUE. Na lokalitetu Kopaonik prilikom poslednjeg merenja u sezoni (septembar) konstatovane su najviše vrednosti efikasnosti iskorišćavanja vode ( $16,31 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ), što je bilo uzrokovano većom fotosintetičkom asimilacijom  $\text{CO}_2$  u poslednjem merenju.



Slika 5.26.: Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2012 (NZR: 1,165)

#### *Jela*

Prosečna efikasnost iskorišćavanja vode zabeležena za ceo period merenja bila je  $5,79 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ , pri čemu su najveće vrednosti registrovane u avgustu ( $7,56 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ) (Sl. 5.27.). Promene WUE pratile su promene transpiracije, čime se objašnjava da su zabeležene vrednosti u julu bile niže od junskih i avgustovskih. Na lokalitetu Tara intenzitet transpiracije nije bilo moguće odrediti u septembru, zbog čega nije izračunat ni WUE.

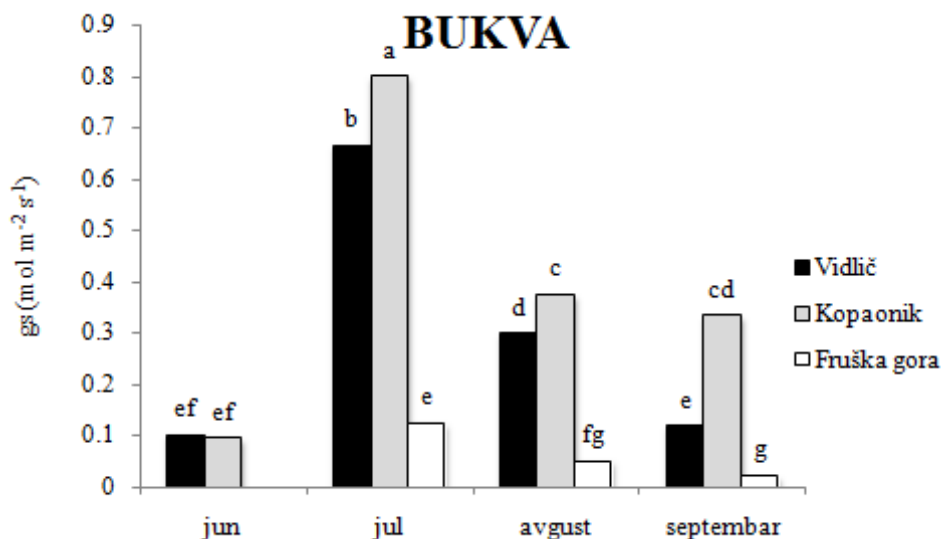


Slika 5.27.: Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR:0,844)

#### 5.2.4. Dinamika provodljivosti stoma ( $g_s$ ) tokom vegetacionog perioda

##### *Bukva*

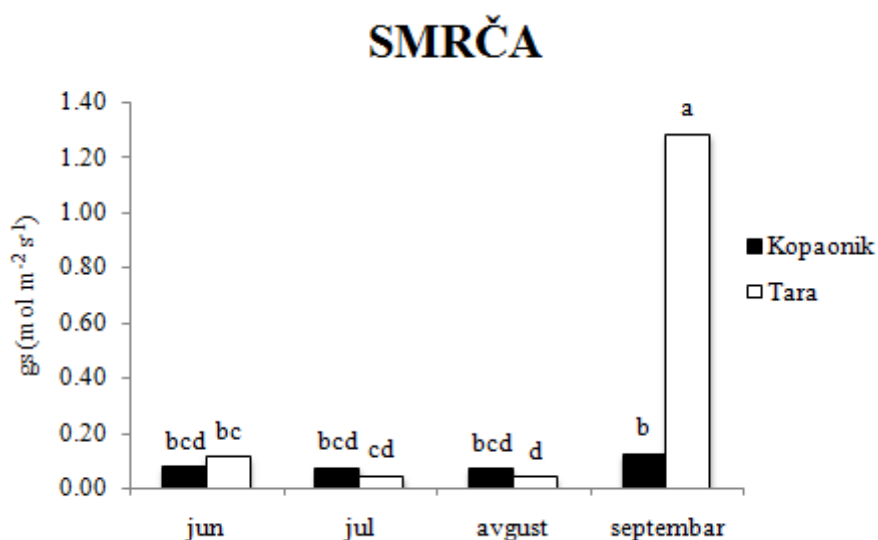
Najveće prosečne vrednosti provodljivosti stoma ( $g_s$ ) listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su u julu ( $0,53 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), dok su najmanje prosečne vrednosti konstatovane na početku merne sezone, u junu ( $0,097 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Sa odmicanjem vegetacionog perioda provodljivost stoma se smanjivala na svim ispitivanim lokalitetima od jula do septembra (Sl. 5.28.). U avgustu je prosečna provodljivost stoma za sve lokalitete bila  $0,24 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Klimatski činioci u septembru (poslednja faza merenja) uslovili su smanjenje  $g_s$ , ali utvrđene razlike bile su signifikantne samo na lokalitetu Vidlič. Izmerena prosečna vrednost provodljivosti stoma bukve, za sve lokalitete u poslednjoj fazi merenja, bila je  $0,16 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Sl. 5.28.). Pri svakom merenju signifikantno veće vrednosti  $g_s$  utvrđene su na lokalitetu Kopaonik, gde su MVZ i temperatura bile pogodne pri kraju vegetacione sezone (Sl. 4.4. i Sl. 4.6.). U toku merne sezone najniži rezultati za  $g_s$  dobijeni su na lokalitetu Fruška gora, gde su momentalna vlažnost zemljišta i prosečne dnevne padavine u tom periodu bili izuzetno niski. Ovakvi ekološki parametri uslovili su smanjenje protoka gasova stomatalnom regulacijom između tkiva lista i atmosfere.



Slika 5.28.: Dinamika provodljivosti stoma biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 0,063)

### Smrča

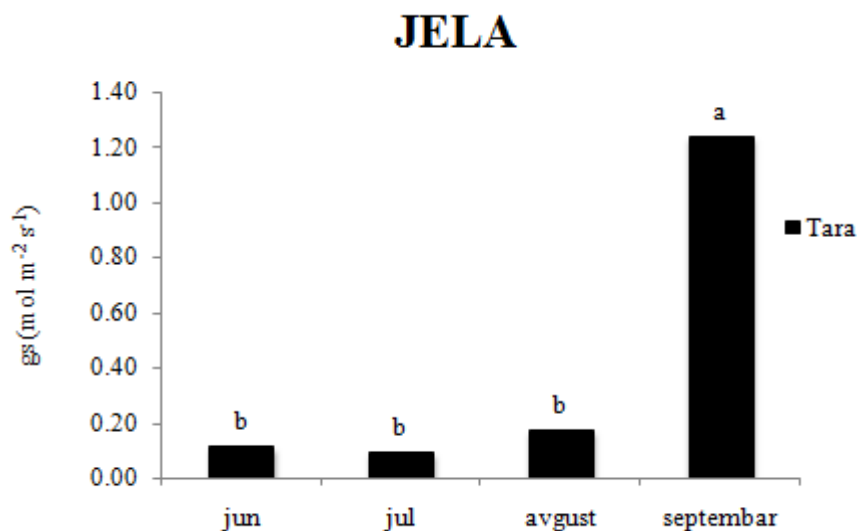
Utvrđene vrednosti gs populacije smrče na lokalitetu Kopaonik nisu pokazale signifikantne promene u toku vegetacione sezone i prosečno su iznosile  $0,08 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Sl. 5.29.). Takođe, nisu konstatovane značajne promene u vrednostima gs na lokalitetu Tara u periodu od juna do avgusta, te su prosečne vrednosti u tom periodu bile  $0,06 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Međutim, u septembru su zabeležene značajno veće vrednosti gs ( $1,28 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) u odnosu na prethodne mesece što je posledica povećanja vlažnosti vazduha na dan merenja.



Slika 5.29.: Dinamika provodljivosti stoma biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR 0,069)

### Jela

Prosečna provodljivost stoma zabeležena za ceo period merenja bila je  $0,4 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , pri čemu je najveća vrednost gs registrovana pri kraju mernog perioda ( $1,24 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.30.). Između vrednosti prvog (jun), drugog (jul) i trećeg (avgust) merenja nisu postojale značajne razlike u provodljivosti stoma, dok je signifikantno povećanje utvrđeno pri kraju istraživačkog perioda, u septembru.

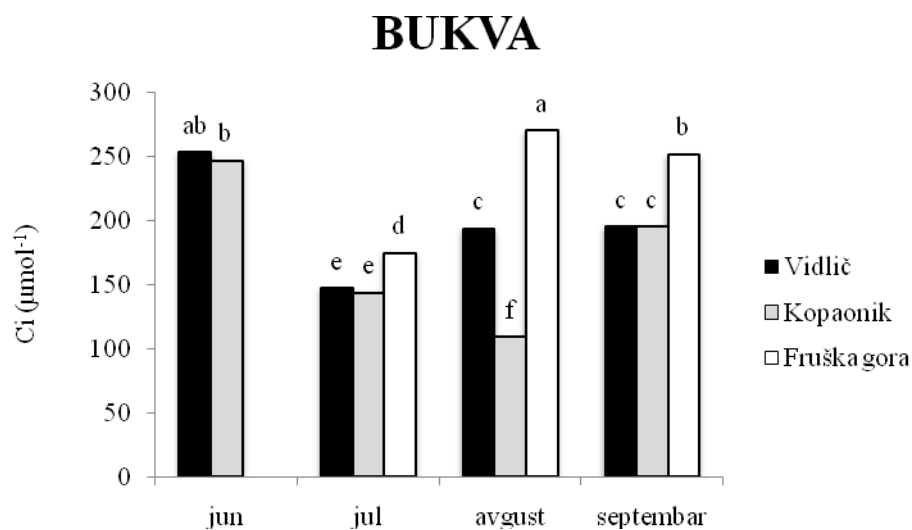


Slika 5.30.: Dinamika provodljivosti stoma biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 0,014)

#### 5.2.5. Dinamika intercelularne (substomatalne) $\text{CO}_2$ koncentracije ( $C_i$ ) tokom vegetacionog perioda

##### *Bukva*

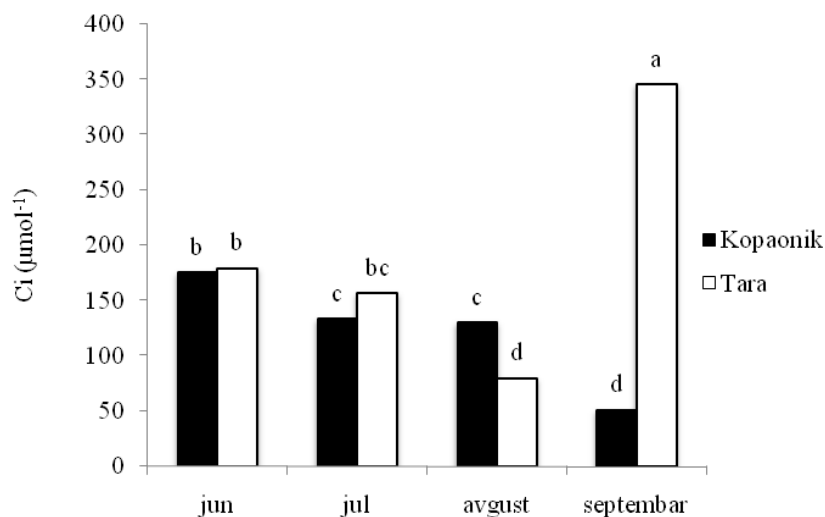
Najveće prosečne intercelularne koncentracije  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su na početku ( $251 \mu\text{mol}^{-1}$ ) i na kraju vegetacione sezone ( $214 \mu\text{mol}^{-1}$ ) (Sl. 5.31.). Promene u koncentraciji intercelularnog  $\text{CO}_2$  dešavale su se u zavisnosti od ispitivanih lokaliteta. Na lokalitetu Vidlič i Kopaonik signifikantno veće vrednosti  $C_i$  (substomatalne koncentracije  $\text{CO}_2$ ) u listu utvrđene su na početku merne sezone (jun) u odnosu na ostale ispitivane mesece, sa najnižim vrednostima na lokalitetu Vidlič u julu ( $148 \mu\text{mol}^{-1}$ ), i na lokalitetu Kopaonik u avgustu ( $109 \mu\text{mol}^{-1}$ ). Na ispitivanom području Fruška gora značajno veće vrednosti  $C_i$  registrovane su pri kraju merne sezone, s tim da između utvrđenih podataka iz avgusta i septembra nije postojala značajna razlika.



Slika 5.31.: Dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 17,77)

### *Smrča*

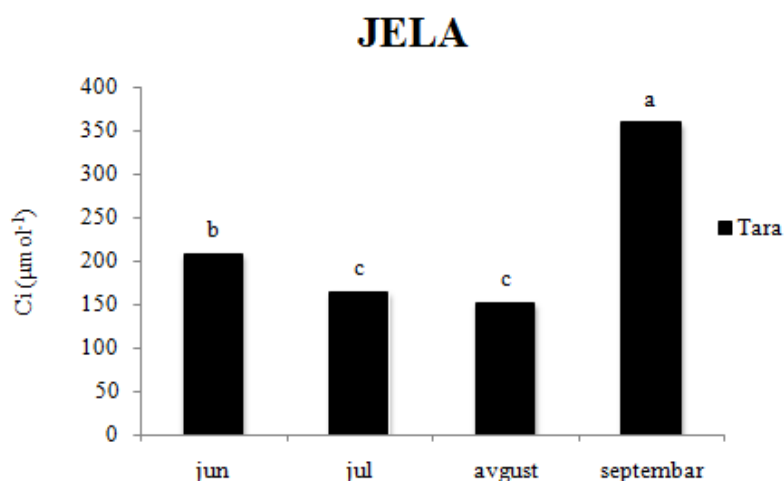
Najveća prosečna vrednost koncentracije CO<sub>2</sub> u stominoj duplji (Ci) za oba ispitivana lokaliteta registrovana je na kraju merenog vegetacionog perioda (septembar), i iznosila je 199 μmol<sup>-1</sup> (Sl. 5.32.). Na lokalitetu Kopaonik u listovima biljaka smrče vidljivo je značajno smanjenje Ci sa odmicanjem vegetacije, dok je na lokalitetu Tara uočljivo odsustvo kontinuiranog smanjenja Ci, jer su se pri kraju sezone, verovatno zbog kiše na dan merenja, vrednosti Ci povećavale (346 μmol<sup>-1</sup>).



Slika 5.32. Dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 36,44)

### *Jela*

Prosečna intercelularna CO<sub>2</sub> koncentracija u listovima jele, zabeležena za ceo period merenja, bila je 220 μmol<sup>-1</sup> (Sl. 5.33.). Od početka sezone do avgusta registrovano je značajno smanjenje substomatalne koncentracije CO<sub>2</sub>, dok je pri kraju sezone utvrđeno signifikantno povećanje vrednosti (359 μmol<sup>-1</sup>). Visoke vrednosti Ci u septembru rezultat su pojave kiše na dan merenja, što je omogućilo veću provodljivost stoma i posledično, povećanje koncentracije CO<sub>2</sub> u listu.



Slika 5.33.: Dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 29,77)

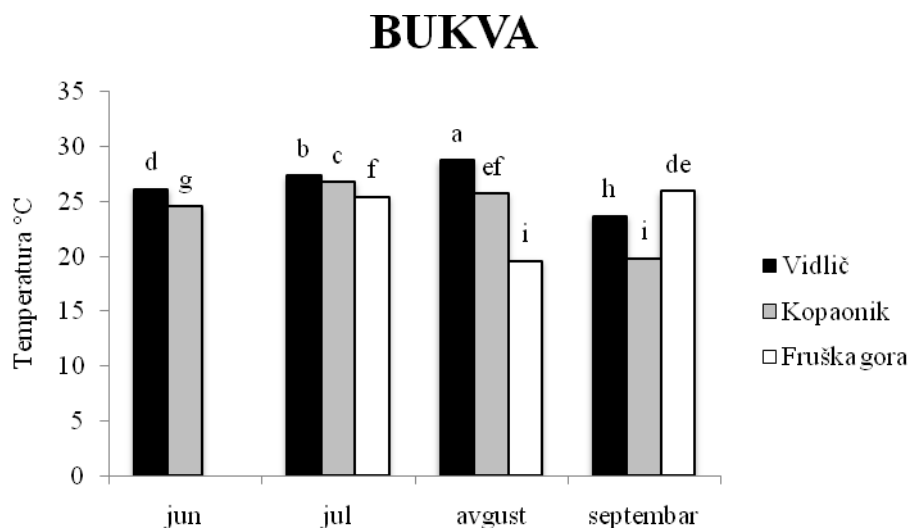


### 5.2.6. Temperatura listova (Tl) u toku vegetacionog perioda

#### Bukva

Najveće prosečne vrednosti temperature listova (Tl) bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su u julu (26,52 °C). Sa starenjem listova i odmicanjem vegetacionog perioda prosečna temperatura listova se smanjivala, tako da su najmanje prosečne vrednosti registrovane pri kraju perioda merenja, u septembru (23,16 °C) (Sl. 5.34.).

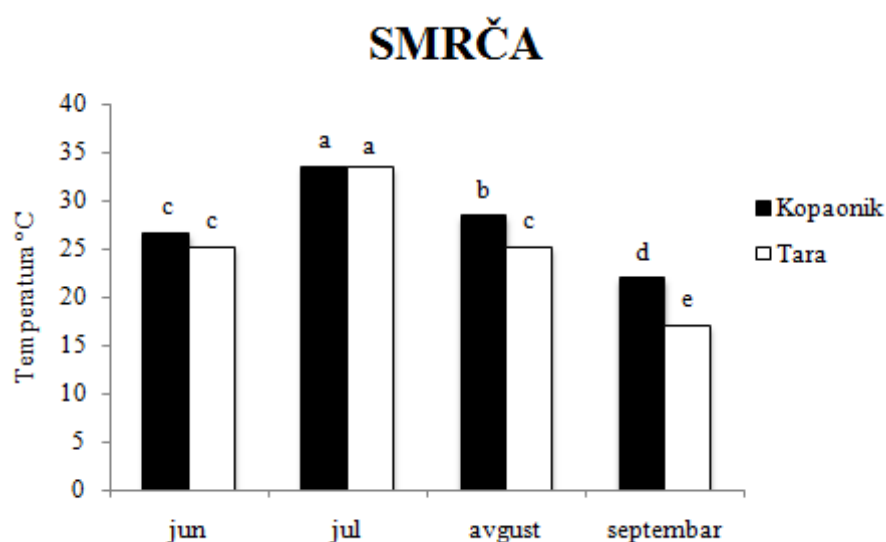
Temperature listova ispitivanih biljaka u šumskim populacijama tokom sezone su pokazivale različite tendencije i zavisile su od uslova spoljašnje sredine. Na lokalitetima Vidlič i Kopaonik vidljivo je kontinuirano povećanje temperatura listova do sredine vegetacione sezone, tako da su najveće temperature listova registrovane u avgustu na lokalitetu Vidlič (28,77 °C), nakon čega je došlo do značajnog smanjenja vrednosti ovog parametra. Naime, na lokalitetu Fruška gora došlo je do smanjenja Tl u periodu od jula do avgusta kada su i utvrđene najniže lisne temperature (19,63 °C). Nakon toga, došlo je do značajnog povećanja Tl na lokalitetu Fruška gora na kraju sezone (Sl. 5.34.).



Slika 5.34.: Temperature listova biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 0,36)

*Smrča*

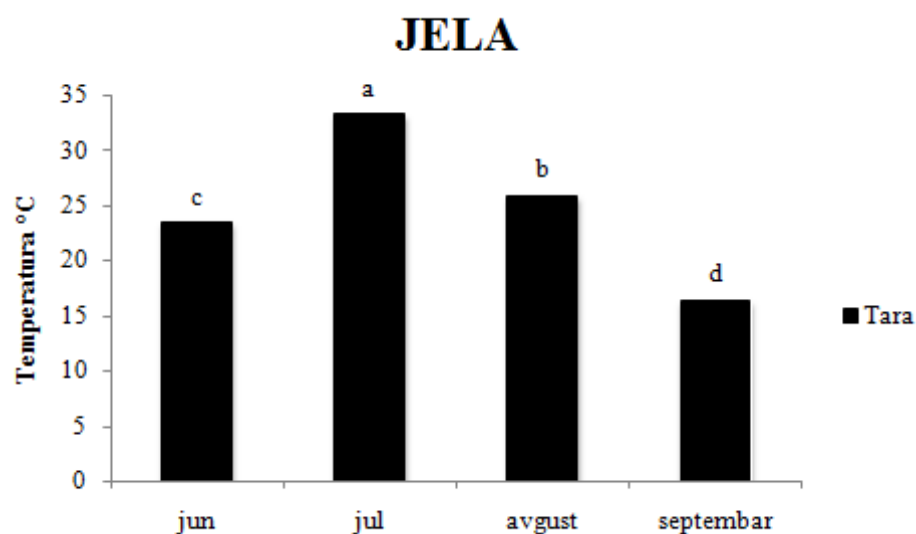
U junu je prosečna lisna temperatura ispitivanih uzoraka biljaka smrče bila 25,82 °C. U drugom merenju došlo je do signifikantnog povećanja Tl, tako da su prosečne temperature za oba lokaliteta iznosile 33,44 °C (Sl. 5.35.). Posle julskog povećanja utvrđeno je kontinuirano i signifikantno smanjenje Tl do pri kraju perioda merenja, tako da su najniže prosečne vrednosti konstatovane u septembru (19,43 °C). Listovi biljaka sa lokaliteta Kopaonik su tokom mernog perioda najčešće imali slične ili više vrednosti Tl, od registrovanih vrednosti na uzorcima biljaka lokaliteta Tara.



Slika 5.35.: Temperature listova biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 1,762)

*Jela*

Prosečna temperatura listova jele zabeležena za ceo period merenja bila je 24,67 °C. Posle nižih vrednosti Tl u junu, registrovano je povećanje u drugom merenju (jul), kad su i konstatovane najviše vrednosti Tl (33,2 °C) (Sl. 5.36.). Sa starenjem vegetacije utvrđeno je kontinuirano i značajno smanjenje Tl, tako da su najniže vrednosti utvrđene u septembru (16,3 °C).



Slika 5.36.: Temperature listova biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2012. godine (NZR: 0,671)

#### 5.2.7. Promene u koncentraciji pigmenata u toku vegetacionog perioda

##### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti hlorofila *a* (Chl *a*) listova bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su na početku perioda merenja, u junu ( $9,53 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Tab. 5.9.). Senescencija je uslovila smanjenje sadržaja Chl *a* na svim lokalitetima, pri čemu je smanjenje bilo signifikantno samo na lokalitetima Vidlič i Kopaonik. U avgustu je prosečna koncentracija Chl *a* za sve lokalitete bila  $8,25 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ . U poslednjoj fazi merenja (septembar) došlo je do smanjenja ili stagnacije u sadržaju ovog pigmenta. Izmerena prosečna vrednost Chl *a* listova bukve, za sve lokalitete u poslednjoj fazi merenja, bila je  $7,48 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ . Smanjenje koncentracije Chl *a* posledica je senescencije listova, ali je bilo indukovano i pojavom zemljišne suše (Tab. 5.9.).

Najveće prosečne vrednosti hlorofila *b* (Chl *b*) u lisnim uzorcima bukve sa ispitivanih lokaliteta, registrovane su na početku merenja, u junu ( $3,41 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Tab. 5.9.). Dinamika promene sadržaja Chl *b* bila je u korelaciji sa dinamikom koja je bila registrovana za Chl *a*. Pri kraju ispitivane sezone sadržaj Chl *b* smanjio se na svim ispitivanim lokalitetima, a ovo smanjenje je bilo značajno samo u uzorcima listova bukve lokaliteta Kopaonik.

Najveća prosečna vrednost ukupnih hlorofila (Chl *a+b*) listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovana je na početku perioda merenja i iznosila je 12,94 mg·g<sup>-1</sup> (Tab. 5.9.). Smanjenje ukupnog hlorofila bilo je uočljivo sa senescencijom, što je bilo signifikantno za lokalitet Vidlič. Najmanje prosečne vrednosti za sve ispitivane lokalitete konstatovane na kraju mernog perioda, u septembru (10,09 mg·g<sup>-1</sup>).

Na početku merne sezone (jun) utvrđene su i najveće prosečne vrednosti ukupnih karotenoida (2,52 mg·g<sup>-1</sup>), iako kasnije, tokom sezone nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji ovog pigmenta (Tab. 5.9.).

Tabela 5.9.: Koncentracija fotosintetičkih pigmenata biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2012. godine

Vrsta	lokalitet	Datum	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	karotenoidi		
bukva	Vidlič	jul	10,06 a	3,58 a	13,65 a	2,73 a		
		avgust	8,61 ab	3,00 abc	11,61 abc	2,38 a		
		septembar	8,07 bc	2,9 abc	10,97 bcd	2,44 a		
	Kopaonik	jul	9,92 a	3,65 a	13,57 a	2,47 a		
		avgust	7,32 bc	2,34 bc	9,66 cd	2,16 a		
		septembar	6,44 c	2,2 c	8,64 a	2,22 a		
	Fruška gora	jul	8,61 ab	3,00 abc	11,61 abc	2,38 a		
		avgust	8,83 ab	3,32 ab	12,15 ab	2,27 a		
		septembar	7,94 bc	2,71 abc	10,66 bcd	2,18 a		
		NZR		1,69	0,96	2,4	0,6	

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0.05$

### *Smrča*

Najveća prosečna vrednost u koncentraciji Chl *a* listova smrče oba lokaliteta, zabeležena je u julu (2,75 mg·g<sup>-1</sup>). Tokom vegetacione sezone nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji ovog pigmenta (Tab. 5.10.).

U toku merne sezone koncentracija Chl *b* u lisnim uzorcima stabala smrče nije se značajno menjala (Tab. 5.10.). Najveće prosečne vrednosti utvrđene su pri prvom merenju, u junu (1,08 mg·g<sup>-1</sup>).

Između utvrđenih vrednosti svih Chl *a+b* nije registrovana značajna razlika tokom sezone (Tab. 5.10.).

Najveća prosečna vrednost sadržaja ukupnih karotenoida utvrđena je u drugom merenju, u julu (0,86 mg·g<sup>-1</sup>), dok su najmanje prosečne vrednosti registrovane u avgustu (0,48 mg·g<sup>-1</sup>) (Tab. 5.10.). Postojalo je signifikantno smanjenje u količini karotenoida upoređujući vrednosti koje su dobijene u julu sa avgustovskim

vrednostima na oba lokaliteta. Pri kraju sezone registrovano je povećanje karotenoida, a ovo je bilo značajno samo na lokalitetu Kopaonik.

### *Jela*

U toku merne sezone prosečna koncentracija Chl *a* u lisnim uzorcima jele za ceo period merenja iznosila je 2,34 mg·g<sup>-1</sup>. Smanjenje sadržaja ovog pigmenta je registrovano u periodu od juna do avgusta, nakon čega je pri kraju sezone (septembar) došlo do njegovog povećanja (Tab. 5.10.).

Prosečna koncentracija Chl *b* u lisnim uzorcima jele zabeležena za ceo period merenja iznosila je 1,06 mg·g<sup>-1</sup>. U toku merne sezone nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji ovog pigmenta (Tab. 5.10.).

Prosečna koncentracija Chl *a+b* listova jele, zabeležena za ceo period merenja, bila je 3,40 mg·g<sup>-1</sup>. U toku merne sezone nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji ukupnog hlorofila (Tab. 5.10.).

Prosečna koncentracija karotenoida listova jele za ceo period merenja iznosila je 0,68 mg·g<sup>-1</sup>. U toku vegetacione sezone registrovano je smanjenje u koncentraciji ispitivanih pigmentata do avgusta, dok je pri kraju sezone zabeleženo njeno značajno povećanje (Tab. 5.10.).

Tabela 5.10.: Koncentracija fotosintetičkih pigmentata biljaka smrče i jele tokom vegetacionog perioda 2012. godine

Vrsta	lokalitet	Datum	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	karotenoidi	
Smrča	Kopaonik	jun	2,42 ab	1,07 a	3,50 a	0,73 ab	
		jul	3,27 a	1,01 a	4,28 a	1,05 a	
		avgust	2,30 ab	0,74 a	3,03 a	0,65 bc	
		septembar	2,40 ab	1,03 a	3,40 a	0,76 ab	
	Tara	jun	1,50 b	1,08 a	2,58 a	0,40 bc	
		jul	2,24 ab	0,68 a	2,92 a	0,68 ab	
		avgust	1,58 b	0,77 a	2,34 a	0,30 c	
		septembar	2,19 ab	0,65 a	2,84 a	0,77 ab	
	NZR			1,199	1,185	2,169	0,3766
	Jela	Tara	jun	2,60 ab	1,36 a	3,95 a	0,80 ab
jul			1,84 b	0,59 a	2,43 a	0,59 bc	
avgust			1,86 b	1,35 a	3,21 a	0,34 c	
septembar			3,07 a	0,93 a	4,01 a	0,99 a	
NZR			1,185	1,317	2,38	0,3854	

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

### 5.2.8. Promene u sadržaju makroelemenata u toku vegetacionog perioda 2012. godine

#### 5.2.8.1. Sadržaj makronutrijenta azota u listovima (% u suvoj biljnoj supstanci)

##### *Bukva*

Najveći prosečni sadržaj azota (N) u uzorcima listova bukve svih lokaliteta dobijen je na početku ispitivanog vegetacionog perioda; u junu je iznosio 2,59% , u julu 2,55% (Tab. 5.11.). Sadržaj N u listovima se značajno smanjivao na svim lokalitetima sa starenjem listova, tako da su u septembru utvrđene njegove najmanje prosečne vrednosti (2,01%).

##### *Smrča*

Tokom vegetacije u lisnim uzorcima biljaka smrče, na oba ispitivana lokaliteta došlo je do povećanja sadržaja azota, tako da su najveće prosečne vrednosti utvrđene u septembru (1,7%). Povećanje sadržaja N u suvoj supstanci listova biljaka smrče lokaliteta Tara nije bilo signifikantno, dok je u listovima smrče, koji su uzorkovani sa lokaliteta Kopaonik, registrovano statistički značajno povećanje ovog makroelementa (Tab. 5.11).

##### *Jela*

Prosečna koncentracija N u uzorcima listova smrče u ispitivanim vremenskim periodima bila je 1,36%. Između zabeleženih vrednosti u junu i u septembru nije postojala značajna razlika (Tab. 5.11.).

Tabela 5.11.: Sadržaj azota (%) u listovima ispitivanih jedinki bukve, smrče i jele u toku vegetacionog perioda 2012. godine

		jun	jul	avgust	septembar	NZR
Bukva	Vidlič	2,73 a	2,63 b	2,55 c	1,67 g	0,063
	Koponik	2,45 d	2,55 c	2,11 f	2,18 e	
	Fruška gora	–	2,48 d	2,66 b	2,19 e	
Smrča	Koponik	1,33 b	1,74 a	1,38 b	1,73 a	0,26
	Tara	1,57 ab	1,34 b	1,53 ab	1,66 a	
Jela	Tara	1,4 ab	1,15 c	1,33 bc	1,57 a	0,201

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

### 5.2.8.2. Sadržaj makronutrijenta fosfora u listovima (% u suvoj biljnoj supstanci)

#### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti koncentracije fosfora (P) u listovima bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su na početku perioda merenja (0,16 %). Tokom vegetacione sezone utvrđeno je značajno smanjenje u sadržaju ovog makroelementa na lokalitetima Vidlič i Kopaonik. Ustanovljeno smanjenje nije bilo značajno na lokalitetu Fruška gora (Tab. 5.12.).

#### *Smrča*

Najveća prosečna koncentracija P ispitivanih lokaliteta utvrđena je na početku merne sezone, u junu (0,12%) (Tab. 5.12.). U listovima ispitivanih biljaka smrče nisu konstatovane signifikantne promene u sadržaju ovog makroelementa.

#### *Jela*

Prosečna koncentracija P u uzorcima listova smrče u ispitivanom periodu bila je 0,09% (Tab. 5.12.). U listovima jele nisu utvrđene značajne promene u sadržaju P upoređujući vrednosti iz juna sa vrednostima dobijenim u septembru, dok je pri drugom i trećem merenju vrednost sadržaja fosfora bila signifikantno manja u odnosu na jun i septembar.

Tabela 5.12.: Sadržaju fosfora u listovima ispitivanih populacija bukve, smrče i jele u toku vegetacionog perioda 2012. godine

		jun	jul	avgust	septembar	NZR
Bukva	Vidlič	0,143 b	0,116 c	0,108 c	0,117 c	
	Kopaonik	0,174 a	0,133 bc	0,114 c	0,052 d	0,025
	Fruška gora	–	0,114 c	0,123 bc	0,112 c	
Smrča	Kopaonik	0,13 ab	0,15 a	0,05 e	0,07 de	0,044
	Tara	0,12 abc	0,08 cde	0,10 bcd	0,10 bcd	
Jela	Tara	0,11 a	0,07 c	0,08 bc	0,10 ab	0,020

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

### 5.2.8.3. Sadržaj makronutrijenta kalijuma u listovima (% u suvoj biljnoj supstanci)

#### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti u koncentraciji kalijuma (K) listova bukve, za sve ispitivane lokalitete, utvrđene su na početku vegetacione sezone (0,71%), dok su najmanje prosečne vrednosti registrovane u septembru (0,57%) (Tab. 5.13.). U toku merne sezone koncentracija kalijuma signifikantno se povećavala u listovima odabranih biljaka iz populacije bukve na lokalitetu Fruška gora, dok je obrnuta tendencija bila specifična za lokalitet Kopaonik. Rezultati ukazuju da postoje različite reakcije biljaka bukve u pogledu akumulacije K u listovima zavisno od uslova spoljašnje sredine.

#### *Smrča*

Najveće prosečne koncentracije K u uzorcima listova tokom sezone utvrđene su u julu (0,6%), dok su najmanje prosečne vrednost registrovane u septembru (0,47%) (Tab.5.13.). Na lokalitetu Kopaonik u ispitivanim lisnim uzorcima posle julskog povećanja utvrđeno je signifikantno smanjenje K pri kraju vegetacione sezone. Na lokalitetu Tara utvrđena je suprotna tendencija, naime posle registrovane niske koncentracije K u julu došlo je do povećanja sadržaja ovog makroelementa, tako da između početka i kraja sezone nisu registrovane značajne promene.

#### *Jela*

U uzorcima listova jele na lokalitetu Tara nisu utvrđene značajne promene u koncentraciji makroelementa kalijuma (Tab.5.13.). Zabeležene prosečne koncentracije kalijuma u lisnim uzorcima jele u toku merne sezone iznosile su 0,51%



Tabela 5.13.: Sadržaju kalijuma (%) u listovima ispitivanih populacija bukve, smrče i jele u toku vegetacionog perioda 2012. godine

		jun	jul	avgust	septembar	NZR
BUKVA	Vidlič	0,69 abc	0,59 bcde	0,54 cde	0,59 bcde	
	Kopaonik	0,73 ab	0,74 ab	0,52 de	0,3 f	0,154
	Fruška gora	–	0,46 ef	0,68 abcd	0,81 a	
SMRČA	Kopaonik	0,51cde	0,71 a	0,41 ef	0,36 f	0,10
	Tara	0,61 abc	0,48 de	0,67 ab	0,57 bcd	
JELA	Tara	0,64 a	0,56 a	0,54 a	0,51 a	0,27

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

#### 5.2.8.4. Sadržaj makronutrijenta kalcijuma u listovima (% u suvoj biljnoj supstanci)

##### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti sadržaja kalcijuma (Ca) listova bukve za sve ispitivane lokalitete utvrđene su u julu (1,79%), dok su najmanje konstatovane pri kraju mernog perioda (1,27%) (Tab. 5.14.). Sadržaj kalcijuma značajno se smanjio od juna do septembra u uzorcima listova bukve na ispitivanom području Fruška gora. Na lokalitetu Vidlič je konstatovano značajno smanjenje koncentracije Ca u listovima, dok na lokalitetu Kopaonik, izuzev julskog povećanja, nisu utvrđene značajne promene u sadržaju Ca.

##### *Smrča*

Najveći prosečni sadržaj Ca u listovima smrče za oba ispitivana lokaliteta utvrđen je u avgustu (1,52%) (Tab. 5.14.). Sa prolongiranjem vegetacione sezone, od jula, kada je došlo do statistički značajnog povećanja u odnosu na junsko merenje, u uzorcima listova ispitivanih biljaka smrče lokaliteta Kopaonik nisu utvrđene signifikantne promene u koncentraciji Ca do kraja mernog perioda. Na lokalitetu Tara utvrđeno je signifikantno povećanje sadržaja Ca u drugoj polovini perioda monitoringa.

*Jela*

Prosečna koncentracija Ca u uzorcima listova jele u toku merne sezone bila je 1,04% (Tab. 5.14.). Značajno povećanje sadržaja ovog makroelementa utvrđeno je u septembru.

Tabela 5.14: Sadržaju kalcijuma u listovima ispitivanih bukva, smrča i jela u toku vegetacionog perioda 2012. godine

		jun	jul	avgust	septembar	NZR
BUKVA	Vidlič	1,86 ab	1,87 ab	1,81 ab	1,02 d	0,089
	Kopaonik	0,97 d	1,61 c	0,95 d	0,997 d	
	Fruška gora	–	1,88 a	1,64 c	1,78 b	
Smrča	Kopaonik	0,98 cd	0,86 de	1,08 c	1,02 cd	0,184
	Tara	0,78 e	0,69 e	1,96 a	1,63 b	
Jela	Tara	0,84 b	0,94 b	0,88 b	1,5 a	0,142

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

### 5.2.9. Korelacije između podataka dobijenih u 2012. godini

Na osnovu programa StatSoft 7 urađena je analiza podataka i dobijene su sledeće značajne korelacije (u obzir su uzeti svi lokaliteti i sve ispitivane vrste) (Tab. 5.15., Tab. 5.16.):

– pozitivna korelacija utvrđena je između

- ✓ intenziteta fotosinteze i intenziteta transpiracije,
- ✓ intenziteta fotosinteze i efikasnosti iskorišćavanja vode,
- ✓ intenziteta fotosinteze i svih fotosintetičkih pigmenata,
- ✓ intenziteta transpiracije i svih fotosintetičkih pigmenata,
- ✓ provodljivosti stoma i intercelularne (substomatalne) koncentracije CO<sub>2</sub>,

– negativna korelacija je konstatovana između:

- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije,
- ✓ temperature lista i provodljivosti stoma,
- ✓ momentalne vlažnosti zemljišta i koncentracije fotosintetičkih pigmenata (Chl *a*, Chl *a+b* i karotenoida)

Tabela 5.15.: Korelacije između fizioloških parametara ispitivanih biljaka u 2012. godini

	A	E	WUE	gs	Ci	Chl a	Chl b	Chl a+b	karotenoidi
A	1,00	*0,92	*0,49	0,42	-0,35	*0,54	*0,46	*0,52	*0,52
E	*0,92	1,00	0,16	0,41	-0,25	*0,59	*0,49	*0,57	*0,57
WUE	*0,49	0,16	1,00	0,10	*-0,50	0,02	0,04	0,03	0,03
gs	0,42	0,41	0,10	1,00	*0,48	0,00	-0,06	-0,01	-0,01
Ci	-0,35	-0,25	*-0,50	*0,48	1,00	0,05	0,02	0,04	0,09
Chl a	*0,54	*0,59	0,02	0,00	0,05	1,00	*0,97	*1,00	*0,98
Chl b	*0,46	*0,49	0,04	-0,06	0,02	*0,97	1,00	*0,98	*0,92
Chl a+b	*0,52	*0,57	0,03	-0,01	0,04	*1,00	*0,98	1,00	*0,97
karotenoidi	*0,52	*0,57	0,03	-0,01	0,09	*0,98	*0,92	*0,97	1,00

\* značajno na nivou p&lt;0,05

Tabela 5.16: Korelacije između ispitivanih fizioloških parametara i ekoloških uslova sredine u 2012. godini

	Chl a	Chl a+b	karotenoidi
padavine	-0,21	-0,23	-0,21
MVZ (%)	*-0,47	*-0,46	*-0,45

\* značajno na nivou p&lt;0,05

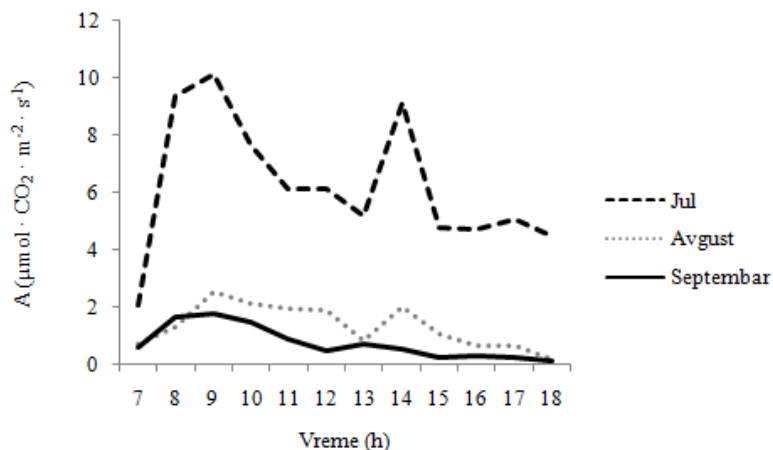
### 5.3. Rezultati kontinuiranog dnevnog merenja fizioloških parametara listova bukve lokaliteta Fruška gora u 2012. godini

Tokom vegetacione sezone 2012. godine, na lokalitetu Fruška gora merenja fizioloških parametara listova bukve su vršena kontinuirano, u intervalu od jednog sata od 7 do 20 časova. Ova merenja su vršena u julu, avgustu i septembru.

#### 5.3.1. Dnevna i sezonska dinamika fotosintetičke aktivnosti (A) tokom vegetacionog perioda

Fotosintetička asimilacija CO<sub>2</sub> listova bukve na lokalitetu Fruška gora imala je ritmične promene u toku dana (Sl. 5.37.). Najveći intenzitet fotosinteze u julu (10,13  $\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) i avgustu (2,57  $\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) utvrđen je u prepodnevni satima, između 8.00 i 9.00 časova. Drugi maksimum fotosinteze zabeležen je u ranim popodnevni satima, u 14.00 časova (u junu: 9,2  $\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  i u avgustu: 1,99  $\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Registrovano povećanje fotosinteze bilo je statistički značajno u odnosu na ostale zabeležene vrednosti u toku dana. U septembru je registrovana

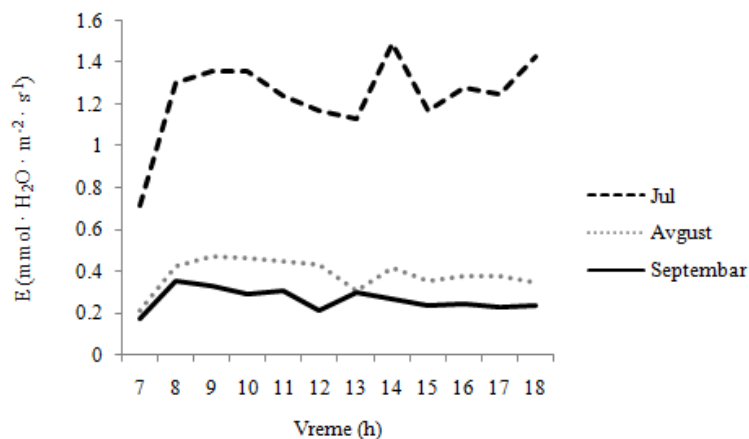
fotosintetička aktivnost bila najveća između 8.00 i 10.00 časova ( $1,8 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), dok u poslepodnevnim časovima nije registrovano statistički značajno povećanje ovog parametra. Upoređivanjem dobijenih podataka konstatovano je signifikantno smanjenje fotosinteze od jula do septembra.



Slika 5.37: Dnevna i sezonska dinamika fotosintetičke aktivnosti u 2012. godini (NZR: jul: 1,263; avgust: 0,324; septembar: 4,443)

### 5.3.2. Dnevna i sezonska dinamika intenziteta transpiracije ( $E$ ) tokom vegetacionog perioda

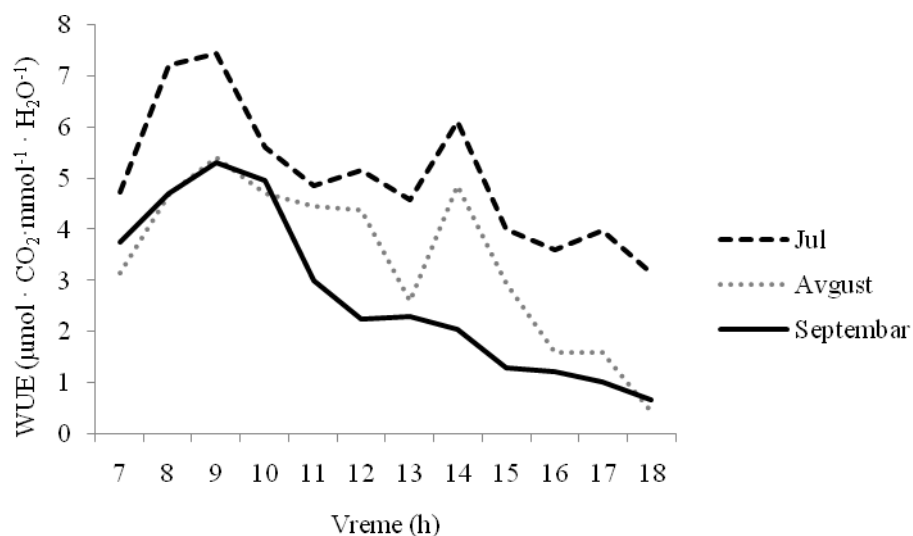
Na uzorcima listova stabala iz populacije bukve na Fruškoj gori u julu i avgustu, tokom dana registrovana su tri maksimuma intenziteta transpiracije (Sl. 5.38.). U julu su najveće vrednosti izmerene su između 8.00 i 10.00 časova ( $1,36 \text{ mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), kao i dva puta tokom popodneva, u 14.00 i 18.00 časova ( $1,49 \text{ mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  i  $1,43 \text{ mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Slična tendencija zabeležena je i u avgustu, kada je transpiracija bila maksimalna prepodne između 9.00 i 11.00 časova ( $0,47 \text{ mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), kao i poslepodne, u 14.00 i 17.00 časova ( $0,41 \text{ mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). U septembru su zabeležena dva pika transpiracije: prepodne, između 8.00 i 11.00 časova ( $0,35 \text{ mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), a popodne u 13.00 časova ( $\text{mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).



Slika 5.38.: Dnevne i sezonske promene u intenzitetu transpiracije u 2012. godini (NZR: jul: 0,148; avgust: 0,06236; septembar: 0,470)

### 5.3.3. Dnevna i sezonska dinamika efikasnosti iskoršćavanja vode (WUE) tokom vegetacionog perioda

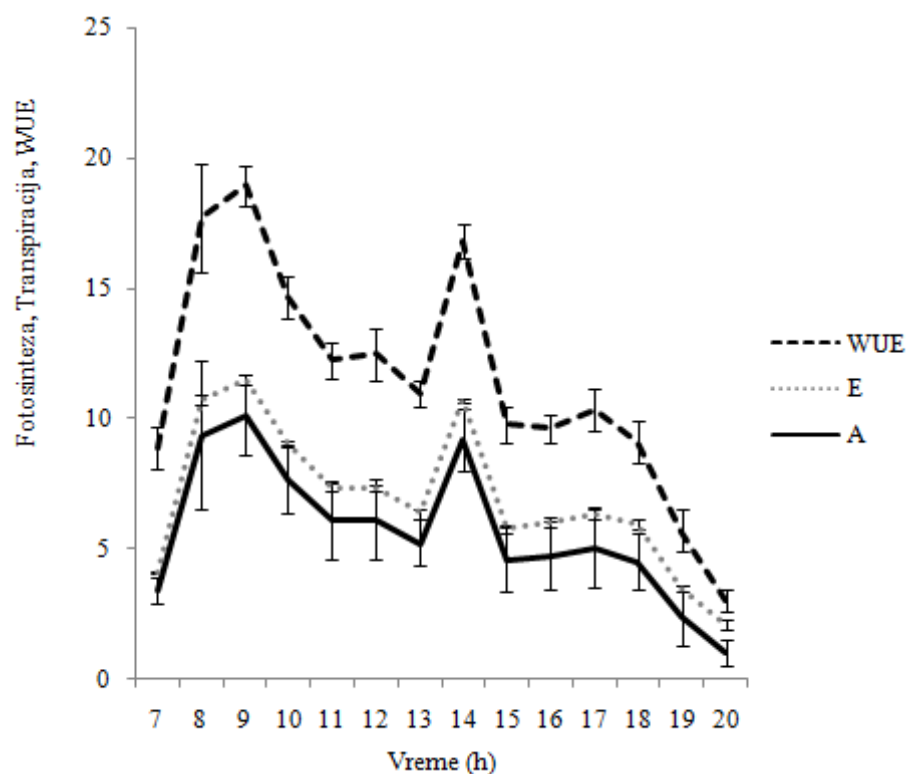
Efikasnost iskorišćavanja vode ( $WUE = A/E$ ) je fiziološki parametar koji je pokazao istu dnevnu dinamiku kao fotosintetička asimilacija  $CO_2$  (Sl. 5.39.). U julu i u avgustu ovaj parametar je imao dva pika u toku dana: prepodne, u 9.00 časova ( $7,46 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ , odnosno  $5,41 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ), dok je popodnevni maksimum registrovan u 14.00 časova ( $6,12 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ , odnosno  $4,86 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ). Maksimalna zabeležena vrednost WUE u septembru je takođe bila prepodne u 9.00 časova ( $5,3 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ), dok je popodne, za razliku od jula i avgusta, maksimum registrovan ranije, između 12.00 i 13.00 časova ( $2,26 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ). Upoređivanjem podataka dobijenih za različite periode uzorkovanja, utvrđeno je da je u toku ispitivanog vegetacionog perioda došlo do statistički značajnog smanjenja WUE od jula do septembra.



Slika 5.39.: Dnevna i sezonska dinamika efikasnosti iskoršćavanja vode u 2012. godini (NZR: jul: 0,8001; avgust: 0,8628; septembar: 1,423)

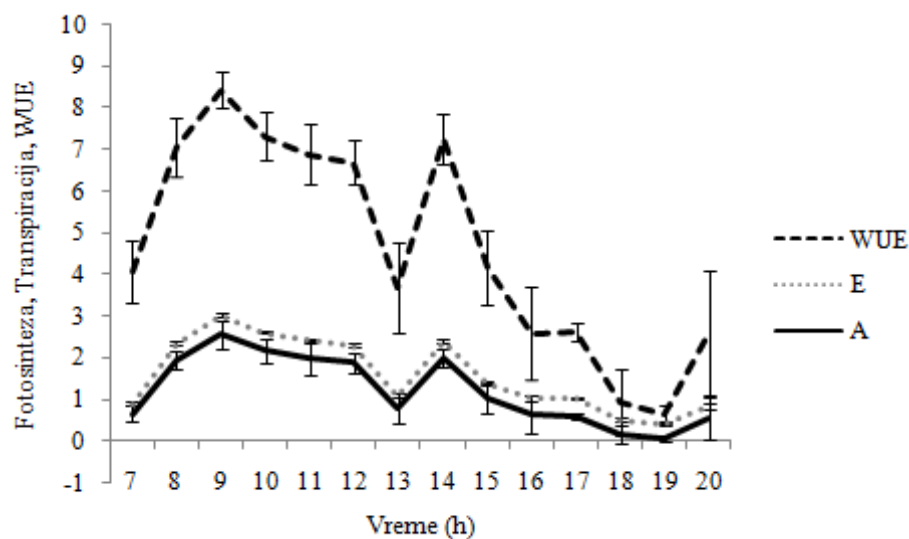
#### 5.3.4. Upoređivanje međuzavisnosti dnevne dinamike fotosintetičke aktivnosti ( $A$ ), intenziteta transpiracije ( $E$ ) i efikasnosti iskorišćavanje vode ( $WUE$ )

U sredini vegetacionog perioda, tokom meseca jula, dnevna dinamika intenziteta fotosinteze bila je sinhrona sa dinamikom transpiracije, odnosno dinamikom  $WUE$  (Sl. 5.40.). Maksimumi ispitivanih fizioloških parametara su utvrđeni dva puta u toku dana: prepodne oko 9.00 časova i popodne oko 14.00 časova.



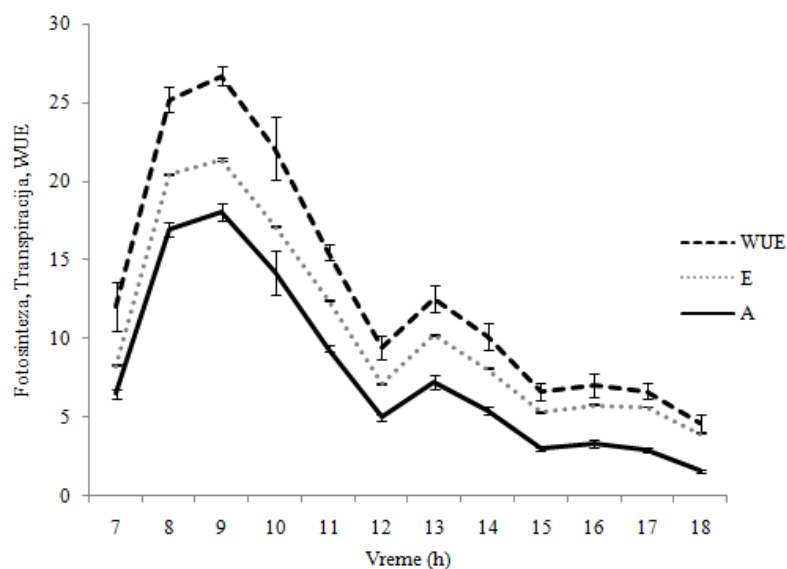
Slika 5.40.: Dnevna dinamika fotosintetičke aktivnosti (A), transpiracije (E) i u efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) u julu

U avgustu je takođe konstatovano da vrednosti intenziteta fotosinteze, intenziteta transpiracije i WUE imaju istu dnevnu dinamiku (Sl. 5.41.). Povećanje ispitivanih vrednosti utvrđeno je prepeodne u 9.00 časova i poslepodne u 15.00 i 17.00 časova. Takođe je utvrđeno da su prosečne dnevne vrednosti intenziteta transpiracije bile niske.



Slika 5.41.: Dnevna dinamika fotosintetičke aktivnosti (A), transpiracije (E) i efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) u avgustu

Upoređivanje dnevne dinamike intenziteta fotosinteze, transpiracije i WUE u septembru ukazuje na visok stepen korelacije (Sl. 5.42.). Praćenje dnevne ritmičnosti ispitivanih parametara nameće zaključak o postojanju dva maksimuma: prepodne oko 9.00 časova i popodne oko 13.00 časova.

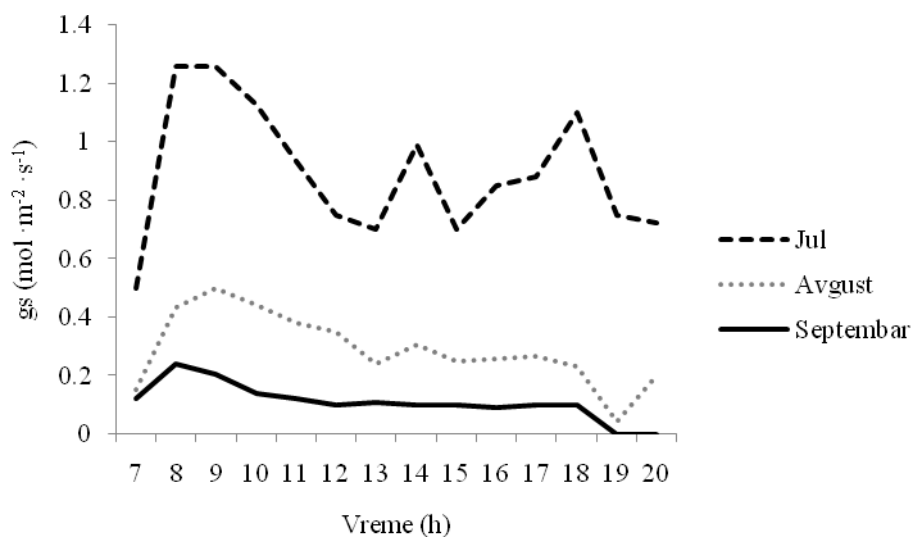


Slika 5.42.: Dnevna dinamika fotosintetičke aktivnosti (A), transpiracije (E) i efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) u septembru



### 5.3.5. Dnevna i sezonska dinamika provodljivosti stoma ( $g_s$ ) tokom vegetacionog perioda

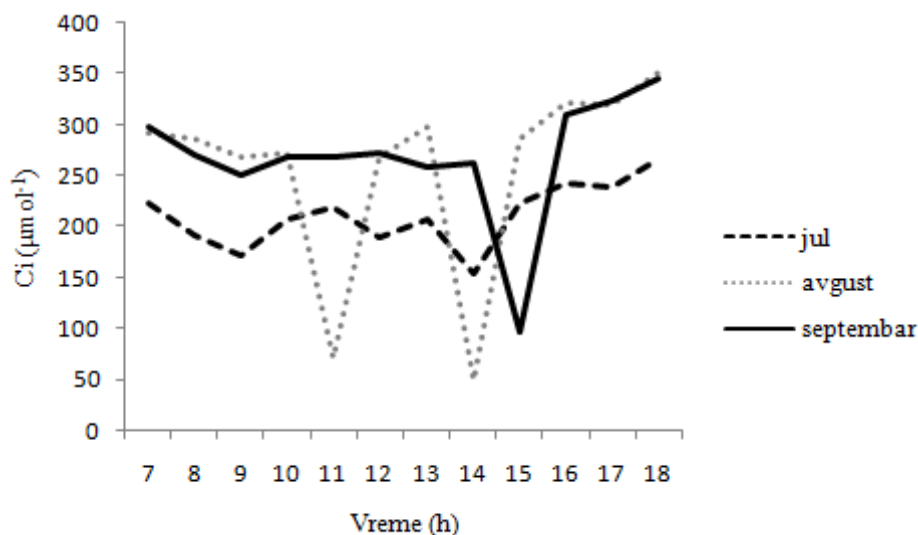
Promene u provodljivosti stoma ( $g_s$ ) u toku mernog perioda slične su promenama intenziteta fotosinteze, transpiracije i WUE (Sl. 5.43.). Tokom ispitivanog vegetacionog perioda, registrovana su tri maksimuma u  $g_s$ . Prvi maksimum je registrovan prepodne između 8.00 i 9.00 časova, kada je zabeležena vrednost u junu bila  $1,25 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Značajno manje vrednosti jutarnjeg maksimuma utvrđene su u avgustu ( $0,5 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) i u septembru ( $0,21 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Drugi i treći maksimum  $g_s$  registrovani su popodne u 14.00 časova (u julu:  $0,99 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , u avgustu:  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  i u septembru:  $0,12 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) i u 18.00 časova (u julu:  $1,1 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , u avgustu:  $0,27 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  i u septembru:  $0,1 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Signifikantno smanjenje u provodljivosti stoma zabeleženo je od jula do septembra.



Slika 5.43.: Dnevna i sezonska dinamika provodljivosti stoma u 2012. godini (NZR: jul: 0,948; avgust:0,076; septembar: 3,597)

### 5.3.6. Dnevna i sezonska dinamika intercelularne (substomatalne) CO<sub>2</sub> koncentracije (C<sub>i</sub>) tokom vegetacionog perioda

U toku vegetacionog perioda najmanje promene, tj. najmanje oscilacije u intercelularnoj koncentraciji CO<sub>2</sub> izmerene su u junu, i kretale su se između 150 i 250 μmol<sup>-1</sup> (5.44.). U avgustu je tokom dana vrednost C<sub>i</sub> bila relativno visoka i iznosila oko 300 μmol<sup>-1</sup>, a u 11.00 časova i 14.00 časova je uočeno signifikantno smanjenje vrednosti ovog parametra, kada je substomatalna koncentracija CO<sub>2</sub> pala na 50 μmol<sup>-1</sup>. U septembru je takođe konstatovana dnevna ritmika C<sub>i</sub>, kada je minimum vrednosti (100 μmol<sup>-1</sup>) zabeležen u 15.00 časova.



Slika 5.44.: Dnevna i sezonska dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije u 2012. godini (NZR: jul: 25,13; avgust: 26,68; septembar: 35,97)

### 5.3.7. Promene u količini fotosintetičkih pigmenata i broju i dimenzijama stoma tokom vegetacionog perioda

U toku mernog perioda u listovima ispitivane populacije bukve nisu konstatovane značajne promene u koncentraciji fotosintetičkih pigmenata. Prosečna količina Chl *a* tokom merne sezone iznosila je 8,46 mg·g<sup>-1</sup>. Prosečna koncentracija Chl *b* je bila 3 mg·g<sup>-1</sup>. Ukupan sadržaj hlorofila bio je 11,47 mg·g<sup>-1</sup>, dok su karotenoidi u ispitivanim listovima bili prisutni u koncentraciji 2,43 mg·g<sup>-1</sup>.

Broj stoma izražen na jedinicu lisne površine na naličju lista značajno se povećao na kraju vegetacione sezone, što je povezano sa smanjivanjem površine lista usled gubitka vode i senescencije (Tab. 5.17.).

Značajna razlika u širini i dužini stoma listova bukve nije konstatovana u toku istraživačkog perioda (Tab. 5.18.). Prosečna širina stoma je bila 20,96  $\mu\text{m}$ , dok je izračunata prosečna dužina iznosila 24,9  $\mu\text{m}$ . Izgled stoma na mikroskopskom preparatu je predstavljen na Slici 5.45.

Tabela 5.17.: Promene u koncentraciji fotosintetičkih pigmenata u toku vegetacionog perioda 2012. godine

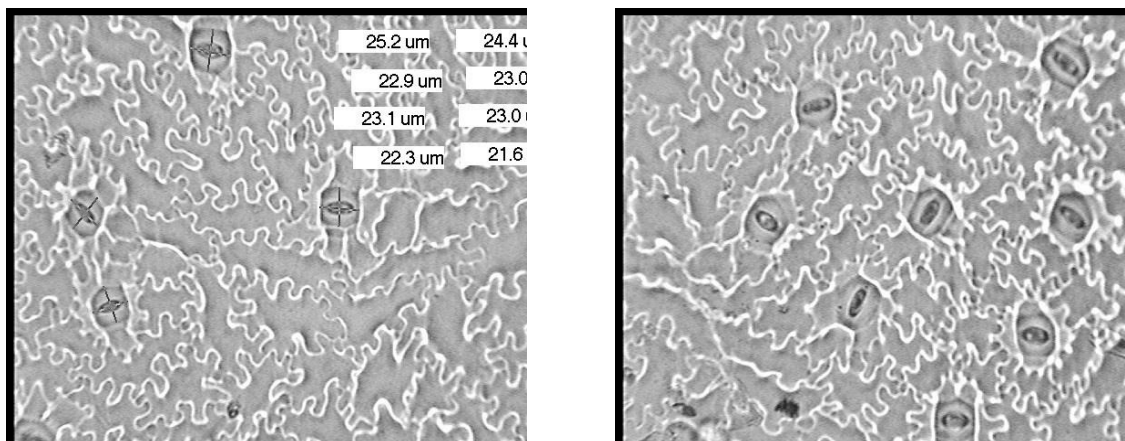
	Chla	Chlb	Chla+b	Karotenoidi
jul	8,61 a	3,00 a	11,61 a	2,383 a
avgust	8,83 a	3,3 a	12,15 a	2,73 a
septembar	7,94 a	2,71 a	10,66 a	2,18 a
NZR	2,424	1,95	4,018	0,544

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

Tabela 5.18.: Promene u širini, dužini i broju stoma u toku vegetacionog perioda 2012. godine

	Širina	Dužina	Broj stoma/ $\text{mm}^2$
jul	20,78 a	24,4 a	88,9 b
avgust	21,26 a	24,73 a	83,3 b
septembar	20,83 a	25,59 a	139,3 a
NZR	9,219	3,896	20,83

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$



Slika 5.45.: Mikroskopski snimak stoma na naličju liske bukve (uvećanje 40x)

### 5.3.8. Korelacije između podataka dobijenih na lokalitetu Fruška gora u 2012. godini

Za dobijene podatke celodnevnog merenja fizioloških parametara ispitivanih bukvi na lokalitetu Fruške gore u 2012. godini urađene su korelacije (Tab. 5.19.).

Utvrđene su značajne pozitivne korelacije između:

- ✓ intenziteta fotosinteze i transpiracije;
- ✓ intenziteta fotosinteze i efikasnosti iskorišćavanja vode;
- ✓ intenziteta fotosinteze i provodljivosti stoma;
- ✓ intenziteta transpiracije i provodljivosti stoma;
- ✓ Efikasnosti iskorišćavanja vode i provodljivosti stoma.

Signifikantne negativne korelacije su konstatovane između:

- ✓ temperature listova i intenziteta fotosinteze;
- ✓ temperature listova i efikasnosti iskorišćavanja vode;
- ✓ temperature listova i provodljivosti stoma (septembar).

Tabela 5.19. Korelacija između dnevnih prosečnih vrednosti ispitivanih parametara

		A	E	WUE	TI	gs
Jul	A	1,00	0,69*	0,95*	-0,07	0,76*
	E	0,69*	1,00	0,46	0,23	0,84*
	WUE	0,95*	0,46	1,00	-0,14	0,59*
	TI	-0,07	0,23	-0,14	1,00	-0,32
	gs	0,76*	0,84*	0,59*	-0,32	1,00
Avgust	A	1,00	0,80*	0,97*	-0,58*	0,90*
	E	0,80*	1,00	0,64*	-0,29	0,85*
	WUE	0,97*	0,64*	1,00	-0,62*	0,82*
	TI	-0,58*	-0,29	-0,62*	1,00	-0,53
	gs	0,90*	0,85*	0,82*	-0,53	1,00
Septembar	A	1,00	0,74*	0,95*	-0,67*	0,91*
	E	0,74*	1,00	0,50	-0,19	0,69*
	WUE	0,95*	0,50	1,00	-0,76*	0,82*
	TI	-0,67*	-0,19	-0,76*	1,00	-0,76*
	gs	0,91*	0,69*	0,82*	-0,76*	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$ 

Upoređivanjem mesečnih proseka pojedinih merenja, konstatovana je signifikantna i pozitivna korelacija između fotosinteze i transpiracije, fotosinteze i efikasnosti iskorišćavanja vode, i fotosinteze i prosečne količine atmosferskih padavina (Tab. 5.20). Negativna, statistički značajna korelacija registrovana je između temperature listova i prosečne količine atmosferskih padavine.

Tabela 5.20.: Korelacija između mesečnih srednjih vrednosti ispitivanih parametara

	A	E	WUE	TI	Padavine
A	1	0,98*	0,92*	0,28	0,72*
E	0,98*	1	0,84*	0,28	0,75
WUE	0,92*	0,84	1	0,26	0,57
TI	0,28	0,28	0,26	1	-0,37
Padavine	0,72*	0,75*	0,57	-0,37	1

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

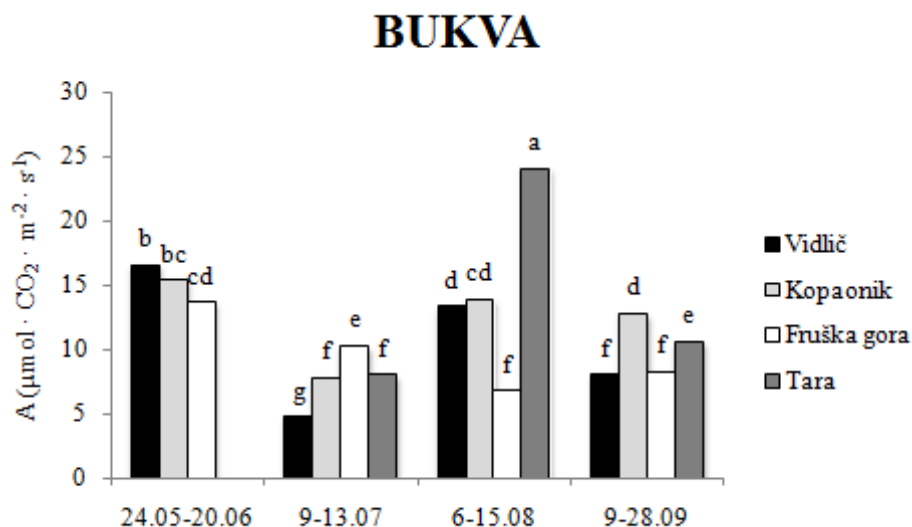
## 5.4. Istraživanje u 2013. godini

Tokom vegetacione sezone 2013. godine, uzorkovanje biljnog materijala je vršeno periodično, u četiri faze, a istraživanje je prošireno na nove vrste, tako da su na lokalitetu Vidlič ispitivane šumske populacije bukve, smrče i jele, na lokalitetu Kopaonik istraživanje je vršeno na šumskim populacijama bukve i smrče, na lokalitetu Tara mereni su fiziološki parametri listova bukve, smrče i jele, dok su na Fruškoj gori ispitivane populacije bukve.

### 5.4.1. Dinamika fotosintetičke aktivnosti (A) tokom vegetacionog perioda

#### *Bukva*

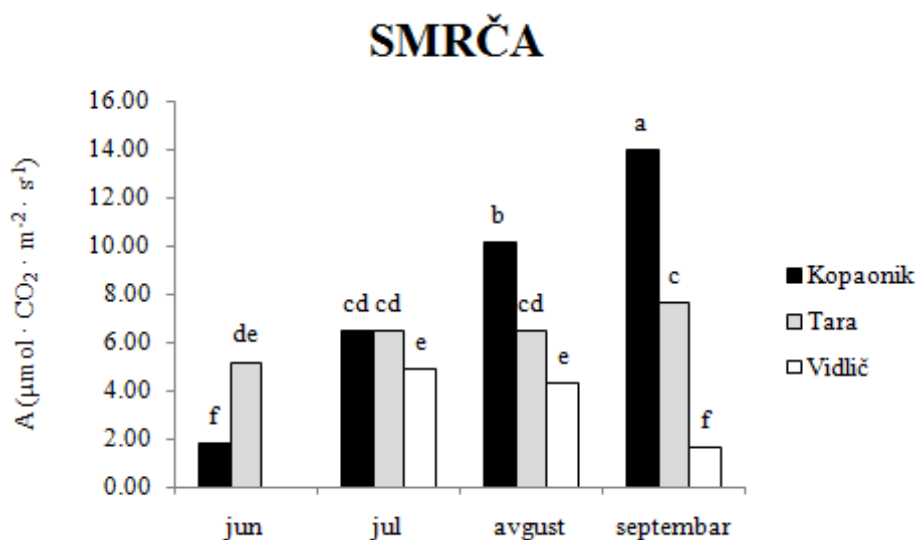
Najveće prosečne vrednosti fotosintetičke aktivnosti (A) listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su na početku perioda merenja, u junu ( $15,16 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.46.). Intenzitet fotosinteze varirao je u zavisnosti od karakteristika ispitivanog lokaliteta i sezone, ali je utvrđeno da je trend opadanja fotosintetičke aktivnosti bio prisutan sa odmicanjem vegetacionog perioda na svim lokalitetima. Takođe, na lokalitetima, gde voda predstavlja ograničavajući faktor za odvijanje procesa fotosinteze, kakvi su Fruška gora i Vidlič, registrovane su niže vrednosti fotosinteze u odnosu na fotosintezu biljaka na lokalitetima Kopaonik i Tara, gde nije registrovana oskudica vlage. U toku cele sezone najviši prosečni intenzitet fotosinteze utvrđen je na lokalitetima Tara ( $14,19 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) i Kopaonik ( $12,42 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Za sve ispitivane šumske populacije utvrđeno je značajno smanjenje fotosintetičke asimilacije  $\text{CO}_2$  u mesecu julu, kada je prosečni intenzitet fotosinteze bio  $7,67 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Na lokalitetu Fruška gora od početka do kraja perioda istraživanja registrovano je značajno smanjenje u fotosintetičkoj asimilaciji  $\text{CO}_2$ , što je posledica kontinuiranog nedostatka vlažnosti (atmosferske i zemljišne). Na ostala tri ispitivana lokaliteta konstatovano je povećanje fotosinteze u avgustu, da bi se trend opadanja asimilacije  $\text{CO}_2$  nastavio do kraja ispitivanog perioda zbog sezonskog starenja listova i pogoršavanja uslova spoljašnje sredine, dominantno nedostatak padavina. U periodu kada je suša bila najizrazitija, fotosintetički su bile najproduktivnije šumske populacije koje su se nalazile u dolini planina i u blizini potoka (lokaliteti Tara i Kopaonik).



Slika 5.46.: Dinamika intenziteta fotosinteze biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2013. godini (NZR: 1,627)

### *Smrča*

Merenje dinamike fotosinteze listova smrče u tromesečnom periodu vršeno je na tri lokaliteta, Kopaonik, Tara i Vidlič (Sl. 5.47.). Najveća prosečna vrednost fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub>, dobijena je u poslednjoj fazi merenja (septembar) i iznosila je 7,79 µmol·CO<sub>2</sub>·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>. Iz dobijenih rezultata vidljivo je da ispitivani lokalitet, odnosno specifični ekološki uslovi, statistički značajno određuju intenzitet fotosinteze. Tako je na lokalitetima Kopaonik i Tara uočljivo kontinuirano povećanje fotosintetičke aktivnosti sa starenjem vegetacije, tako da su najviše vrednosti fotosinteze registrovane u septembru na lokalitetu Kopaonik (14,03 µmol·CO<sub>2</sub>·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>). Suprotna tendencija zabeležena je na lokalitetu Vidlič, gde je najmanja fotosinteza biljaka registrovana u septembru, što je posledica specifične pozicije ispitivane šumske populacije, koja se nalazila na padini planine i višim nadmorskim visinama, tako da su atmosferske padavine brzo oticale u dolinu.

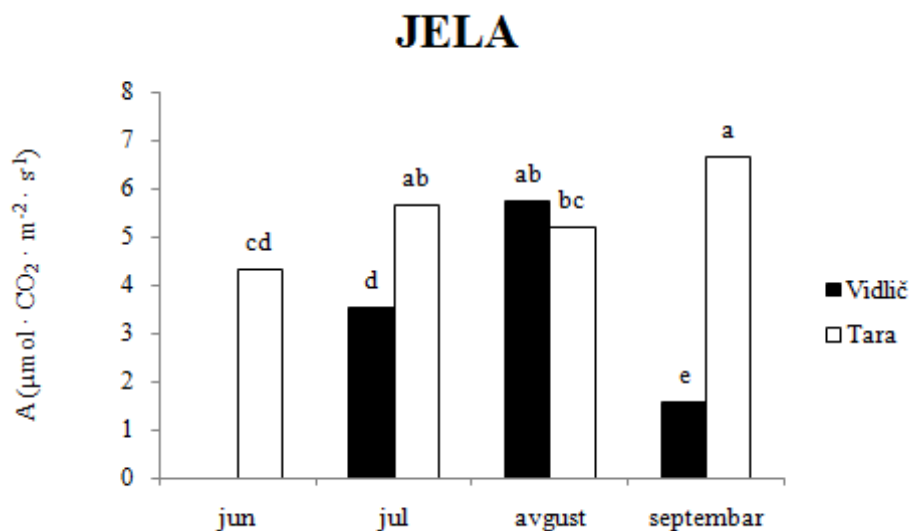


Slika 5.47.: Dinamika intenziteta fotosinteze biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 1,391)

### *Jela*

Fotosintetički parametri mereni su na uzorcima biljaka jele u populacijama na lokalitetima Tara i Vidlič (Sl. 5.48.). Najveća prosečna fotosintetička aktivnost zabeležena je u avgustu i iznosila je  $5,47 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . U toku mernog perioda od juna do septembra na lokalitetu Tara utvrđeno je značajno povećanje intenziteta fotosinteze, što je posledica položaja populacije koji je bio u dolini planine, tako vlažnost nije bila ograničavajući faktor za odvijanje procesa fotosinteze. Na lokalitetu Vidlič, posle registrovane niske julske fotosintetičke aktivnosti, utvrđeno je njeno povećanje u avgustu, da bi pri kraju vegetacije bilo registrovano značajno smanjenje  $\text{CO}_2$  asimilacije. Signifikantno više vrednosti intenziteta fotosinteze registrovane su na ispitivanom području Tara ( $6,77 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) u septembru, kao posledica povoljnih uslova u vreme merenja.



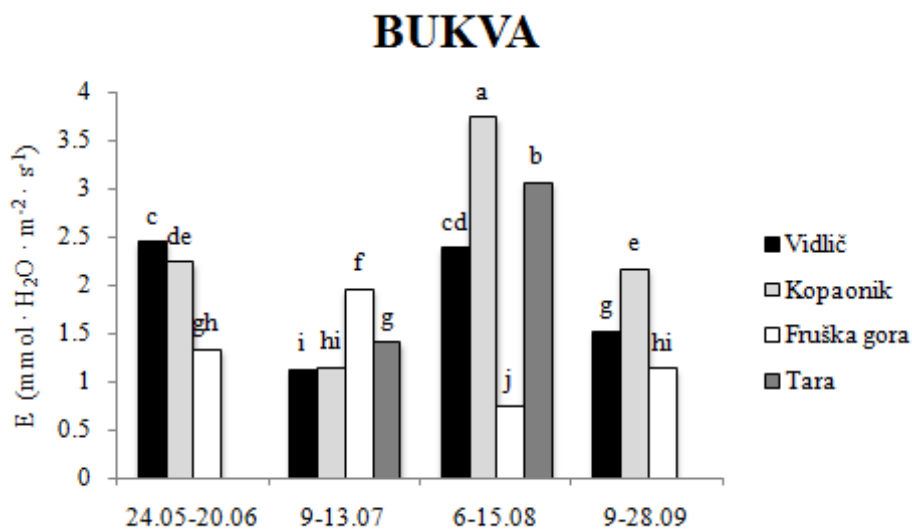


Slika 5.48.: Dinamika intenziteta fotosinteze biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 1,274)

#### 5.4.2. Dinamika intenziteta transpiracije (E) tokom vegetacionog perioda

##### *Bukva*

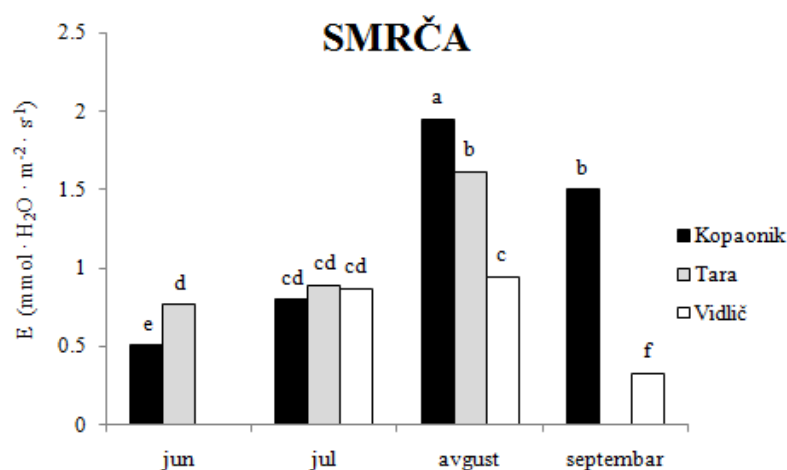
Najveće prosečne vrednosti transpiracije (E) listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovane su u avgustu ( $2,48 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), dok su najmanje prosečne vrednosti utvrđene pri kraju vegetacione sezone ( $1,20 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.49.). Intenzitet transpiracije varirao je u zavisnosti od karakteristika istraživačkog područja, kao i od perioda uzorkovanja. Na lokalitetu Fruška gora, gde je zemljišna deficijencija vlage bila izražena, nakon prvog merenja (maj) utvrđeno je signifikantno povećanje transpiracionog odavanja vode. Pri kraju sezone, kako je vodni deficit bio sve izraženiji, intenzitet transpiracije se značajno smanjivao. Smanjene vrednosti transpiracije u prvom merenju rezultat su niskih atmosferskih temperatura. Na lokalitetu Vidlič i Kopaonik u drugom merenju utvrđeno je značajno smanjenje transpiracije u odnosu na prvo merenje (maj-jun). Uočljivo je takođe bilo povećanje transpiracije u avgustu na lokalitetima Vidlič, Kopaonik i Tara, da bi na kraju mernog perioda konstatovano signifikantno smanjenje E na istim lokalitetima. Visoke vrednosti E u avgustu rezultat su visokih atmosferskih temperatura.



Slika 5.49.: Dinamika intenziteta transpiracije biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR:0,196)

#### *Smrča*

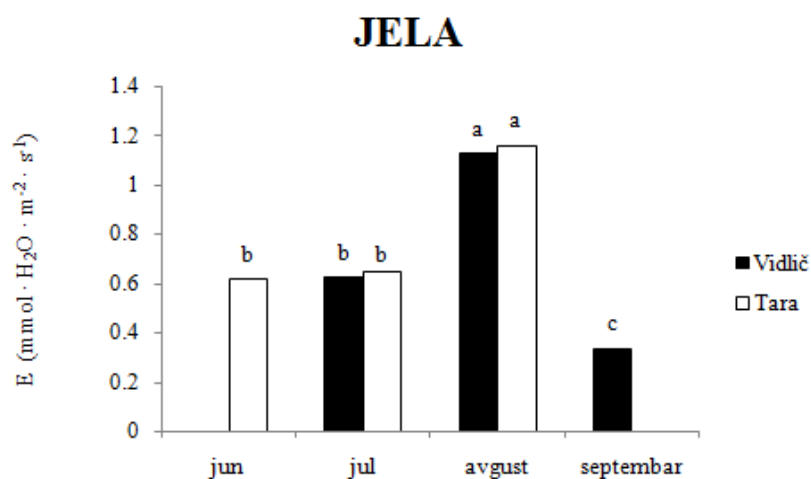
Najveća prosečna vrednost intenziteta transpiracije listova smrče, na svim ispitivanim lokalitetima, registrovana je u sredini ispitivanog vegetacionog perioda (avgust) i iznosila je  $1,5 \text{ mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (Sl. 5.50.). Na lokalitetu Vidlič između registrovanih vrednosti transpiracije u julu i avgustu nisu postojale značajne razlike, dok je senescencija sa odmicanjem sezone uzrokovala signifikantno smanjenje transpiracionog odavanja vode. Za lokalitet Kopaonik bio je specifičan trend povećanja E u periodu od juna do avgusta, poslednje merenje ukazalo je na smanjenje transpiracije pri kraju vegetacionog perioda, ali su registrovane vrednosti u septembru još uvek bile više u odnosu na junske i julske. Više vrednosti transpiracije su posledica viših temperatura vazduha i pogodne vlažnosti. Dinamika transpiracije biljaka smrče na lokalitetu Tara slična je utvrđenoj na Kopaoniku.



Slika 5.50.: Dinamika intenziteta transpiracije biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 0,157)

### *Jela*

Najviša prosečna vrednost transpiracije za oba ispitivana lokaliteta registrovana je u trećem merenju (avgust) i iznosila je ( $1,15 \text{ mmol}\cdot\text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Transpiraciono odavanje vode u septembru bilo je značajno manje na lokalitetu Vidlič (Sl. 5.51.).



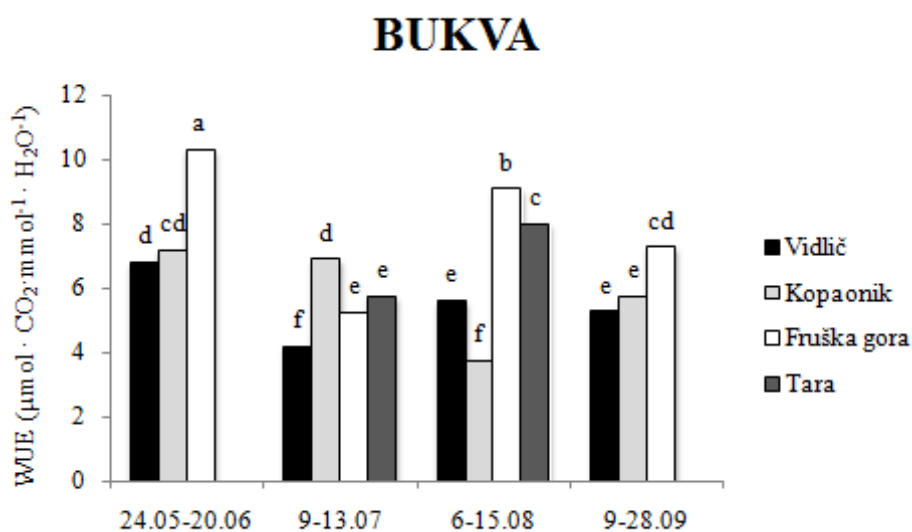
Slika 5.51.: Dinamika intenziteta transpiracije biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 0,201)

### 5.4.3. Dinamika efikasnost iskorišćavanja vode (WUE) tokom vegetacionog perioda

#### *Bukva*

Najveća prosečna efikasnost iskorišćavanja vode (WUE) odabranih stabala bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovana je u junu ( $8,07 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}$ ) (Sl. 5.52.). Mesečna dinamika WUE u toku sezone zavisila je od lokaliteta. Konstatovano je smanjenje vrednosti WUE u julu kod svih ispitivanih populacija, ali ovo smanjenje bilo je signifikantno samo na području Vidliča i Fruške gore, gde su registrovane i niže vrednosti u momentalnoj vlažnosti zemljišta. U avgustu je utvrđeno značajno povećanje WUE, izuzetak je Kopaonik, gde su se vrednosti WUE značajno smanjile, što je bilo posledica intenzivnije transpiracije biljaka na ovom lokalitetu povoljne vlažnosti zemljišta. Na kraju vegetacione sezone na lokalitetu Vidlič nisu registrovane značajne promene vrednosti WUE, dok je na Fruškoj gori utvrđeno signifikantno smanjenje. Vrednosti WUE na lokalitetu Fruška gora u mesecima jun, avgust i septembar bile su značajno više u odnosu na one, utvrđene na drugim lokalitetima. Trend variranja WUE tokom vegetacione sezone ukazuje na adaptabilnost bukovih populacija u nepovoljnim spoljašnjim uslovima, naročito kada je u pitanju variranje u količini dostupne zemljišne vlage. Povećanje efikasnosti iskorišćavanja vode u septembru na lokalitetu Kopaonik posledica je visoke fotosintetičke aktivnosti bukovih šuma i pri kraju sezone, što je povezano sa povoljnom vlažnošću zemljišta.

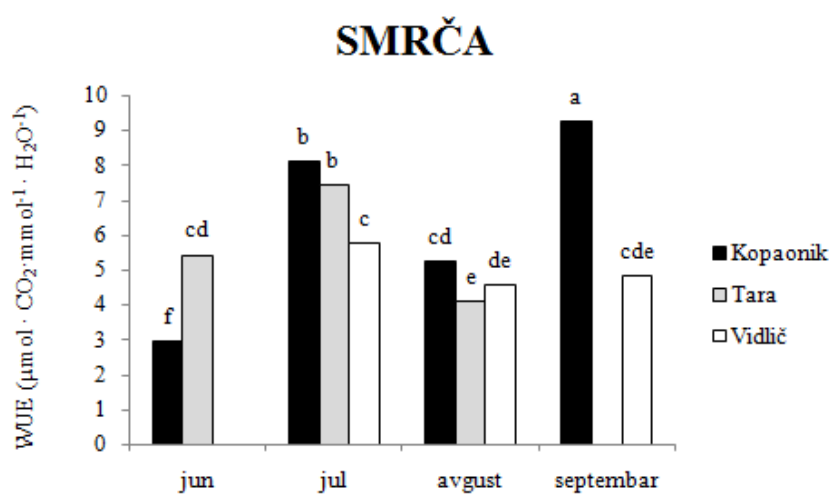
Upoređujući dobijene podatke u prvom merenju (maj-jun) sa onim u septembru, registrovano je da je kod svih ispitivanih populacija došlo do smanjenja u vrednostima WUE i da je populacija bukve na ispitivanom području Fruška gora bila najuspešnija u „metaboličkom ekonomisanju“ vodom.



Slika 5.52.: Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode biljaka bukve u toku vegetacionog perioda 2013. godine (NRZ:0,888)

#### *Smrča*

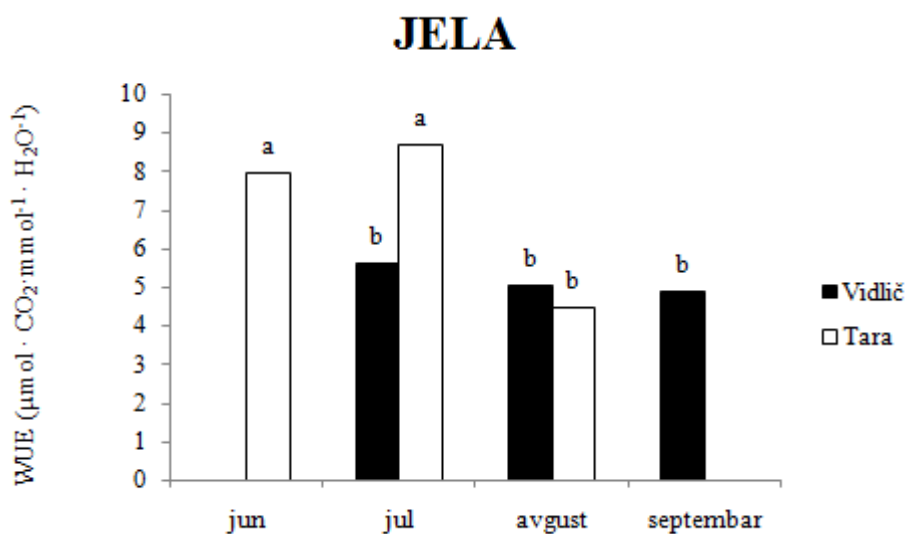
Tokom vegetacijske sezone utvrđeno je specifično oscilovanje WUE, naime posle niske junske prosečne vrednosti ( $4,2 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}$ ) utvrđeno je povećanje u julu ( $7,1 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}$ ), zatim je utvrđeno smanjenje prosečne vrednosti za avgust ( $4,64 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}$ ), dok je pri kraju sezone opet registrovano povećanje ( $7,03 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}$ ) (Sl. 5.53.).



Slika 5.53.: Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 0,903)

### Jela

Najveće prosečne vrednosti WUE izračunate za oba lokaliteta registrovane su u prvom ( $7,95 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}$ ) i drugom merenju ( $7,17 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}$ ) (Sl. 5.54.). Efikasnost iskorišćavanja vode ispitivane populacije biljaka jele na lokalitetu Vidlič statistički se nije značajno menjala u toku merne sezone, dok je nasuprot ovom trendu registrovano signifikantno smanjenje WUE na lokalitetu Tara od juna do avgusta.



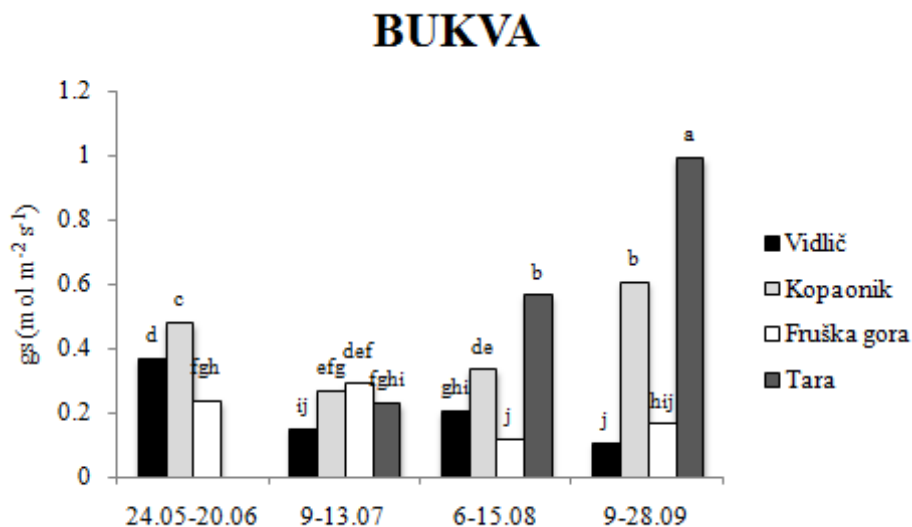
Slika 5.54.: Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 1,565)

#### 5.4.4. Dinamika provodljivosti stoma (gs) tokom vegetacionog perioda

### Bukva

Najveća prosečna provodljivost stoma (gs) listova bukve za sve ispitivane lokalitete izmerena je u septembru ( $0,47 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), dok su najmanje prosečne vrednosti konstatovane na početku merne sezone, u junu ( $0,23 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.55.). Sa starenjem vegetacije, provodljivost stoma se signifikantno povećavala na lokalitetima Tara i Kopaonik, tako da su najveće vrednosti gs konstatovane u listovima ispitivanih jedinki bukve na lokalitetu Tara u četvrtom merenju ( $0,99 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), što je bilo posledica povećane vlažnosti u periodu merenja. Značajno smanjenje gs u toku sezone bilo je utvrđeno kod biljaka iz populacije bukve na

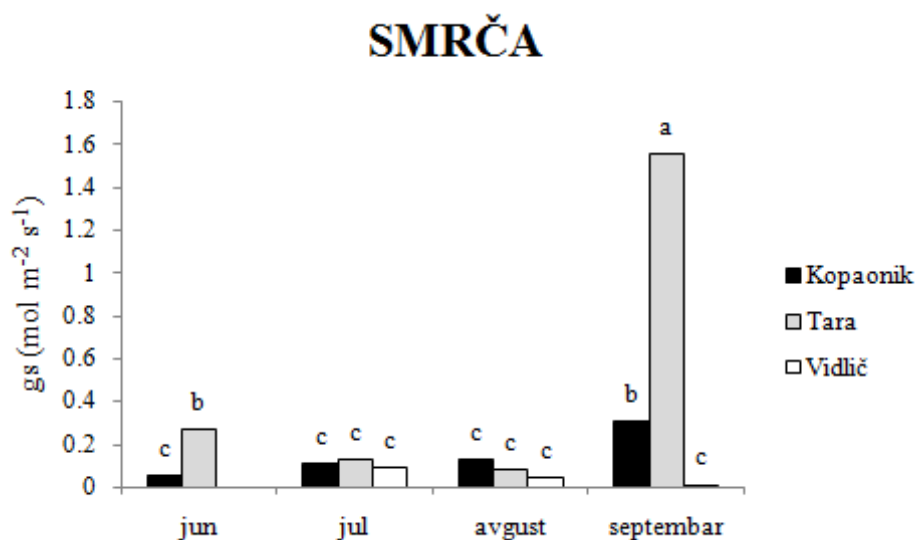
lokalitetu Vidlič, dok ovo smanjenje registrovano u populaciji bukve na Fruškoj gori, nije bilo signifikanto.



Slika 5.55.: Dinamika provodljivosti stoma biljaka bukve u 2013. godini (NZR:0,079)

### *Smrča*

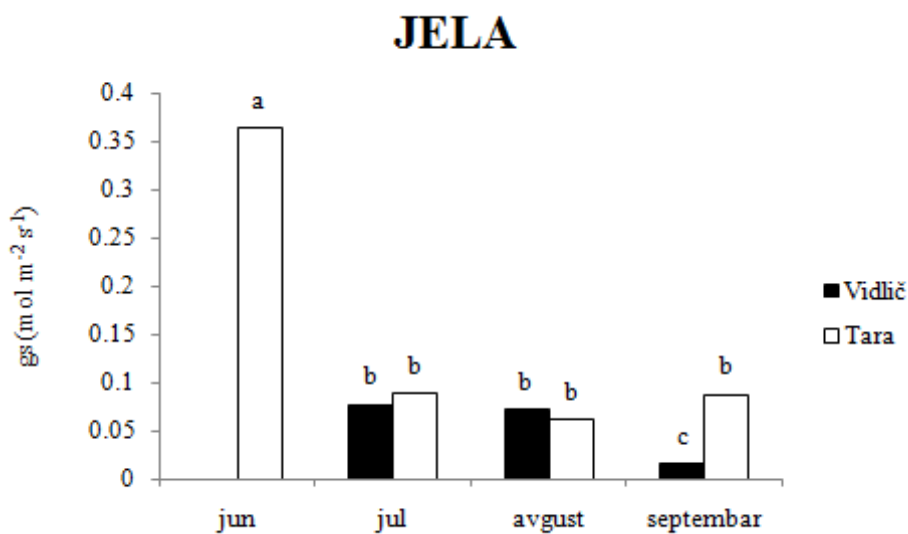
Najveće prosečne vrednosti provodljivosti stoma bile su utvrđene u septembru ( $0,63 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), pri čemu je najveća vrednost izmerena na lokalitetu Tara (Sl. 5.56.). Povećana provodljivost stoma na lokalitetima Kopaonik i Tara u septembru rezultat je pogodnih ekoloških uslova na ovim lokalitetima: obe populacije su se nalazile u dolini, tako da je postojalo dodatno snabdevanje vodom koja se drenirala posle kiše sa okolnih brda. Izuzetno visoke vrednosti na lokalitetu Tara pri kraju sezone povezane su sa obilnom kišom na dan merenja. Na lokalitetu Vidlič gs se nije značajno menjao u toku vegetacionog perioda.



Slika 5.56.: Dinamika provodljivosti stoma biljaka smrča u toku vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 0,118)

#### *Jela*

Najveće vrednosti  $g_s$  konstatovane su na početku sezone na lokalitetu Tara ( $0,36 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.57.). Na oba ispitivana područja utvrđeno je kontinuirano smanjenje prosečne provodljivosti stoma u toku vegetacione sezone, tako da su signifikantno najmanje vrednosti utvrđene u septembru ( $0,05 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).



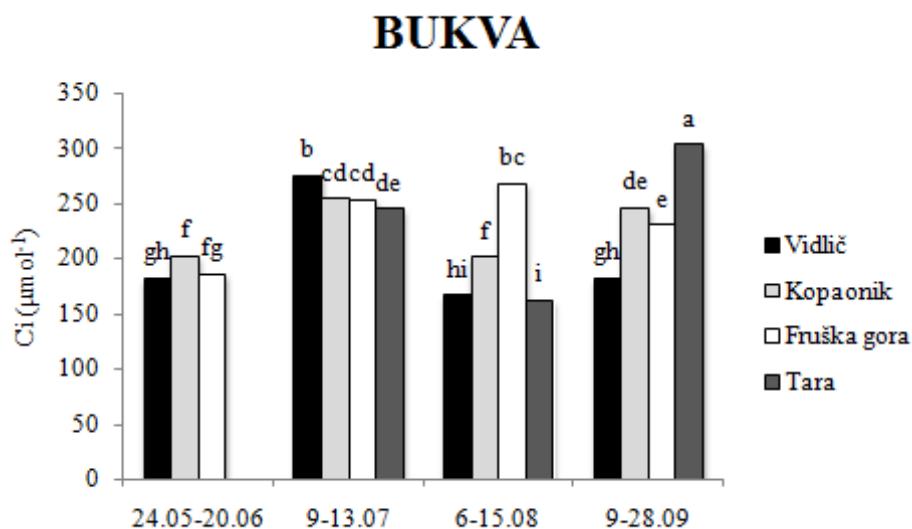
Slika 5.57.: Dinamika provodljivosti stoma biljaka jele u toku vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 0,031)



#### 5.4.5. Dinamika intercelularne (substomatalne) CO<sub>2</sub> koncentracije (Ci) tokom vegetacionog perioda

##### *Bukva*

Sezonska dinamika koncentracije intercelularnog CO<sub>2</sub> (Ci) ukazivala je na fotosintetičku aktivnost i zavisila je od ekoloških karakteristika staništa. Prosečne vrednosti intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub> listova bukve ukazivale su na oscilatornu vremensku dinamiku (Sl. 5.58.). Naime, posle niskih junskih vrednosti (189  $\mu\text{mol}^{-1}$ ), utvrđeno je značajno povećanje u julu (257  $\mu\text{mol}^{-1}$ ), zatim pri trećem merenju konstatovano je smanjenje (199  $\mu\text{mol}^{-1}$ ), dok se na kraju vegetacione sezone vrednost opet povećala (240  $\mu\text{mol}^{-1}$ ).

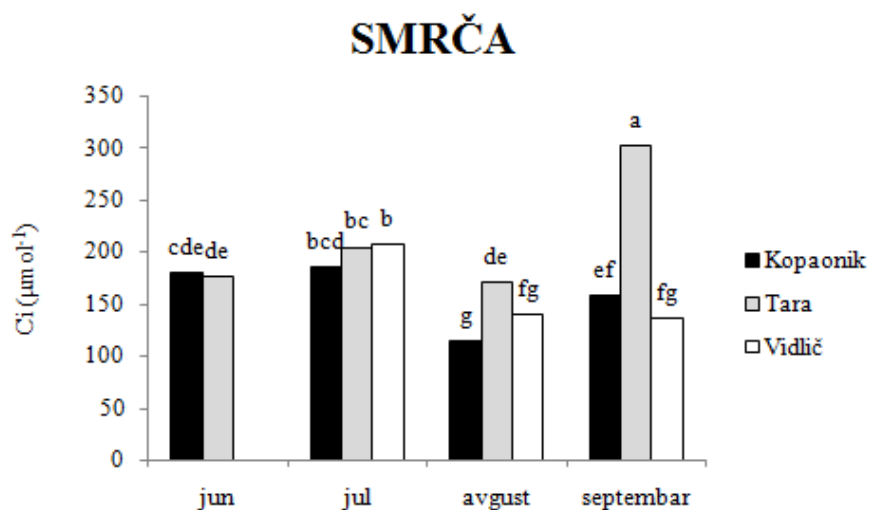


Slika 5.58.: Dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 16,63)

##### *Smrča*

Populacije koje potiču sa različitih lokaliteta pokazivale su različite promene u Ci tokom starenja, što je pre svega uslovljeno abiotičkim faktorima, temperaturom i vlažnošću. Tokom vegetacione sezone najveće prosečne vrednosti Ci utvrđene su u julu i septembru (199  $\mu\text{mol}^{-1}$ ) (Sl. 5.59.). Listovi biljaka smrče u populacijama lokaliteta Vidlič i Kopaonik imali su veću koncentraciju intercelularnog CO<sub>2</sub> na početku vegetacionog perioda (jun i jul), dok je u avgustu i septembru registrovano smanjenje. U listovima populacije smrče na lokalitetu Tara, utvrđeno je signifikantno

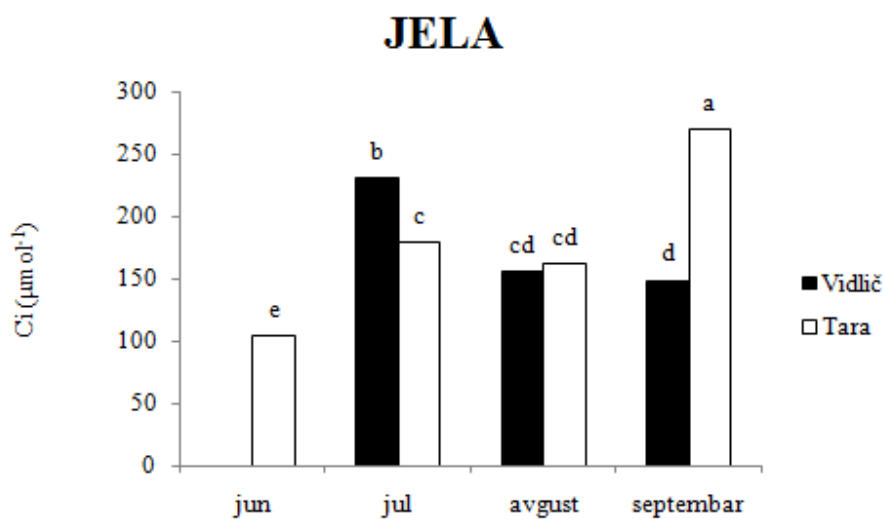
povećanje  $C_i$  pri kraju mernog perioda, što je posledica specifičnih vremenskih prilika.



Slika 5.59.: Dinamika intercelularne  $CO_2$  koncentracije biljaka smrče tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 24,33)

### *Jela*

Kontinuirano sezonsko merenje  $C_i$  u uzorcima listova jela u šumskoj zajednici na lokalitetu Vidlič ukazalo je na signifikantno smanjenje sadržaja  $CO_2$  dostupnog hloroplastima za proces fotosinteze, dok je istovremeno na ispitivanom području lokaliteta Tara došlo do statistički značajnog povećanja vrednosti ovog parametra (Sl. 5.60.). Najniža vrednost  $C_i$  registrovana je u junu ( $104 \mu\text{mol}^{-1}$ ), dok je najviše  $CO_2$  bilo u lisnom tkivu u septembru ( $271 \mu\text{mol}^{-1}$ ) na lokalitetu Tara.

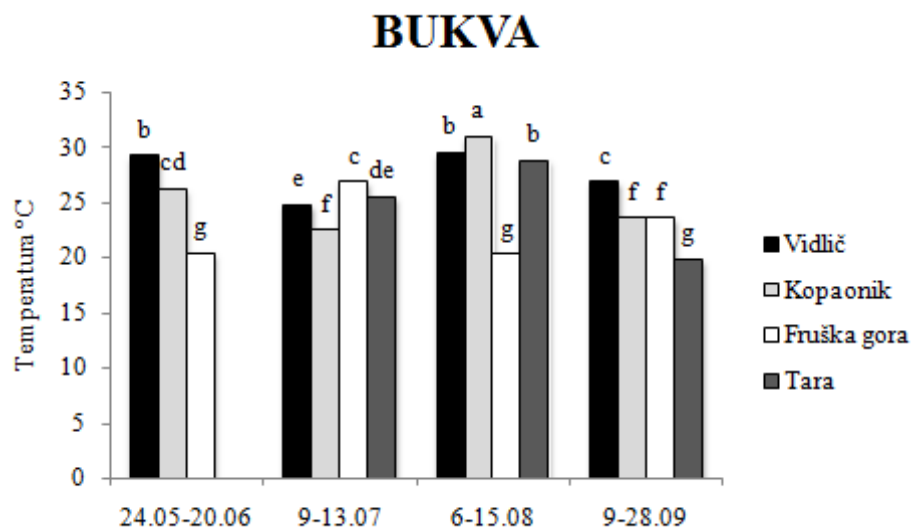


Slika 5.60.: Dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 23,83)

#### 5.4.6. Promene temperature lista (Tl) tokom vegetacionog perioda 2013. godine

##### *Bukva*

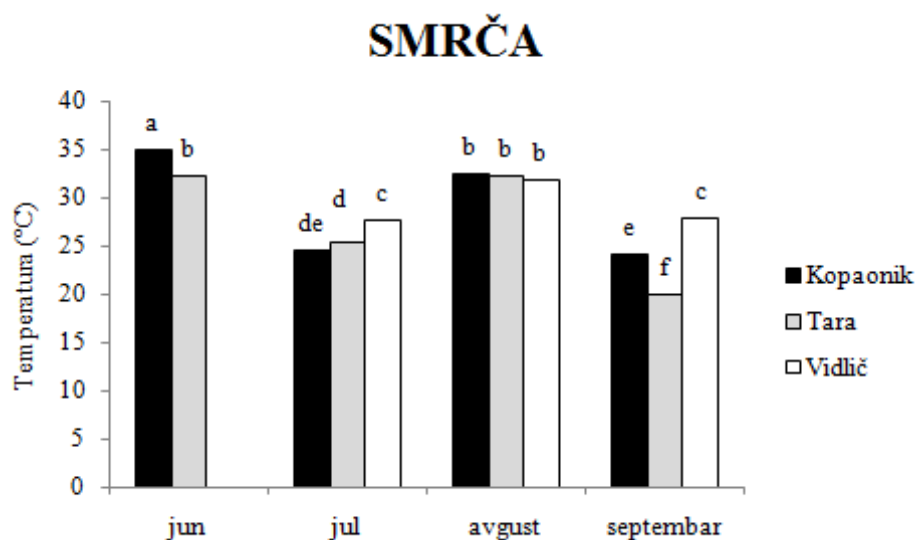
Temperatura lista (Tl) se menjala tokom merne sezone i kretala se od 19,8 °C do 30,91°C. Prosečna najveća Tl za sve ispitivane vrste i populacije utvrđena je u avgustu i iznosila je 27,35 °C, dok je najmanja registrovana u septembru i iznosila je 23,42 °C (Sl. 5.61.). Tendencija promena lisnih temperatura na lokalitetima Vidlič, Kopaonik i Tara bila je slična: kontinuirano povećanje od maja do avgusta, i na kraju sezone smanjenje. Na lokalitetu Fruška gora zabeležene su signifikantno veće vrednosti temperature listova u julu i septembru.



Slika 5.61.: Temperatura lista biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR:1,114)

### *Smrča*

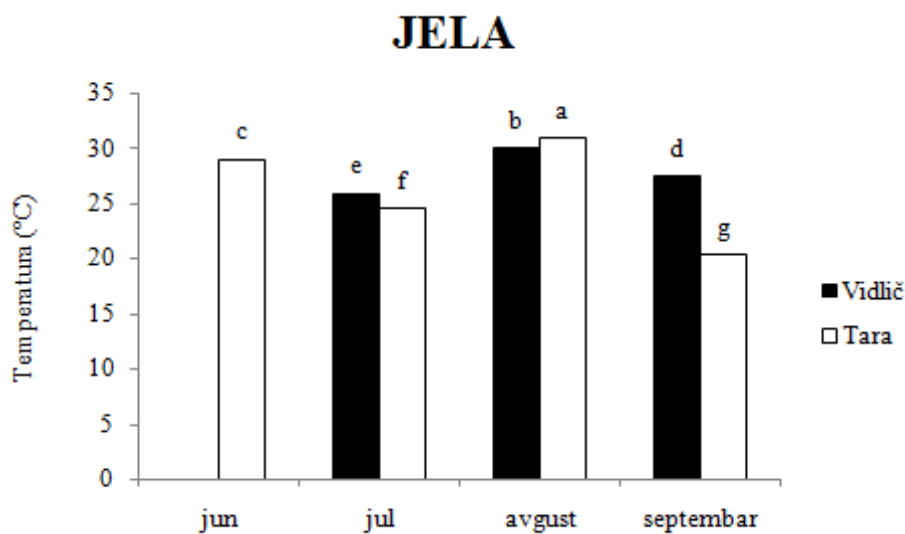
Listovi odabranih stabala smrče imali su takođe varijabilnu Tl, od 19,33 °C do 34,9 °C. Najviša prosečna Tl utvrđena je na početku sezone 33,5 °C, dok su najmanje vrednosti utvrđene u septembru (23,99 °C) (Sl. 5.62.). Tokom sezone na većini lokaliteta, došlo do smanjenja u vrednostima Tl, sa izuzetkom populacije na lokalitetu Vidlič, gde nisu utvrđene značajne promene ovog parametra. U avgustu je registrovano značajno povećanje Tl šumskih zajednica smrče na svim lokalitetima.



Slika 5.62.: Temperatura lista biljaka smrče u toku vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 1,059)

#### *Jela*

Najveće prosečne vrednosti Tl biljaka jele, za oba ispitivana lokaliteta, utvrđene su u avgustu (30,53 °C) (Sl. 5.63.). Upoređivanjem Tl uzoraka iz juna i septembra, konstatovano je signifikantno smanjenje ovog parametra, s tim da smanjenje nije bilo kontinuirano, zavisilo je od temperatura vazduha i zbog toga je najveće odstupanje od trenda opadanja je zabeleženo u avgustu.



Slika 5.63.: Temperature lista biljaka jele tokom vegetacionog perioda 2013. godine (NZR: 0,823)

#### 5.4.7. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata tokom vegetacionog perioda

##### *Bukva*

Najveće prosečne Chl *a* listova bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su nakon niske junske vrednosti ( $6,94 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) pri drugom merenju, u julu ( $9,05 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Tab. 5.21.). Sa odmicanjem vegetacionog perioda koncentracija hlorofila *a* smanjivala se na svim lokalitetima, što je bilo značajno samo na lokalitetima Tara i Fruška gora. U avgustu je prosečna koncentracija hlorofila *a* za sve lokalitete bila  $7,62 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ . Izmerena prosečna vrednost Chl *a* listova bukve, za sve lokalitete u poslednjoj fazi merenja, bila je  $5,63 \text{ mg/g}$ . Smanjenje koncentracije Chl *a* posledica je nedostatka vlage i posledično, ubrzane senescencije listova (Tab. 5.21.).

Prosečne vrednosti Chl *b* registrovane su u drugom merenju, u julu ( $3,00 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Tab. 5.21.). Jedino značajno povećanje sadržaja Chl *b* u toku merne sezone utvrđeno je na lokalitetu Vidlič u avgustu.

Najveća prosečna vrednost Chl *a+b* listova bukve za sve ispitivane lokalitete registrovana je na početku perioda merenja i iznosila je  $12,05 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  (Tab. 5.21.). Značajno povećanje u toku sezone utvrđeno je na lokalitetu Vidlič u julu i avgustu. Smanjenje ukupnih hlorofila bilo je karakteristično sa pojavom senescencije i odmicanjem vegetacije, što je bilo signifikantno za lokalitete Tara i Fruška gora. Najmanje prosečne vrednosti za sve ispitivane lokalitete konstatovane su u septembru ( $7,72 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ).

Koncentracija ukupnih karotenoida listova bukve bila je najveća u julu ( $2,39 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) (Tab. 5.21.). Značajno smanjenje pri kraju sezone utvrđeno je na lokalitetima Tara i Fruška gora. Na ostalim lokalitetima nisu utvrđene signifikantne promene sa starenjem vegetacije.

Tabela 5.21. Koncentracije pigmenata biljaka bukve tokom vegetacionog perioda 2013. godine

Vrsta	lokalitet	datum	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	Karotenoidi
Bukva	Vidlič	jun	7,14 bcde	1,99 de	9,14 cd	1,75 cde
		jul	9,38 b	3,51 ab	12,89 b	2,63 b
		avgust	9,03 bc	3,67 a	12,7 b	2,15 bcd
		septembar	7,03 cde	2,383 cd	9,41 cd	1,96 cde
	Kopaonik	jun	6,73 cde	2,29 cd	9,02 cd	1,87 cde
		jul	5,92 de	2,22 cd	8,15 cd	1,46 ef
		avgust	6,23 de	2,28 cd	8,51 cd	1,52 def
		septembar	4,87 ef	1,86 de	6,73 de	1,36 ef
	Tara	jun	–	–	–	–
		jul	8,24 bcd	2,79 abcd	11,03 bc	2,14 bcd
		avgust	7,33 bcd	2,59 bcd	9,92 bcd	1,74 cde
		septembar	2,77 f	1,07 e	3,84 e	0,9 fg
	Fruška gora	jun	–	–	–	–
		jul	12,65 a	3,47 ab	16,127 a	3,31 a
		avgust	7,87 bcd	3,12 abc	10,997 bc	2,16 bcd
		septembar	7,84 bcd	3,04 abc	10,88 bc	2,37 bc
	NZR		2,114	0,912	2,905	0,581

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

### *Smrča*

Najveća prosečna vrednost Chl *a* listova smrče na oba lokaliteta dobijena je u julu ( $2,88 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ). Tokom vegetacione sezone na lokalitetima Vidlič i Kopaonik, utvrđeno je blago povećanje Chl *a*, dok signifikantno povećanje utvrđeno na lokalitetu Tara (Tab. 5.22.).

Hlorofil *b* je u listovima smrče imao najveću koncentraciju u julu ( $1,46 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ). U toku merne sezone koncentracija Chl *b* se nije značajno menjala, sa izuzetkom da je na Kopaoniku u julu registrovano signifikantno povećanje. Na kraju sezone vrednosti Chl *b* se nisu značajno razlikovale od vrednosti koje su zabeležene u junu (Tab. 5.22.).

Ukupni hlorofili nisu značajno varirali tokom sezone na lokalitetima Vidlič i Kopaonik, dok je na lokalitetu Tara utvrđeno značajno povećanje Chl *a+b* (Tab. 5.22.).

Najveća prosečna koncentracija karotenoida utvrđena je u septembru ( $0,8 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ), dok su najmanje prosečne vrednosti registrovane u avgustu ( $0,64 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )

(Tab. 5.22.). Utvrđeno je signifikantno povećanje u koncentraciji ovih pigmenta sa senescencijom listova na lokalitetima Vidlič i Tara. U listovima ispitivanih biljaka lokaliteta Kopaonik nisu utvrđene značajne promene u sadržaju karotenoida tokom mernog perioda.

Tabela 5.22.: Promene u količini pigmenata u listovima ispitivane populacije smrče u toku vegetacionog perioda 2013. godine

Vrsta	Lokalitet	datum	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	karotenoidi
Smrča	Vidlič	jun	–	–	–	–
		jul	2,87 abc	1,35 abc	4,21 ab	0,75 bc
		avgust	2,73 abc	1,06 bcde	3,79 abc	0,72 bc
		septembar	3,19 a	1,03 bcde	4,23 ab	0,91 a
	Kopaonik	jun	2,41 cde	0,81 de	3,21 cd	0,79 ab
		jul	2,97 ab	1,58 a	4,56 a	0,78 ab
		avgust	2,66 abc	0,87 cde	3,52 bcd	0,69 bc
		septembar	2,58 bcd	0,9 cde	3,49 bcd	0,73 bc
	Tara	jun	2,1 de	0,63 e	2,72 d	0,62 cd
		jul	2,8 abc	1,44 ab	4,23 ab	0,69 bc
		avgust	2,04 e	0,62 e	2,65 d	0,51 d
		septembar	2,7 abc	1,26 abcd	4,16 abc	0,76 b
	NZR		0,509	0,477	0,913	0,126

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

### *Jela*

Na lokalitetu Vidlič u lisnim uzorcima populacija jele utvrđeno je smanjenje u količini fotosintetičkih pigmenata, s tim da je ovo smanjenje bilo značajno samo u slučaju Chl *b* i posledično, u Chl *a+b* (Tab. 5.23). Na lokalitetu Tara u listovima jele registrovano je statistički značajno povećanje u koncentraciji svih ispitivanih pigmenata.



Tabela 5.23.: Promene u koncentraciji pigmenata u listovima ispitivane populacije jele u toku vegetacionog perioda 2013. godine

Vrsta	Lokalitet	datum	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	karotenoidi
Jela	Vidlič	jun	–	–	–	–
		jul	3,907 bc	1,72 bc	5,627 bc	1,093 bc
		avgust	4,493 b	1,857 b	6,357 b	1,193 b
		septembar	3,033 cd	0,967 de	4,11 cd	0,807 cd
	Tara	jun	2,083 d	0,49 f	2,033 e	0,547 d
		jul	2,263 d	1,307 cd	4,567 bcd	0,737 d
		avgust	2,15 de	0,8 ef	2,95 de	0,68 d
		septembar	7,893 a	2,787 a	10,68 a	2,04 a
	NZR		0,955	0,427	2,046	0,339

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

#### 5.4.8. Sadržaju makroelemenata tokom vegetacionog perioda 2013. godine

##### 5.4.8.1. Sadržaj azota (% u suvoj biljnoj supstanci)

###### *Bukva*

Najveći prosečni sadržaj N u uzorcima listova bukve dobijen je na početku ispitivanog vegetacionog perioda, i u junu je iznosio 2,65% (Tab. 5.24.). Tokom vegetacijske sezone u lisnim uzorcima populacija lokaliteta Vidlič, Tara i Fruška gora, nisu utvrđene značajne promene u sadržaju azota. Na ispitivanom području Kopaonik registrovano je signifikantno povećanje sadržaja azota u ispitivanim listovima.

###### *Smrča*

Najveći prosečni sadržaj N u uzorcima listova smrče svih lokaliteta dobijen je u avgustu i iznosio je 1,3% (Tab. 5.24.). U lisnim uzorcima ispitivanih populacija nisu utvrđene statistički značajne promene u sadržaju azota ako se uporede podaci dobijeni u junu-julu sa onim u septembru; u avgustu je konstatovano značajno povećanje sadržaja ovog makroelementa na lokalitetima Vidlič i Kopaonik, dok je istovremeno signifikantno smanjenje registrovano na lokalitetu Tara.

*Jela*

Najveće prosečne vrednosti azota ispitivanih uzoraka jele za oba lokaliteta utvrđene su na početku merne sezone (1,35%) (Tab. 5.24.). Na lokalitetu Vidlič utvrđeno je značajno smanjenje sadržaja N, dok je na lokalitetu Tara signifikantno povećanje registrovano pri kraju vegetacione sezone.

Tabela 5.24.: Sadržaj azota u lisnim uzorcima bukve, smrče i jele tokom vegetacionog perioda 2013. godine (%)

		jun	jul	avgust	septembar	NZR
Bukva	Vidlič	2,57 abc	0,58 abc	2,47 abc	2,27 bc	0,4444
	Koponik	2,73 d	2,45 abc	2,45 abc	2,17 c	
	Tara	–	2,37 abc	2,75 a	2,48 abc	
	Fruška gora	2,79 a	2,63 ab	2,65 ab	–	
Smrča	Vidlič	–	1,27 bc	1,44 a	1,23 cd	0,0632
	Koponik	1,33 b	1,18 de	1,32 b	1,27 bc	
	Tara	1,19 de	1,24 cd	1,14 e	1,23 cd	
Jela	Vidlič	–	1,44 a	1,37 a	1,17 b	0,1162
	Tara	1,25 b	1,25 b	1,23 b	1,43 a	

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

#### 5.4.8.2. Sadržaj fosfora (% u suvoj biljnoj supstanci)

*Bukva*

Najveće prosečne vrednosti koncentracije fosfora (P) u listovima bukve, za sve ispitivane lokalitete, registrovane su na početku perioda merenja (0,1%) (Tab. 5.25.). Upoređivanjem vrednosti sa početka i kraja merne sezone utvrđeno je smanjenje u količini P na svim ispitivanim lokalitetima, što je bilo statistički značajno samo na lokalitetu Kopaonik.

*Smrča*

Najveća prosečna koncentracija fosfora za ispitivane lokalitete utvrđena je u julu (0,09%) (Tab. 5.25.). U listovima ispitivanih biljaka na lokalitetima Tara i Kopaonik, gde vlaga nije predstavljala ograničavajući faktor za odvijanje fizioloških procesa, sadržaj fosfora nije se značajno menjao u toku vegetacijske sezone upoređujući rezultate iz juna sa rezultatima iz septembra. Na lokalitetu Kopaonik

utvrđeno je povećanje P u septembru. Na lokalitetu Vidlič, gde je oskudica padavina bila znatno izraženija, došlo je do značajnog smanjenja sadržaja ovog makroelementa.

### *Jela*

Najveća prosečna koncentracija P u uzorcima listova smrče utvrđena je u julu (0,08%) (Tab. 5.25.). U listovima jele na lokalitetu Tara nisu utvrđene značajne promene u odnosu na period uzorkovanja, dok je u listovima biljaka koje potiču sa lokaliteta Vidlič registrovano značajno smanjenje % P u suvoj biljnoj supstanci.

Tabela 5.25.: Sadržaj fosfora u lisnim uzorcima bukve, smrče i jele tokom vegetacionog perioda 2013. godine (%)

		jun	jul	avgust	septembar	NZR
Bukva	Vidlič	0,091 cde	0,073 fg	0,068 g	0,088 cde	0,012
	Kopaonik	0,12 a	0,111 ab	0,099 bc	0,100 bc	
	Tara	–	0,09 cde	0,085 def	0,079 efg	
	Fruška gora	0,088 cde	--	0,093 cd	0,081 def	
Smrča	Vidlič	–	0,099 ab	0,079 d	0,074 d	0,013
	Kopaonik	0,079 cd	0,092 bc	0,106 a	0,079 cd	
	Tara	0,076 d	0,078 d	0,076 d	0,066 d	
Jela	Vidlič	–	0,085 a	0,06 b	0,062 b	0,016
	Tara	0,063 b	0,068 b	0,059 b	0,064 b	

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

### *5.4.8.3. Sadržaj kalijuma (% u suvoj biljnoj supstanci)*

#### *Bukva*

Najveće prosečne vrednosti u koncentraciji kalijuma (K) listova bukve, za sve ispitivane lokalitete, utvrđene su pri kraju vegetacione sezone (0,52%) (Tab. 5.26.). U listovima ispitivanih populacija bukve nisu utvrđene signifikantne promene u sadržaju kalijuma u toku vegetacione sezone 2013. godine, s tim da je utvrđeno povećanje u vrednostima K na lokalitetu Kopaonik u julu.

*Smrča*

U toku mernog perioda u 2013. godini nisu utvrđene signifikantne promene u sadržaju K u ispitivanim listovima populacije smrče (Tab. 5.26.). Utvrđene prosečne vrednosti kalijuma u listovima ispitivanih biljaka u toku sezone iznosile su 0,44%.

*Jela*

U toku mernog perioda u nisu utvrđene signifikantne promene u sadržaju K u ispitivanim listovima populacije jele (Tab. 5.26.). Utvrđene prosečne vrednosti K u listovima ispitivanih biljaka jele u toku sezone iznosile su 0,46%.

Tabela 5.26.: Sadržaj kalijuma u lisnim uzorcima bukve, smrče i jele tokom vegetacionog perioda 2013. godine (%)

		jun	jul	avgust	septembar	NZR
Bukva	Vidlič	0,51 bc	0,46 bc	0,5 bc	0,54 b	0,083
	Kopaonik	0,52 bc	0,64 a	0,47 bc	0,52 bc	
	Tara	–	0,48 bc	0,43 bc	0,49 bc	
	Fruška gora	0,49 bc	0,45 bc	0,53 b	0,52 bc	
Smrča	Vidlič	–	0,47 a	0,46 a	0,41 a	0,141
	Kopaonik	0,36 a	0,44 a	0,47 a	0,45 a	
	Tara	0,48 a	0,40 a	0,46 a	0,47 a	
Jela	Vidlič	–	0,57 a	0,38 a	0,46 a	0,26
	Tara	0,39 a	0,4 a	0,56 a	0,46 a	

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

#### 5.4.8.4. Sadržaj kalcijuma (% u suvoj biljnoj supstanci)

*Bukva*

Najveće prosečne vrednosti u koncentraciji kalcijuma (Ca) listova bukve za sve ispitivane lokalitete utvrđene su u septembru (1,51%) (Tab. 5.27.). Sadržaj kalcijuma povećavao se u toku vegetacijskog perioda u listovima svih ispitivanih bukovih populacija, što je bilo signifikantno na ispitivanim lokalitetima Vidlič, Kopaonik i Fruška gora.

*Smrča*

Najveće prosečne vrednosti u koncentraciji kalcijuma listova smrče za sve ispitivane lokalitete utvrđene su u septembru (1,15%). U lisnim uzorcima biljaka smrče sa lokaliteta Vidlič utvrđeno je značajno smanjenje koncentracije Ca u toku vegetacijske sezone, dok je na lokalitetima Tara i Kopaonik registrovana suprotna tendencija (Tab. 5.27.).

*Jela*

U lisnim uzorcima ispitivanih biljaka jele tokom mernog perioda 2013. godine nisu utvrđene značajne promene (Tab. 5.27.). Prosečne vrednosti sadržaja Ca za ceo period iznosile su 0,94 %.

Tabela 5.27.: Sadržaj kalcijuma u lisnim uzorcima bukve, smrče i jele tokom vegetacionog perioda 2013. godine (%)

		jun	jul	avgust	septembar	NZR
Bukva	Vidlič	1,33 cdefg	1,6 b	2,02 a	1,86 a	0,226
	Kopaonik	1,07 hi	1,22 efgh	1,11 ghi	1,48 bcd	
	Tara	–	0,97 i	1,38 bcdef	1,14 fghi	
	Fruška gora	1,28 defgh	1,32 defg	1,39 bcde	1,57 bc	
Smrča	Vidlič	–	1,28 b	0,93 e	1,17 c	0,894
	Kopaonik	0,8 fg	0,78 fgh	1,46 a	1,22 bc	
	Tara	0,71 gh	0,7 h	0,85 ef	1,05 d	
Jela	Vidlič	–	1,13 a	0,95 abc	1,12 ab	0,2598
	Tara	0,78 c	0,85 b	0,95 abc	0,8 c	

vrednosti označene istim slovom u kolonama ne razlikuju se značajno za  $p < 0,05$

#### 5.4.9. Korelacije između podataka dobijenih u 2013. godini

Na osnovu programa StatSoft 7 urađena je analiza podataka i dobijene su sledeće značajne korelacije (u obzir su uzete sve ispitivane vrste i svi lokaliteti) (Tab. 5.28.):

– pozitivna korelacija je utvrđena između sledećih ispitivanih parametara:

- ✓ intenziteta fotosinteze i intenziteta transpiracije,
- ✓ intenziteta fotosinteze i provodljivosti stoma,
- ✓ intenziteta transpiracije i provodljivosti stoma,
- ✓ provodljivosti stoma i intercelularne (substomatalne) koncentracije CO<sub>2</sub>

- ✓ intercelularne (substomatalne) koncentracije CO<sub>2</sub> i fotosintetičkih pigmenata,
- ✓ momentalne vlažnosti zemljišta i prosečne dnevne količine padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja,
- ✓ svih pigmenata međusobno
- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i momentalne vlažnosti zemljišta.

– negativna korelacija je konstatovana između:

- ✓ provodljivosti stoma i temperature listova,
- ✓ temperature listova i intercelularne (substomatalne) koncentracije CO<sub>2</sub>
- ✓ temperature listova i koncentracije svih fotosintetičkih pigmenata

Tabela 5.28.: Korelacije između fizioloških parametara ispitivanih biljaka u 2013. godini

	A	E	WUE	Gs	TI	Ci	Chl a	Chl b	Chl a+b	Karo.
A	1,00	*0,82	0,31	*0,37	-0,08	-0,03	0,33	0,31	0,33	0,25
E	*0,82	1,00	-0,18	*0,37	0,10	0,05	0,30	0,31	0,31	0,23
WUE	0,31	-0,18	1,00	0,04	-0,26	-0,07	0,00	-0,05	-0,02	0,00
gs	*0,37	*0,37	0,04	1,00	*-0,48	*0,57	-0,01	0,00	-0,01	-0,03
TI	-0,08	0,10	-0,26	*-0,48	1,00	*-0,73	*-0,39	*-0,41	*-0,40	*-0,42
Ci	-0,03	0,05	-0,07	*0,57	*-0,73	1,00	*0,41	*0,42	*0,41	*0,46
Chl a	0,33	0,30	0,00	-0,01	*-0,39	*0,41	1,00	*0,96	*1,00	*0,96
Chl b	0,31	0,31	-0,05	0,00	*-0,41	*0,42	*0,96	1,00	*0,98	*0,91
Chl a+b	0,33	0,31	-0,02	-0,01	*-0,40	*0,41	*1,00	*0,98	1,00	*0,96
Karo.	0,25	0,23	0,00	-0,03	*-0,42	*0,46	*0,96	*0,91	*0,96	1,00

\* značajno na nivou p<0,05

Tabela 5.29.: Korelacije između ispitivanih fizioloških parametara i ekoloških uslova sredine u 2012. godini

	WUE
Temperatura	-0,12
Padavina	0,07
Mvz (%)	*0,42

\* značajno na nivou p<0,05

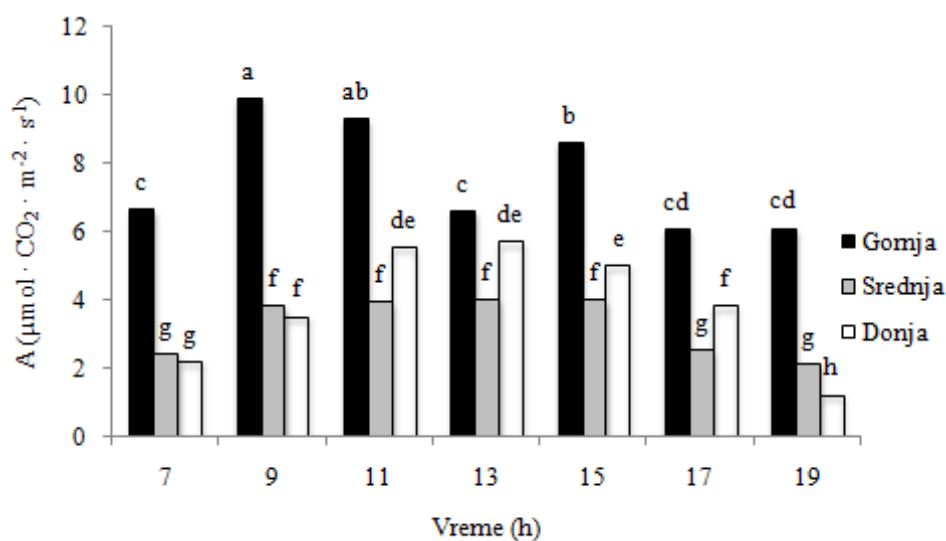
### 5.5. Rezultati kontinuiranog dnevnog merenja fizioloških parametara listova bukve lokaliteta različite nadmorske visine na Fruškoj gori u 2013. godini

Na lokalitetu Fruška gora tokom vegetacione sezone 2013., u julu i avgustu, mereni su fiziološki parametri listova bukve u šumskim populacijama na različitim

nadmorskim visinama planine. Merenja su vršena svakog sata u vremenskom periodu od 7.00 do 19.00 časova.

#### *5.5.1. Dnevna dinamika fotosinteze (A) na različitim visinama planine*

U **julu** su promene- intenziteta fotosinteze (A) listova bukve praćene u toku dana od 7 do 19 sati u šumskim populacijama koje su se nalazile na različitim visinama planine (gornja, srednja i donja eksperimentalna tačka) (Sl. 5.68.). Gornja eksperimentalna tačka bila je pri vrhu planine (490 mnv), srednja tačka nalazila se na padini planine (459 mnv), a donja eksperimentalna tačka nalazila se u dolini u blizini potoka (400 mnv). U bukovoj šumskoj zajednici na gornjoj tački planine utvrđena su dva maksimuma u intenzitetu fotosinteze, jedan prepodne između 9.00 i 11.00 časova ( $9,92 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), a drugi popodne u 15.00 časova ( $8,63 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ). Dnevni minimum fotosintetičke aktivnosti utvrđen je u 13.00 časova. Prosečna dnevna fotosintetička asimilacija na gornjoj tački iznosila je  $7,62 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Signifikantno niže vrednosti prosečne dnevne fotosinteze registrovane su na ostale dve eksperimentalne tačke: na srednjoj tački  $3,28 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , na donjoj tački  $3,88 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Na nižim eksperimentalnim tačkama nije bila registrovana podnevna depresija, tako da je dnevna dinamika fotosintetičke aktivnosti ukazivala na stabilan nivo fotosinteze („plato“) u najvećem delu dana, od 9.00 do 15.00 časova (Sl. 5.64.). Na sve tri eksperimentalne tačke, registrovan je signifikantni pad fotosintetičke aktivnosti nakon 15.00 časova. Značajno veća fotosintetička asimilacija šumske populacije u gornjoj eksperimentalnoj tački posledica je uticaja povoljnih ekoloških činilaca na početku vegetacione sezone, kada je količina vlažnosti u dubjim slojevima zemljišta bila odgovarajuća, a svetlosni uslovi optimalniji u odnosu na ostale dve eksperimentalne tačke.

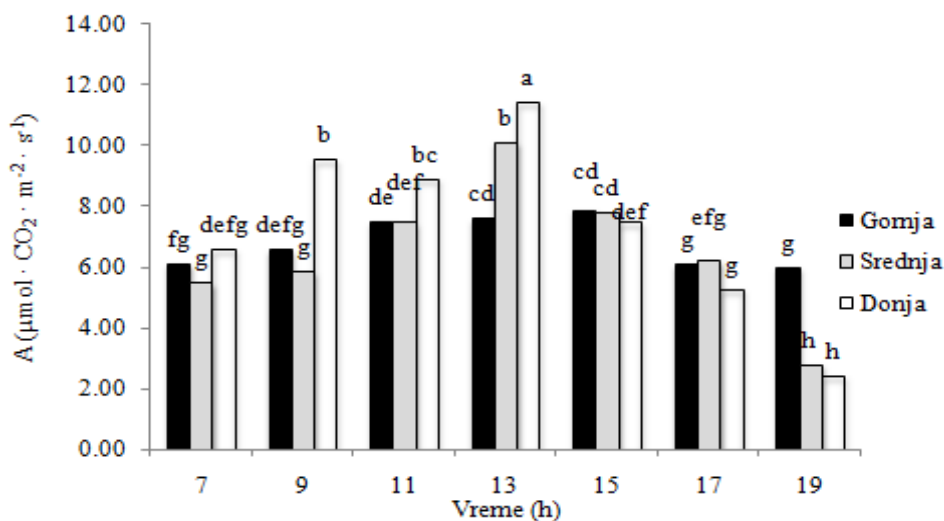


Slika 5.64.: Dnevna dinamika fotosinteze u julu na različitim visinama planine (NZR: 1,235)

Rezultati merenja fotosintetičke aktivnosti u **avgustu** ukazali su da je postojala specifična dnevna dinamika u odnosu na položaj ispitivane bukove šumske populacije. Najviša prosečna dnevna fotosinteza zabeležena je na donjoj eksperimentalnoj tački ( $7,38 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), dok su značajno niže vrednosti utvrđene na srednjoj ( $6,53 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) i gornjoj tački ( $6,82 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.65.). Najviše registrovane vrednosti fotosinteze u donjoj eksperimentalnoj tački (podnožje planine), gde su se atmosferske padavine skupljale i duže zadržavale, ukazuju na značaj vlažnosti zemljišta kao limitirajućeg faktora za proces fotosinteze. Dnevna dinamika fotosinteze na donjoj tački pokazivala je ritmičnost, sa dva maksimuma u toku dana: u 9.00 časova ( $9,54 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) i 13.00 časova ( $11,43 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Dinamika fotosinteze na srednjoj eksperimentalnoj tački bila je specifična sa maksimumom vrednošću registrovanom u 13 sati ( $10,12 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Bukova populacija locirana na gornjoj eksperimentalnoj tački je imala stabilnu fotosintetičku aktivnost od 7.00 časova do popodne, kada je u 17.00 i 19.00 časova registrovano signifikantno smanjenje vrednosti ovog parametra. Najveća izmerena fotosinteza u poslednjem merenju (19.00 časova) bila je u populaciji bukve na gornjoj eksperimentalnoj tački, što je posledica postojanja najpovoljnijih svetlosnih uslova na vrhu planine na kraju dana. U populacijama bukve na padini i u podnožju,



svetlost je u poslednjem merenju bila značajno smanjena i predstavljala je limitirajući faktor za fotosintezu.



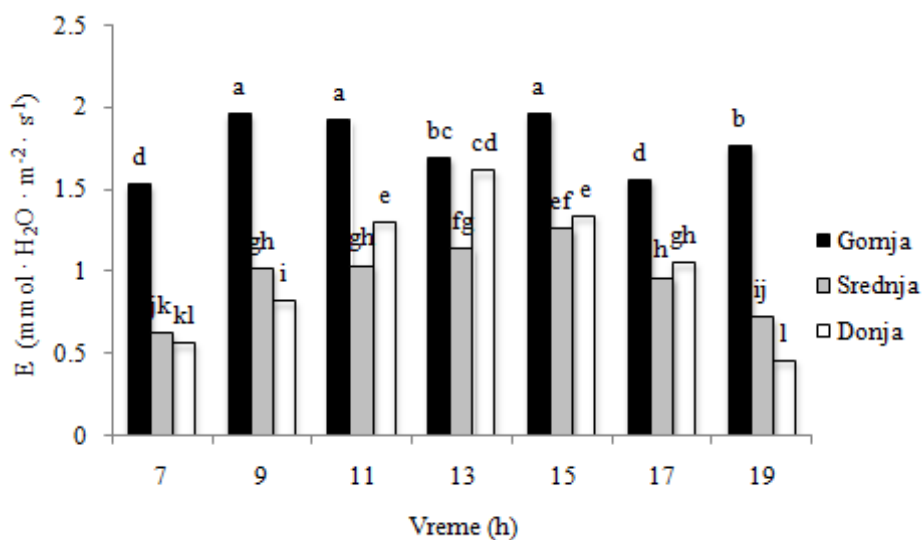
Slika 5.65.: Dnevna dinamika fotosinteze u avgustu na različitim visinama planine (NZR: 1,236)

### 5.5.2. Dnevna dinamika transpiracije (E) na različitim visinama planine

Promene u intenzitetu transpiracije (E) uglavnom prate promene fotosinteze. Najveće prosečne vrednosti E u **julu** registrovane su na bukovoj populaciji na gornjoj eksperimentalnoj tački ( $1,78 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), dok su značajno niže vrednosti utvrđene na padini planine, tj. na srednjoj eksperimentalnoj tački ( $0,97 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), i na donjoj eksperimentalnoj tački ( $1,03 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.66.). Dinamika transpiracionog odavanja vode i fotosinteze su bile u korelaciji, tako da su oscilacije u transpiraciji bile sinhronne sa oscilacijama fotosinteze i najveće vrednosti na gornjoj eksperimentalnoj tački su merene prepodne između 9.00 i 11.00 časova ( $1,97 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) i popodne oko 15.00 časova ( $1,97 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Na ovom lokalitetu dnevna depresija transpiracije je utvrđena u 13.00 sati. Dobijene vrednosti E za listove bukve donje eksperimentalne tačke ukazuju na postojanje

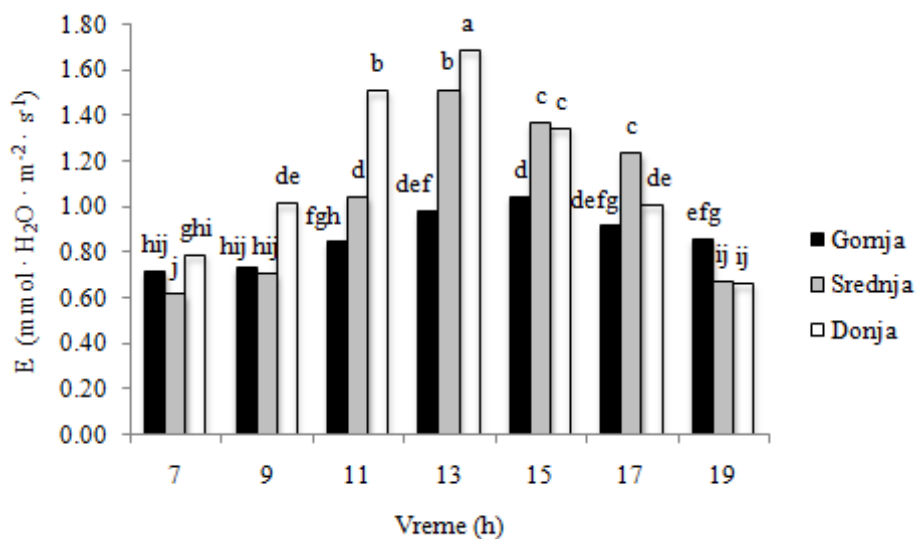
maksimuma transpiracije u 13.00 časova, posle čega je utvrđeno značajno smanjenje vrednosti ovog fiziološkog parametra.

Intenzivnija transpiracija listova bukve na gornjoj eksperimentalnoj tački je očekivana i posledica je povoljne zemljišne vlažnosti i dobrih temperaturnih i svetlosnih uslova za odvijanje stabilnih i međusobno koordinisanih procesa fotosinteze i transpiracije. Na padini i u dolini planine zasenčenost i veća atmosferska vlažnost je bila glavni uzrok smanjenja transpiracionog odavanja vode.



Slika 5.66.: Dnevna dinamika transpiracije u julu na različitim visinama planine (NZR: 0,123)

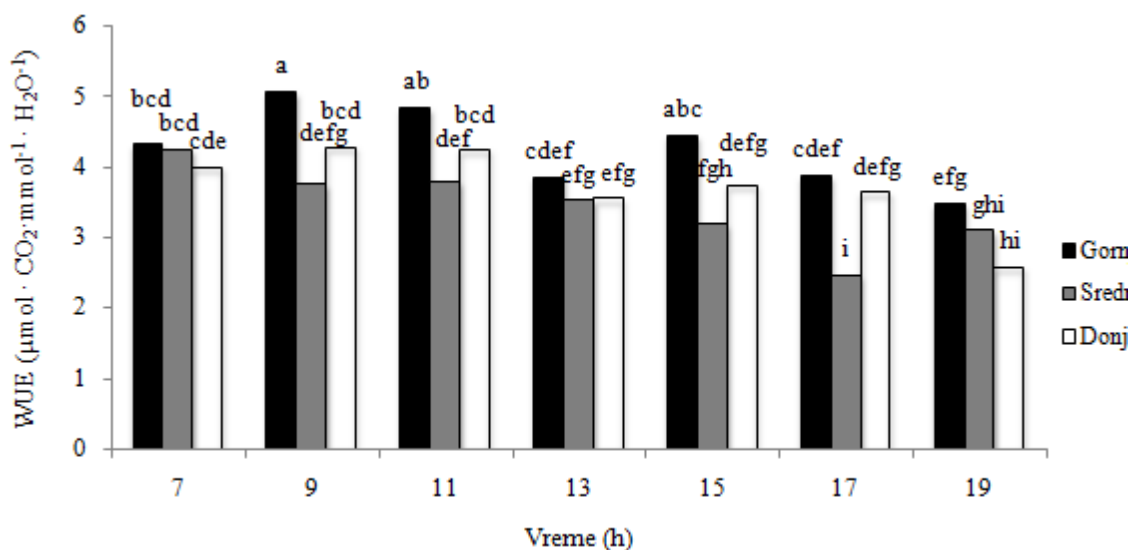
Dnevna dinamika transpiracije bukovih šumskih zajednica bila je slična na sve tri eksperimentalne tačke. Najveće prosečne vrednosti E u **avgustu** registrovane su na bukovoj populaciji na donjoj eksperimentalnoj tački ( $1,15 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), dok su niže vrednosti konsatovane na srednjoj ( $1,02 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) i na donjoj eksperimentalnoj tački ( $0,87 \text{ mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.67.). Dnevna dinamika transpiracije u avgustu je različita u odnosu na jul, jer je izmeren jedan maksimum u 13.00 časova. Smanjenje transpiracije krajem dana bilo je uočljivije u bukovim populacijama lociranim na srednjoj i donjoj eksperimentalnoj tački.



Slika 5.67: Dnevna dinamika transpiracije u avgustu na različitim visinama planine (NZR: 0,132)

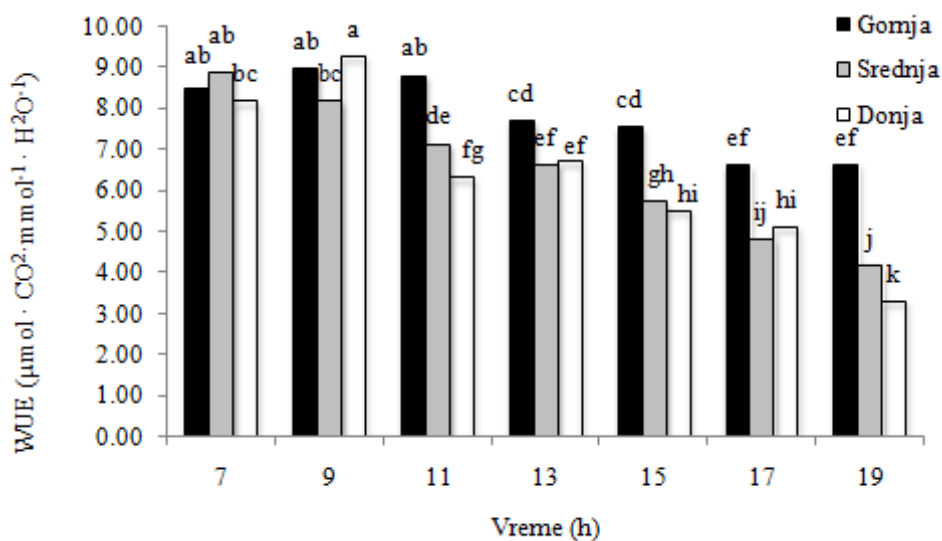
### 5.5.3. Dnevna dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) na različitim visinama planine

Promene u efikasnosti iskorišćavanja vode (WUE) prate promene fotosinteze i transpiracije (Sl. 5.68.). Prosečne vrednosti WUE u **julu** bile su najveće u populacijama bukve lociranim na gornjoj eksperimentalnoj tački (4,26  $\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ). Specifična dnevna dinamika ukazuje na postojanje dva maksimuma: prepodne, između 9.00 i 11.00 časova, i popodne oko 15.00 časova. Prosečne dnevne vrednosti WUE za biljke locirane na srednjoj i donjoj eksperimentalnoj tački su bile niže (3,43  $\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ , na srednjoj tački i 3,71  $\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$  u dolini).



Slika 5.68.: Dnevna dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode u julu na različitim visinama planine (NZR: 0,614)

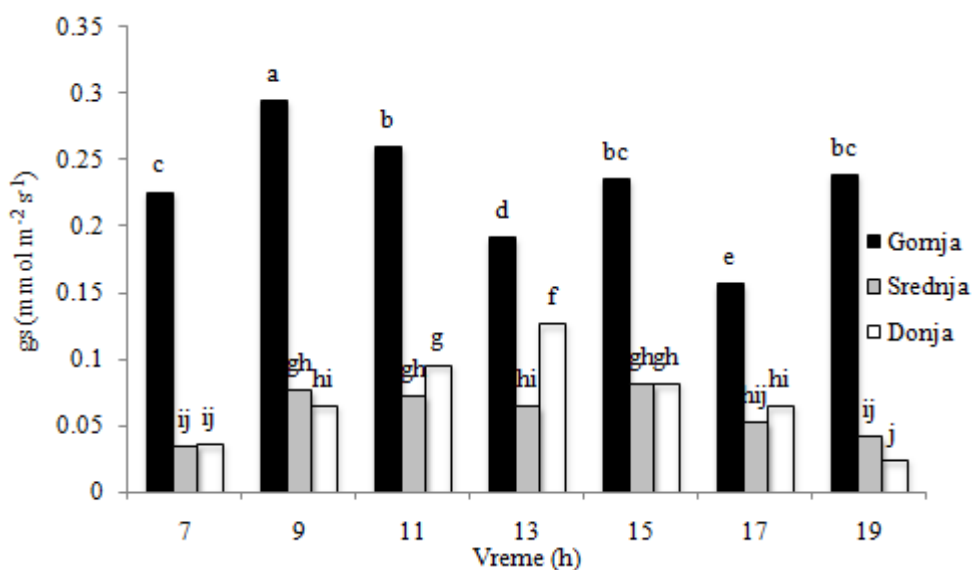
Računate vrednosti WUE u odnosu na dobijene rezultate za fotosintezu i transpiraciju u **avgustu** ukazuju na sličnu dnevnu dinamiku na sve tri eksperimentalne tačke. Prosečna dnevna vrednost WUE bila je najviša na gornjoj tački ( $7,84 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}^{-1}$ ), dok su niže vrednosti utvrđene na srednjoj ( $6,53 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}^{-1}$ ) i donjoj eksperimentalnoj tački ( $6,36 \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\cdot\text{H}_2\text{O}^{-1}$ ) (Sl. 5.69.). U prepodnevnim časovima registrovane su signifikantno veće vrednosti WUE kod svih ispitivanih biljaka, dok je signifikantno smanjenje utvrđeno u kasnijim popodnevnim satima. Najveće vrednosti ovog parametra registrovane su na gornjoj tački tokom celog dana, što je najviše bilo izraženo posle 11.00 časova.



Slika 5.69.: Dnevna dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode u avgustu na različitim visinama planine (NZR: 0,741)

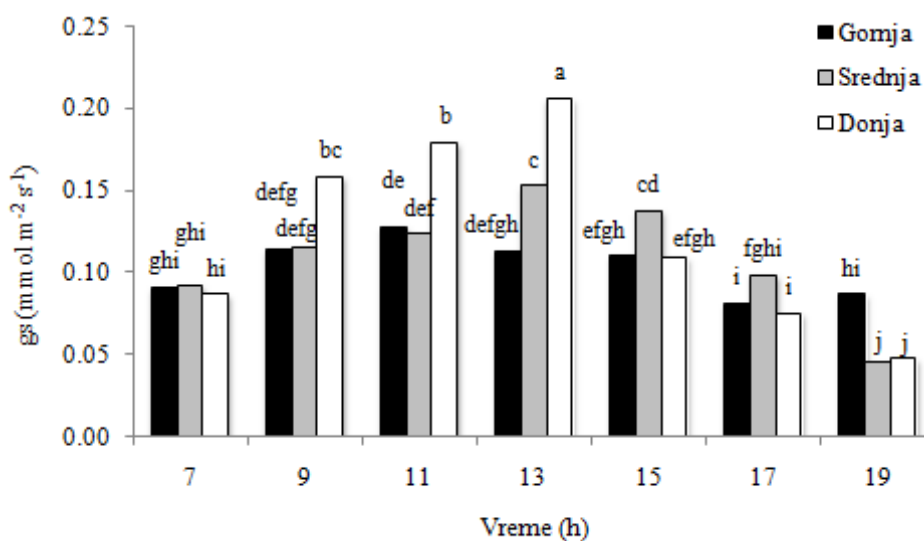
#### 5.5.4. Dnevna dinamika provodljivosti stoma ( $g_s$ ) na različitim visinama planine

Promene  $g_s$  u listovima ispitivane populacije bukve u **julu** uglavnom prate promene fotosinteze i transpiracije. Signifikantno najveće vrednosti u provodljivosti stoma bile su utvrđene na gornjoj tački četiri puta u toku dana, između 9.00 i 11.00 časova ( $0,3 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), u 15.00 ( $0,24 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) i u 19.00 časova ( $0,24 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) (Sl. 5.70.). Prosečna vrednost  $g_s$  u toku celog dana na gornjoj tački je bila  $0,23 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Na ostalim lokalitetima (eksperimentalnim tačkama) registrovane vrednosti  $g_s$  bile su značajno manje, bez izraženih oscilacija u toku dana, jer je utvrđeno blago povećanje intenziteta provodljivosti stoma do 13 sati, da bi zatim vrednosti  $g_s$  kontinuirano opadale.



Slika 5.70.: Dnevna dinamika provodljivosti stoma u julu na različitim visinama planine (NZR: 0,0271)

Dnevna dinamika provodljivosti stoma u **avgustu** je slična na sve tri eksperimentalne tačke: u jutarnjim časovima su registrovane najmanje vrednosti, nakon čega je postojalo blago povećavanje vrednosti  $g_s$  do 13 časova (na gornjoj tački povećavanje je bilo do 11.00 časova), nakon čega je do kraja dana utvrđeno smanjenje u vrednostima  $g_s$  (Sl. 5.71.). Provodljivost stoma je bila značajno veća na donjoj eksperimentalnoj tački upoređujući sa gornjom i srednjom tačkom od 9.00 do 13.00 časova, što je suprotno od tendencije koja je dobijena na uzorcima u julu. Registrovane prosečne dnevne vrednosti  $g_s$  na donjoj tački su iznosile  $0,12 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , na srednjoj  $0,11 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , dok na donjoj iznosile  $0,10 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ .



Slika 5.71.: Dnevna dinamika provodljivosti stoma u avgustu na različitim visinama planine (NZR: 0,023)

#### 5.5.5. Korelacije između podataka dobijenih na lokalitetu Fruška gora u 2013. godini

Analizom merenih abiotički i biotičkih parametara utvrđena je značajna pozitivna korelacija između (Tab. 5.30.):

- ✓ provodljivosti stoma i intenziteta transpiracije
- ✓ momentalne vlažnosti zemljišta i prosečne dnevne količine padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja
- .
- Značajna negativna korelacija registrovana je između:
  - ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i prosečne dnevne količine padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja
  - ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i prosečne dnevne temperature vazduha u četvonedeljnom periodu pre merenja
  - ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i temperature listova
  - ✓ prosečne dnevne temperature za četvonedeljni period i prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu

Tabela 5. 30.: Korelacije između podataka koji su dobijeni na različitim visinama na ispitivanom području Fruške gore

	E	WUE	Gs	Padavina	Temperatura	MVZ%
E	1,00	-0,27	*0,92	0,41	-0,43	0,30
WUE	-0,27	1,00	0,13	*-0,93	*0,91	-0,73
gs	*0,92	0,13	1,00	0,06	-0,09	0,00
Padavina	0,41	*-0,93	0,06	1,00	*-0,99	*0,78
Temperatura	-0,43	*0,91	-0,09	*-0,99	1,00	-0,76
MVZ%	0,30	-0,73	0,00	*0,78	-0,76	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

### 5.6. Korelacije između svih mernih podataka između svih vrsta u ispitivanim godinama

Analiziranjem dobijenih trogodišnjih podataka utvrđena je pozitivna i značajna korelacija između (Tab. 5.31. i Tab. 5.32.):

- ✓ intenziteta fotosinteze i transpiracije,
- ✓ intenziteta fotosinteze i efikasnosti iskorišćavanja vode
- ✓ intenziteta fotosinteze i provodljivosti stoma,
- ✓ intenziteta fotosinteze i fotosintetičkih pigmenata (Chl *a*, Chl *a+b*)
- ✓ intenziteta transpiracije i temperature lista,
- ✓ intenziteta transpiracije i provodljivosti stoma,
- ✓ intenziteta transpiracije i količine pigmenata,
- ✓ prosečne osmonedeljne padavine i efikasnosti iskorišćavanja vode,
- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub>
- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i momentalne vlažnosti zemljišta,
- ✓ provodljivosti stoma i intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub>
- ✓ intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub> i svih ispitivanih pigmenata
- ✓ momentalne vlažnosti zemljišta i prosečne dnevne količine padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja,
- ✓ koncentracija svih ispitivanih pigmenata međusobno.

Negativna korelacija utvrđena je između;

- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i hlorofil *b*,
- ✓ temperature lista i koncentracije fotosintetičkih pigmenata,



- ✓ momentalne vlažnosti zemljišta i intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub>
- ✓ intercelularne koncentracije CO<sub>2</sub> i lisne temperature
- ✓ momentalne vlažnosti zemljišta i koncentracije fotosintetičkih pigmenata
- ✓ momentalne vlažnosti zemljišta i prosečne dnevne temperature u četvoronedeljnom periodu.

Tabela 5.31.: Korelacije između fizioloških parametara ispitivanih biljaka

	A	E	WUE	gs	Tl	Ci	Chl a	Chl b	Chla+b	Karot.	Temp	Padav.	MVZ (%)
A	1,00	*0,79	*0,30	*0,41	0,04	-0,23	*0,26	0,21	*0,25	0,21	0,04	0,02	0,18
E	*0,79	1,00	-0,22	*0,38	*0,25	0,00	*0,33	*0,32	*0,33	*0,27	0,04	-0,03	0,02
WUE	*0,30	-0,22	1,00	0,03	-0,21	*-0,40	-0,18	*-0,26	-0,20	-0,17	-0,07	0,01	*0,44
gs	*0,41	*0,38	0,03	1,00	*-0,38	*0,41	-0,03	-0,05	-0,04	-0,05	0,02	-0,14	0,06
Tl	0,04	*0,25	-0,21	*-0,38	1,00	*-0,54	*-0,29	*-0,28	*-0,29	*-0,35	0,15	*0,27	0,12
Ci	-0,23	0,00	*-0,40	*0,41	*-0,54	1,00	*0,44	*0,45	*0,44	*0,48	-0,10	-0,20	*-0,27
Chl a	*0,26	*0,33	-0,18	-0,03	*-0,29	*0,44	1,00	*0,96	*1,00	*0,97	0,12	-0,16	*-0,34
Chl b	0,21	*0,32	*-0,26	-0,05	*-0,28	*0,45	*0,96	1,00	*0,98	*0,93	0,11	-0,19	*-0,35
Chla+b	*0,25	*0,33	-0,20	-0,04	*-0,29	*0,44	*1,00	*0,98	1,00	*0,97	0,12	-0,17	*-0,34
Karot.	0,21	*0,27	-0,17	-0,05	*-0,35	*0,48	*0,97	*0,93	*0,97	1,00	0,04	-0,13	*-0,31
Temp	0,04	0,04	-0,07	0,02	0,15	-0,10	0,12	0,11	0,12	0,04	1,00	-0,05	*-0,40
Padav. MVZ (%)	0,02	-0,03	0,01	-0,14	*0,27	-0,20	-0,16	-0,19	-0,17	-0,13	-0,05	1,00	*0,39
	0,18	0,02	*0,44	0,06	0,12	*-0,27	*-0,34	*-0,35	*-0,34	*-0,31	*-0,40	*0,39	1,00

\* značajno na nivou p&lt;0,05

Tabela 5.32.: Korelacije između ispitivanih fizioloških parametara i ekoloških uslova sredine

	Temperatura	Padavina	MVZ (%)
WUE	-0,07	0,01	*0,44
Ci	-0,10	-0,20	*-0,27
Chl a	0,12	-0,16	*-0,34
Chl b	0,11	-0,19	*-0,35
Chl a+b	0,12	-0,17	*-0,34
karot	0,04	-0,13	*-0,31
Temperatura	1,00	-0,05	*-0,40
Padavina	-0,05	1,00	*0,39
MVZ (%)	*-0,40	*0,39	1,00

\* značajno na nivou p&lt;0,05

### 5.6.1. Upoređivanje dobijenih rezultata između istraživačkih godina

Upoređeni su svi dobijeni podaci iz različitih istraživačkih godina da bi se utvrdilo da li postoji korelacija između istih. Kada su u pitanju intenzitet fotosinteze, intenzitet transpiracije, efikasnost iskorišćavanja vode, kao i intercelularna koncentracija CO<sub>2</sub>, nisu potvrđene značajne korelacije.

Utvrđena je pozitivna i značajna korelacija između provodljivosti stoma u 2012-oj i 2013-oj godini, što ukazuje na isti trend menjanja ovih parametara u toku poslednje dve merne godine (Tab. 5.33.). Kod populacija bukve utvrđeno je smanjenje u provodljivosti stoma u toku sezone, dok je kod četinara utvrđeno povećanje gs krajem sezone.

Tabela 5.33.: Korelacije između provodljivosti stoma zavisno od istraživačke godine

	gs 2011	gs 2012	gs 2013
gs 2011	1.00	0.38	-0.26
gs 2012	0.38	1.00	0.55*
gs 2013	-0.26	0.55*	1.00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

Utvrđena je takođe, pozitivna korelacija između prosečnih dnevnih atmosferskih padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja za sve istraživačke godine. To znači da su u svakoj godini prosečno najveće količine padavine registrovane na početku sezone, tj. u junu i julu, dok je smanjenje registrovano pri kraju vegetacione sezone (septembar) (Tab. 5.34.).

Tabela 5.34.: Korelacije između prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja zavisno od istraživačke godine

	Padavine 2011	Padavine 2012	Padavine 2013
Padavine 2011	1.00	0.52*	0.70*
Padavine 2012	0.52*	1.00	0.70*
Padavine 2013	0.70*	0.70*	1.00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

Upoređivanjem podataka dobijenih za svaku istraživačku godinu, utvrđene su takođe i visoke pozitivne korelacije u dinamici sadržaja fotosintetičkih pigmenata – postojao je statistički značajan trend smanjenja krajem vegetacione sezone (Tab. 5.35., 5.36., 5.37., 5.38.).

Tabela 5.35.: Korelacije između koncentracije Chl *a* zavisno od istraživačke godine

	Chl <i>a</i> 2011	Chl <i>a</i> 2012	Chl <i>a</i> 2013
Chl <i>a</i> 2011	1,00	0,95*	0,78*
Chl <i>a</i> 2012	0,95*	1,00	0,82*
Chl <i>a</i> 2013	0,78*	0,82*	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

Tabela 5.36.: Korelacije između koncentracije Chl *b* zavisno od istraživačke godine

	Chl <i>b</i> 2011	Chl <i>b</i> 2012	Chl <i>b</i> 2013
Chl <i>b</i> 2011	1,00	*0,90	*0,80
Chl <i>b</i> 2012	*0,90	1,00	*0,80
Chl <i>b</i> 2013	*0,80	*0,80	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

Tabela 5.37.: Korelacije između koncentracije Chl *a+b* zavisno od istraživačke godine

	Chl <i>a+b</i> 2011	Chl <i>a+b</i> 2012	Chl <i>a+b</i> 2013
Chl <i>a+b</i> 2011	1,00	*0,95	*0,79
Chl <i>a+b</i> 2012	*0,95	1,00	*0,83
Chl <i>a+b</i> 2013	*0,79	*0,83	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

Tabela 5.38.: Korelacije između koncentracije karotenoida zavisno od istraživačke godine

	Karotenoidi 2011	Karotenoidi 2012	Karotenoidi 2013
Karotenoidi 2011	1,00	*0,94	*0,73
Karotenoidi 2012	*0,94	1,00	*0,83
Karotenoidi 2013	*0,73	*0,83	1,00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

#### 5.6.2. Korelacije između rezultata dobijenih na lokalitetima Vidlič i Fruška gora za tri istraživačke godine

Izračunata je korelacija između registrovanih podataka sa onih lokaliteta (Fruška gora i Vidlič), na kojima je voda u toku merne sezone predstavljala ograničavajući faktor za odvijanje fizioloških procesa biljaka (Tab. 5.39.). Pri izračunavanju ovih

korelacija nisu uzimane u obzir vrednosti dobijene merenjem za vreme kišnih i oblačnih dana, kada je određivanje fotosintetičkih parametara opterećeno mogućnošću pojave greške.

– Utvrđene su značajne pozitivne korelacije između:

- ✓ intenziteta fotosinteze i intenziteta transpiracije
- ✓ intenziteta fotosinteze i efikasnosti iskorišćavanja vode
- ✓ intenziteta fotosinteze i provodljivosti stoma
- ✓ intenziteta fotosinteze i prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu

pre merenja

- ✓ intenziteta fotosinteze i momentalne vlažnosti zemljišta
- ✓ intenziteta transpiracije i provodljivosti stoma
- ✓ intenziteta transpiracije i momentalne vlažnosti zemljišta
- ✓ intenziteta transpiracije i prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu

pre merenja

- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i provodljivosti stoma
- ✓ provodljivosti stoma i momentalne vlažnosti zemljišta
- ✓ provodljivosti stoma i prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu

pre merenja

- ✓ prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja
- ✓ i momentalne vlažnosti zemljišta

– Utvrđene su značajne negativne korelacije između:

- ✓ efikasnosti iskorišćavanja vode i temperature lista,
- ✓ prosečne dnevne temperature vazduha u četvoronedeljnom periodu i momentalne vlažnosti zemljišta

Tabela 5.39.: Korelacije između rezultata dobijenih na lokalitetima Vidlič i Fruška gora za 2011, 2012 i 2013. godinu

	A	E	WUE	gs	TI	Ci	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a+b</i>	karot.	Temp.	padavina	MVZ
A	1.00	*0.89	*0.61	*0.94	0.10	-0.32	0.32	0.30	0.32	0.30	-0.09	*0.60	*0.64
E	*0.89	1.00	0.26	*0.86	0.37	-0.25	0.27	0.27	0.28	0.25	-0.17	*0.66	*0.66
WUE	*0.61	0.26	1.00	*0.48	*-0.54	-0.11	0.40	0.31	0.38	0.39	0.05	0.13	0.30
gs	*0.94	*0.86	*0.48	1.00	0.09	-0.17	0.38	0.35	0.38	0.36	-0.08	*0.66	*0.69
TI	0.10	0.37	*-0.54	0.09	1.00	*-0.57	*-0.60	*-0.57	*-0.59	*-0.60	-0.09	0.22	0.25
Ci	-0.32	-0.25	-0.11	-0.17	*-0.57	1.00	*0.70	*0.66	*0.70	*0.71	0.00	-0.02	-0.34
Chl <i>a</i>	0.32	0.27	0.40	0.38	*-0.60	*0.70	1.00	*0.95	*1.00	*0.98	0.10	0.27	0.08
Chl <i>b</i>	0.30	0.27	0.31	0.35	*-0.57	*0.66	*0.95	1.00	*0.97	*0.93	0.06	0.28	0.05
Chl <i>a+b</i>	0.32	0.28	0.38	0.38	*-0.59	*0.70	*1.00	*0.97	1.00	*0.98	0.10	0.28	0.06
karot.	0.30	0.25	0.39	0.36	*-0.60	*0.71	*0.98	*0.93	*0.98	1.00	0.12	0.29	0.06
Temp.	-0.09	-0.17	0.05	-0.08	-0.09	0.00	0.10	0.06	0.10	0.12	1.00	-0.10	*-0.47
padavina	*0.60	*0.66	0.13	*0.66	0.22	-0.02	0.27	0.28	0.28	0.29	-0.10	1.00	*0.55
MVZ	*0.64	*0.66	0.30	*0.69	0.25	-0.34	0.08	0.05	0.06	0.06	*-0.47	*0.55	1.00

\* značajno na nivou  $p < 0,05$

Na lokalitetima, Fruška gora i Vidlič, fotosinteza, i bioprodukcija, u većoj meri zavise od padavina, dok na Kopaoniku i Tari voda dolazi i slivanjem sa okolnih brda i preko potoka.

## 6. DISKUSIJA

Važna i nezamenljiva uloga šumskog ekosistema u smanjenju koncentracije atmosferskog ugljen-dioksida je poznata. Međutim, globalne klimatske promene gde su poremećaj vodnog režima u biosferi, suša i povećanje prosečnih temperatura najbitniji elementi, negativno deluju na šumske zajednice smanjujući njihov kapacitet redukcije atmosferskog CO<sub>2</sub>. Ipak, biološki, odnosno fiziološki odgovor šuma na nepovoljne uslove sredine kao što su vlažnost i temperatura, ne zavisi samo od klimatskih uslova već i od vrste drveća, od nadmorske visine kao i od geografske širine, areala rasprostranjenja šuma (Lindner et al., 2010). Zbog toga je značajno bilo da se utvrdi dnevna i godišnja dinamika fotosinteze, najznačajnijeg procesa koji definiše bioprodukciju, i da se što preciznije definiše uticaj abiotičkih faktora na fotosintetičke parametre, njihov pojedinačni i zajednički (aditivni) efekat na šumske ekosisteme. Negativan uticaj klimatskih promena na vitalnost šuma bio je predmet brojnih istraživanja (Breshears et al., 2009; Choi et al., 2011; Choat et al., 2012). Podaci dobijeni u ovakvom širokom eko-fiziološkom monitoringu različitih šumskih populacija od izuzetnog su značaja za predviđanje uticaja promene klime na rasprostranjenje i bioprodukciju šumskih biocenoza, odnosno za kreiranje strategije očuvanja i unapređenja stanja šuma.

### 6.1. Dinamika fotosintetičke aktivnosti tokom vegetacionih sezona 2011, 2012. i 2013. godine

Fotosinteza je složeni biohemijski proces u kome pomoću sunčevog zračenja, iz neorganske materije nastaju organske. Praćenje intenziteta fotosinteze pruža korisne informacije o stanju i reakcijama biljaka u promenjenim ili nepovoljnim uslovima sredine. U trogodišnjem istraživanju utvrđeno je značajno variranje fotosintetičkih parametara u zavisnosti od ispitivanih lokaliteta, kao i između vrsta. Na lokalitetima za koje je utvrđena najmanja zemljišna vlažnost, kao što su Fruška gora i Vidlič, najveća fotosintetička asimilacija CO<sub>2</sub> biljaka registrovana je na početku sezone, dok su signifikantno niže vrednosti utvrđene krajem vegetacionog perioda. Visoke vrednosti koje su utvrđene početkom merne sezone na ovim lokalitetima posledica su pogodnih atmosferskih temperatura i momentalne vlažnosti zemljišta na početku

merjenja zbog veće količine padavina u prvoj polovini godine. Smanjenje fotosintetičke asimilacije u septembru najverovatnije je rezultat senescencije listova pri kraju vegetacione sezone, što je uz odsustvo padavina i smanjenje vlažnosti zemljišta u septembru posle toplog i suvog leta postalo izraženije, te je negativno uticalo na odvijanje ovog fiziološkog procesa. Dobijeni rezultati u skladu su sa rezultatima dobijenim u istraživanjima koja su se bavila redukcijom intenziteta fotosinteze izazvane sušom kod ispitivanih klonova topole (Guo et al., 2010). Slično smanjenje fotosinteze pri vodnom deficitu utvrđeno je i kod biljaka *Pyracantha fortuneana*, *Rosa cymosa*, *Broussonetia papyrifera*, *Cinnamomum bodinieri*, *Platycarya longipes* i *Pteroceltis tatarinowii* (Liu et al., 2010). Osetljivost bukve na sušu, tj. na oskudicu vode, potvrđuju brojna istraživanja. Aranda et al. (2000) pratili su sezonske i dnevne promene vodnog potencijala listova, intenziteta fotosinteze i provodljivosti stoma kod biljaka bukve i hrasta u zavisnosti od količine padavina i vlažnosti zemljišta. Utvrdili su da su se vrednosti ispitivanih parametara smanjile tokom vegetacione sezone kod obe ispitivane vrste, ali je to bilo izraženije kod biljaka bukve. Takođe je konstatovano da su tokom dana intenzitet fotosinteze i provodljivost stoma bili veći u listovima hrasta. Raftoyannis and Radoglou (2002) su kod *Fagus sylvatica* i *Quercus petraea* pratili promene vodnog potencijala listova, fotosintetičku CO<sub>2</sub> asimilaciju kao i provodljivost stoma u period od juna do oktobra tokom dana, u zavisnosti od vodnog deficita zemljišta. Ovi autori su konstatovali sličan fenomen kao Aranda et al. (2000) tj. da su bukve osetljivije na oskudicu padavina u odnosu na biljke hrasta, jer je kod bukve smanjenje svih ispitivanih parametara bilo izraženije. Mátyás et al. (2007) su registrovali uginuće bukovih šuma kao posledicu dugotrajnih suša, što je bilo posledica smanjenje njihove otpornosti na povećanje broja štetočina kao što su insekti *Agrilus viridis* i *Taphrorychus bicolor* i gljive *Biscogniauxia nummularia*. Szél (2010) na osnovu predviđanja klime po “PRUDENCE” modelu (*Prediction of Regional scenarios and Uncertainties for Defining European Climate change risks and Effects*) tvrdi da povećane temperature i oskudica padavina tokom proleća i leta negativno utiču na bukove šume, te na osnovu ovog modela, konstatuje da će 25% bukovih šuma biti izuzetno ugroženo u drugoj polovini 21. veka na teritoriji Republike Mađarske.

Smanjenje kompetitivne sposobnosti i s tim u vezi, smanjenje brojnosti i veličine populacija bukve je predviđeno i u radu Geßler et al. (2007), koji su

analizirali dejstvo oskudice vode na bukove šumske zajednice. Granier et al. (2007) su takođe konstatovali smanjenje primarne organske produkcije u šumskim zajednicama bukve u uslovima suše. Pored suše, senescencija listova, tj. sezonska dinamika doprinosi redukciji fotosintetičke aktivnosti listova listopadnih vrsta u septembru, što potvrđuju i rezultati naših istraživanja. Ovom problematikom bavili su se takođe Bassow and Bazzaz (1998), koji su utvrdili da je, osim suše, drugi činilac koji izaziva smanjenje intenziteta fotosinteze kod vrsta *Quercus rubra*, *Acer rubrum*, *Betula papyrifera*, *Betula alleghaniensis* sezonsko starenje. Slična zavisnost između fotosinteze i dinamike senescencije listova utvrđena je i kod drugih listopadnih vrsta kao što su *Quercus petraea* (Raftoyannis and Radoglou, 2002) i *Fagus sylvatica* (Raftoyannis and Radoglou, 2002; Aranda et al., 2005; Gallé and Feller, 2007). Rezultati naših istraživanja ukazuju na specifičnu sezonsku dinamiku fotosinteze listova bukve, smrče i jele. Detektovane razlike u dinamici fotosinteze između ispitivanih vrsta verovatno su povezane sa različitim životnim ciklusom listopadnih i četinarskih vrsta i sa različitim fiziološkim adaptacionim strategijama na promene faktora spoljašnje sredine.

Specifičnost fotosintetičkog odgovora ispoljavala se i zavisno od lokaliteta. Tako na vlažnijim lokalitetima, kao što su Kopaonik i Tara, registrovana je veća fotosintetička aktivnost za sve ispitivane vrste, što je posledica specifičnih uslova sredine. Stabla ispitivanih vrsta bila su locirana u dolini planina, korenov sistem bio je obezbeđen većom količinom vode zbog blizine potoka i dreniranja padavina u niža područja sa okolnih brda.

Vlažnost zemljišta ima određujuću ulogu ne samo kod listopanih nego i kod četinarskih vrsta u nesmetanom odvijanju fizioloških procesa. Isto potvrđuju i Maseyk et al. (2008) u svom radu, ispitivanjem vrste *Pinus halepensis*, kada je konstatovano da je intenzitet fotosinteze bio veći u vlažnijim mesecima (između januara i maja), dok je u toplijim i suvljim mesecima (jul-novembar) utvrđeno smanjenje ovog parametra. Dobijeni rezultati našeg trogodišnjeg istraživanja u saglasnosti su sa rezultatima ovih istraživača, jer je utvrđena stabilnost fotosintetičke aktivnosti tokom vegetacione sezone ili se pak, ona povećavala pri optimalnoj vlažnosti zemljišta. Tako je na lokalitetu Kopaonik pri kraju sezone utvrđeno signifikantno povećanje fotosintetičke aktivnosti, iako je nivo atmosferskih padavina bio najmanji zbog optimalne vlažnosti zemljišta, koja je bila uslovljena pogodnom lokacijom ispitivane



populacije u dolini planina. Pored optimalne vlažnosti zemljišta, na izmerene visoke vrednosti intenziteta fotosinteze u septembru pozitivno su delovali i pogodni temperaturni uslovi na dan merenja. Na lokalitetu Tara kod ispitivanih šumskih populacija utvrđeno je povećanje fotosinteze ili se vrednosti nisu značajno menjale u toku sezone. Poznato je da je vrsta *Abies alba* osetljiva na deficit vode u zemljištu i u atmosferi (Guicherd, 1994). To je konstatovano i u ovoj disertaciji u 2013. godini, kada je ispitivano dejstvo zemljišne suše na intenzitet fotosinteze u uzorcima listova jele, jer je u istraživanje bila uključena i populacija na lokalitetu Vidlič, sa položajem na padini planine odakle se voda brzo drenirala u niža područja i nije značajno uticala na povećanje vlažnosti zemljišta u dubljim slojevima.

Registrovane vrednosti fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub> u 2012. godini pokazale su trend smanjenja u toku sezone kod svih ispitivanih vrsta šumskih zajednica. Ovo je posledica kontinuiranog negativnog uticaja dvogodišnje deficijencije padavina. Takođe, u ovoj godini registrovane su i smanjene vrednosti intenziteta fotosinteze na početku sezone, što je posledica niskih atmosferskih temperatura. Sličnu korelaciju između temperature i fotosintetičke asimilacije listova *Quercus rubra* pri kraju sezone, kada je smanjenje atmosferskih temperatura izazvala smanjenje fotosinteze, dobili su u svojim istraživanjima i Bassow and Bazzaz (1998). Za razliku od drugih autora, koji su konstatovali da postoji statistički značajna i pozitivna korelacija između intenziteta fotosinteze i temperature listova biljaka hrasta (Raftoyannis and Radoglou, 2002), u trogodišnjem istraživanju ove disertacije nije utvrđena značajna korelacija između pomenutih parametara.

Najveće vrednosti fotosinteze na početku vegetacione sezone registrovane su u 2013. godini na svim lokalitetima, što je povezano sa prosečnom količinom padavina koja je početkom 2013. godine bila najveća. Nedostatak vlage bio je najizraženiji u 2011. i 2012. godini, a posledice su niske vrednosti fotosinteze. Stojanović (2014) iznosi podatke da je na teritoriji Republike Srbije tokom 2011. i 2012. godine bila karakteristična izuzetno mala količina padavina, za razliku od 2013. godine, kada su registrovane veće količine padavina. Najveću fotosintetičku asimilaciju CO<sub>2</sub> na kraju merne sezone imale su bukove populacije na lokalitetu Kopaonik u svim ispitivanim godinama. Razlog ovome je nelimitirajući sadržaj vode u zemljištu tokom cele sezone, tako da je na ovom lokalitetu došlo do produženja trajanja vegetacije.

Generalno gledano, najmanji intenziteti fotosinteze utvrđeni su na lokalitetima Vidlič i Fruška gora, gde je zemljišna suša bila najviše izražena pri kraju vegetacione sezone.

Na lokalitetima Tara i Kopaonik količina atmosferskih padavina nije igrala određujuću ulogu u dinamici fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub>. Vlažnost zemljišta na ovim lokalitetima bila je visoka i stabilna zbog dreniranja vode u niža područja sa okolnih brda, pošto se ovi lokaliteti nalaze u dolini planine, a na lokalitetu Kopaonik je i blizina potoka imala uticaj na formiranje vlažnosti zemljišta, i posledično na sve fiziološke procese. Da bi se ispitao uticaj suše na fotosintezu, urađena je korelacija između podataka koji su mereni na lokalitetima Vidlič i Fruška gora, gde je nedostatak zemljišne vlage bio više izražen zbog lokacije ispitivanih populacija na padini planine (lokalitet Vidlič) i vrhu planine (lokalitet Fruška gora). Analizom podataka dobijenih sa ta dva lokaliteta, utvrđena je značajna pozitivna korelacija između intenziteta fotosinteze i prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja, kao i između intenziteta fotosinteze i momentalne vlažnosti zemljišta. Sa rezultatima disertacije poklapaju se rezultati Zavitkowski and Ferrell (1968), koji su u svojim istraživanjima takođe našli pozitivnu korelaciju između intenziteta fotosinteze i vlažnosti zemljišta kod vrste *Pseudotsuga meniesii*.

Visoka pozitivna korelacija između asimilacije CO<sub>2</sub> i transpiracionog odavanja vode u našem istraživanju konstatovana je upoređivanjem dobijenih rezultata svih mernih godina. Pogodni uslovi vlažnosti omogućuju nesmetano odvijanje transpiracije čime se povećava i intenzitet fotosinteze. Slična tendencija je utvrđena i u radu Macfarlane et al. (2004), koji su kod *Eucalyptus globulus* detektovali visoku korelaciju između transpiracije i intenziteta fotosinteze, što je bilo naročito izraženo u uslovima suše i smanjenja vodnog potencijala listova. Rahbarian et al. (2011) konstatovali su da suša izaziva smanjenje u intenzitetu fotosinteze, transpiracije i WUE kod biljaka svih ispitivanih genotipova *Cicer arietinum* u odnosu na kontrolne biljke.

Značajna pozitivna korelacija između fotosinteze i fotosintetičkih pigmenata (Chl *a* i Chl *a+b*) takođe je registrovana. Utvrđene korelacije u saglasnosti su sa rezultatima brojnih istraživača, koji zaključuju da kod drvenastih biljaka pri stresnim uslovima dolazi do smanjenja količine pigmenata, što posledično uslovljava smanjenje intenziteta fotosinteze u listovima. Colom and Vazzana (2003) su nakon

petnaest dana sušnog tretmana u listovima *Eragrostis curvula* zapazili smanjenje koncentracije fotosintetičkih pigmenata.

Rezultati trogodišnjih istraživanja ukazuju da je mnoštvo abiotičkih faktora delovalo na dinamiku fotosinteze biljaka bukve, smrče i jele tokom vegetacionih sezona od 2011. do 2013. godine. Najizraženiji uticaj konstatovan je za sledeće abiotičke činioce: prosečna (četvonedeljna) temperatura vazduha pre merenja, temperatura na dan merenja, prosečna osmonedeljna količina padavina pre merenja, količina padavina na dan merenja, kao i momentalna vlažnost zemljišta. Od biotičkih faktora su genotip i starost biljaka, odnosno fenološka faza u toku vegetacionog perioda imali najveći uticaj na fotosintezu. Registrovane razlike bile su značajne između vrsta, između populacija, kao i između lokaliteta i orijentacije lokaliteta na planini (vrh, padina ili dolina).

## **6.2. Dinamika intenziteta transpiracije tokom vegetacionog perioda 2011, 2012. i 2013. godine**

Transpiracija je fiziološki proces koji obezbeđuje hlađenje biljaka i transport vode i mineralnih materija u nadzemne delove biljaka. Pokretačka snaga transpiracije je razlika između vodnog potencijala zemljišta i atmosfere. Transpiracija je važan pokazatelj za utvrđivanje dejstva suše na fiziološke procese biljaka (Sharkey, 1984; Peuke et al., 2002).

Odmicanjem vegetacione sezone, na lokalitetima Vidlič i Fruška gora registrovano je smanjenje intenziteta transpiracije listova biljaka bukve. Negativan uticaj suše na odvijanje ovog procesa kod biljaka bukve utvrđen je i u drugim istraživanjima (Peuke et al., 2002; Kovalčíková et al., 2012). Tokom trogodišnjeg istraživanja smanjenje vrednosti transpiracije utvrđeno je i kod četinarskih vrsta, tako da su niže vrednosti registrovane pri kraju sezone 2011. godine na lokalitetu Tara, zatim 2012. godine na lokalitetima Kopaonik i Tara, i 2013. godine na lokalitetu Vidlič. Pretpostavlja se da je na lokalitetu Vidlič smanjenje ovog parametra bilo prouzrokovano zemljišnom sušom koja je pri kraju sezone bila izraženija. Smanjenje transpiracije listova smrče na lokalitetu Tara verovatno je takođe povezano sa smanjenjem vlažnosti zemljišta. Isti trend nije utvrđen u listovima biljaka jele na ovom lokalitetu, što ukazuje na genetički specifičnu adaptacionu strategiju.

Pretpostavlja se da je na lokalitetu Kopaonik smanjenje vrednosti transpiracije izazvano niskim temperaturama vazduha na dan merenja (13,44 °C). Dobijeni rezultati na lokalitetima Vidlič i Tara u skladu su sa rezultatima drugih istraživača koji su u uzorcima listova smrče utvrdili signifikantno smanjenje intenziteta transpiracije pri zemljišnoj suši (Střelcová et al., 2013). Prema ovim autorima transpiracija biljaka smrče značajno se smanjuje smanjenjem vodnog kapaciteta zemljišta.

U radovima brojnih autora zabeležena je povezanost letnje suše i smanjenja intenziteta transpiracije zbog smanjenja provodljivosti stoma. Smanjena provodljivost stoma sprečava gubitak vode preko lista kod biljaka *Cistus salvifolius* (Harley et al., 1987), *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* i *Quercus ilex* (Fillela et al., 1998) i kod *Quercus ilex* i *Phillyrea latifolia* (Peñuelas et al., 1998). Sušom izazvano smanjenje intenziteta transpiracije utvrđeno je i kod drugih zeljastih i drvenastih biljnih vrsta: *Eucalyptus tetradonta* (Thomas and Easmus, 1999); *Fagus sylvatica* (Fotelli et al., 2001); *Capsicum annuum* (Yao et al., 2001).

Na svim ispitivanim lokalitetima utvrđena je značajna korelacija između provodljivosti stoma i transpiracije. Slična korelacija između ova dva parametra zapažena je od strane Egilla et al. (2005) kod biljaka *Hibiscus rosa-sinensis*, koji su utvrdili da je deficiencija vlage izazvala smanjenje fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub>, transpiracije i provodljivosti stoma. Tokom trogodišnjeg istraživanja utvrđena je pozitivna korelacija na suvljim lokalitetima (Vidlič i Fruška gora) između transpiracije i prosečne količine osmonedeljnih padavina, odnosno između transpiracije i vlažnosti zemljišta. Brodersen et al. (2006) su kod četinarskih vrsta *Abies lasiocarpa* i *Picea engelmannii* registrovali smanjenje transpiracije u toku leta pri suši. Istovremeno, krajem leta posle padavina, transpiracija raste, što upućuje na to da je glavni činilac, koji deluje na smanjenje intenziteta transpiracije, nedostatak vode, a ne senescencija, što je i logično kada su u pitanju četinarske vrste. Isti autori takođe tvrde da je smanjenje transpiracije povezano sa smanjenjem temperature lista i temperature vazduha. Rezultati naših trogodišnjih istraživanja upućuju na isti zaključak, pošto je i u ispitivanim trogodišnjem periodu utvrđena pozitivna i značajna korelacija između dobijenih podataka transpiracije i temperature lista, tj. povećanjem temperature lista povećava se i intenzitet transpiracije. Važno je napomenuti da temperature atmosfere i listova nisu bile ekstremno visoke, tj. nisu izazvale degradaciju ćelija lista i membranskih struktura.

Značajna pozitivna korelacija između transpiracije i koncentracije pigmenata hloroplasta, sugeriraju da sadržaj pigmenata u listovima prati dinamiku transpiracije, tj. smanjuje se krajem sezone i pri nedostatku vlage.

### **6.3. Dinamika efikasnosti iskorišćavanja vode tokom vegetacionog perioda 2011, 2012. i 2013. godine**

Efikasnost iskorišćavanja vode (WUE) je važan parametar u monitoringu ekologije šuma, jer pruža informacije o tome kako biljka ekonomično koristi vodu, pre svega pri sušnim uslovima, i daje smernice za predviđanje koje su vrste, populacije, genotipovi ili ekotipovi najotporniji na vodni deficit, koji će u 21. veku najverovatnije postati jedan od glavnih ograničavajućih faktora za preživljavanje biljaka (Saxe et al., 2001).

Dinamika WUE ispitivanih vrsta menjala se u zavisnosti od lokaliteta i abiotičkih faktora. Razlike su konstatovane i između ispitanih populacija sa suvljih lokaliteta. Tako, na lokalitetu Vidlič, gde su se ispitivane populacije nalazile na padini planina, utvrđeno je značajno smanjenje vrednosti ovog parametra krajem vegetacione sezone ili su pak, vrednosti bile stabilne (u 2012-oj godini). Na lokalitetu Fruška gora u 2011. godini utvrđene vrednosti WUE listova bukve bile su niske, i tokom vegetacione sezone nisu se menjale. U 2012-oj godini, kada je prosečna vlažnost zemljišta bila izuzetno mala, 12,09%, došlo je do značajnog smanjenja u efikasnosti iskorišćavanja vode kod biljaka ovog lokaliteta. U 2013-oj godini najveće vrednosti WUE konstatovane su na ovom lokalitetu kod biljaka bukve u odnosu na ostale populacije. Edwards et al. (2012) ispitivanjem genotipova biljaka *Brassica rapa*, utvrdio je da biljke koje su više tolerantne na sušu imaju sposobnost da povećavaju WUE pri suši do određene granice. Signifikantno povećanje WUE na lokalitetu Fruška gora nije bilo registrovano, ipak dobijeni podaci sugeriraju da bukve pri blagoj i umerenoj suši ekonomično raspolazu vodom.

Na vlažnim lokalitetima, kao što su lokaliteti Kopaonik i Tara više puta je registrovano povećanje WUE i krajem sezone. Ukoliko je došlo do smanjenja WUE to je bilo u korelaciji sa intenzivnom transpiracijom listova pri pogodnim uslovima spoljašnje sredine, a nije bilo u korelaciji sa sušom. Pretpostavlja se da je povoljna dostupnost vode na ovim lokalitetima, i pored oskudice atmosferskih padavina, uz

povišene temperature omogućila ovim vrstama stabilno odvijanje transpiracije, što je izazvalo smanjenje vrednosti WUE. U toku celog istraživačkog perioda utvrđene su razlike u fiziološkom parametrima različitih vrsta koje su na istim lokalitetima, tj. koje su bile pod uticajem istih abiotičkih faktora. Tako je povećanje WUE u septembru, kod biljaka iz populacije smrče u 2013. godini na lokalitetu Kopaonik, rezultat povećanja fotosinteze i smanjene transpiracije, dok je kod bukve na istom lokalitetu konstatovano smanjenje ovog parametra. Iz ovoga sledi da listopadne i četinarske vrste potpuno drugačije reaguju i na male promene u spoljašnjoj sredini, čak i kada u zemljištu ima dovoljne vlage. U ovom trogodišnjem istraživanju, razlike u WUE između vrsta bukve i smrče mogu se tumačiti činjenicom što niže temperature (12,87 °C na dan merenja) kod ispitivanih biljaka bukve više deluju inhibitorno na odvijanje procesa fotosinteze u odnosu na biljke smrče. Pored toga, specifičnost fizioloških procesa je bila izražena i zbog toga što su merenja vršena na različitim delovima biljaka, tačnije donje grane na kojima je vršeno merenje, dobijale su više osvetljenja tokom dana u odnosu listovi bukve, čije su donje grane bile u senci.

Postojanje razlika u efikasnosti iskorišćavanja vode između vrsta, utvrđeno je u istraživanjima Faria et al. (1998), gde je kod jedinki *Olea europea* u toku vegetacionog perioda pri vodnom deficitu, povećanoj svetlosti i temperature, registrovano smanjenje u WUE, dok kod drugih vrsta *Quercus ilex*, *Quercus suber* i *Eucalyptus globules* ovo smanjenje nije bilo konstatovano. Slično njima, Guehl et al. (1991) posle ispitivanja različitih vrsta iz roda *Abies*, zaključuju da između vrsta postoje značajne razlike u efikasnosti iskorišćavanja vode.

Na osnovu izračunatih korelacija za sve tri istraživačke godine, utvrđeno je da je parametar WUE bio u značajnoj pozitivnoj korelaciji sa intenzitetom fotosinteze i vlažnošću zemljišta, dok je u 2011-oj godini utvrđena pozitivna korelacija između WUE, prosečnom dnevnim količinom padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja i provodljivošću stoma. U svojim istraživanjima Osório and Pereira (1994) ispitivanjem biljaka *Eucalyptus globulus*, takođe su se bavili promenama WUE pri vodnom deficitu zemljišta. Utvrdili su da pri zemljišnoj suši smanjenje površine listova i zatvaranje stoma izazivaju smanjenje transpiracije, povećanje vrednosti WUE i smanjenje u rastu ispitivanih klonova. Sve to sugerise na to da je potrošnja vode znatno poremećena sušom koja je opet, najčešće praćena povišenim temperaturama vazduha.

Količina padavina ima važnu i stimulativnu ulogu, tj. deluje na povećanje vrednosti WUE. Da su promene WUE usko povezane sa dostupnošću vode, potvrđuju i rezultati Brodersen et al. (2006), kada su kod četinara *Abies lasiocarpa* i *Picea engelmannii* registrovali povećanje WUE na kraju sezone, što je bilo povezano sa velikom količinom padavina pre merenja. U ovom istraživanju kod ispitivanih populacija sa vlažnijih lokaliteta (Kopaonik i Tara) registrovane su veće vrednosti WUE.

#### **6.4. Dinamika provodljivosti stoma tokom vegetacionog perioda 2011, 2012. i 2013. godine**

Stome su diferencirane strukture, odnosno otvori kroz koje se odvija razmena gasova ( $\text{CO}_2$  i  $\text{O}_2$ ), kao i odavanje vodene pare–transpiracija. Otpor kutikule, difuzioni otpor stoma i otpor vazdušnog sloja iznad lista, suprotstavljaju se transpiraciji (Nešković et al., 2003). Otpor stoma može se kvantitativno odrediti merenjem provodljivosti stoma ili difuzionog otpora stoma. Provodljivost stoma biljke regulišu otvaranjem i zatvaranjem stoma, što je koordinisano složenim fiziološkim procesima (Zelitch et al., 1961; Dietrich et al., 2001; Roelfsema and Hedrich, 2005).

Da je provodljivost stoma pod uticajem vlažnosti zemljišta, potvrđuju registrovane pozitivne korelacije između  $g_s$  i količine prosečnih dnevnih padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja, kao i između  $g_s$  i momentalne vlažnosti zemljišta, koje su bile utvrđene u listovima ispitivanih biljaka sa suvljih lokaliteta (Vidlič i Fruška gora). Poznato je da suša izaziva smanjenje provodljivosti stoma kako bi se smanjio gubitak vode preko lista, i da pri blagoj i umerenoj suši stome imaju glavnu ulogu u opadanju fotosinteze (Gallé and Feller, 2007; Liu et al., 2010; Bajkán, 2011). Ta povezanost između fotosintetičke asimilacije  $\text{CO}_2$  i provodljivosti stoma utvrđena je kod više drvenastih vrsta *Picea abies* i *Fagus sylvatica* (Thiec et al., 1994), *Quercus petraea* i *Fagus sylvatica* (Raftoyannis and Radoglou, 2002), *Fagus sylvatica* (Gallé and Feller, 2007), *Pyracantha fortuneana*, *Rosa cymosa*, *Broussonetia papyrifera*, *Cinnamomum bodinieri*, *Platycarya longipes* i *Pteroceltis tatarinowii* (Liu et al., 2010). Aubuchon et al. (1978) u svojim istraživanjima beleže da su sezonske promene u fotosintezi značajno povezane sa sezonskim promenama provodljivosti stoma listova hrasta (*Quercus alba*), što je opet bilo pod uticajem suše i

temperature. Značajna pozitivna korelacija registrovana je između provodljivosti stoma i fotosinteze u radu Field et al. (1983) koji su ispitali uticaj vlažnosti zemljišta na fiziološke mehanizme adaptacije kod vrsta *Heteromeles arbutifolia*, *Prunus ilicifolia*, *Rhamnus californica*, *Umbellularia californica*, *Arbutus menziessii*. Zaključci pomenutih autora u korelaciji su sa rezultatima ove disertacije, jer je u toku trogodišnjeg istraživanja utvrđena signifikantna i pozitivna korelacija između provodljivosti stoma i fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub> na ispitivanim suvljim lokalitetima (Vidlič i Fruška gora), gde je nedostatak vlažnosti zemljišta bilo najizraženiji.

Odmicanje vegetacionog perioda odnosno, starost biljaka može takođe da ima određujuću ulogu u smanjenju provodljivosti stoma, što je utvrđeno u radovima drugih autora koji su merili provodljivost stoma listova bukve (Raftoyannis and Radoglou, 2002; Aranda et al., 2005). Rezultati disertacije koji se odnose na biljke koje potiču sa suvljih lokaliteta, u skladu su sa rezultatima ovih istraživača, što sugeriše da je uticaj suše dominantno izražen na provodljivost stoma.

Upoređivanjem dobijenih rezultata, konstatovano je da između provodljivosti stoma i temperature lista postoji značajna negativna korelacija, tj. kako se temperatura lista povećavala, tako je indukovano zatvaranje stoma, tj. došlo je do smanjenja protoka gasova između lista i atmosfere.

#### **6.5. Dinamika intercelularne CO<sub>2</sub> koncentracije tokom vegetacione sezone 2011, 2012. i 2013. godine**

Biljke teže da otvaranjem i zatvaranjem stoma održavaju odnos CO<sub>2</sub> u listu i u atmosferi (C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>) na konstantnom nivou. Ovaj odnos kod C<sub>3</sub> biljaka iznosi 0,7 dok kod C<sub>4</sub> biljaka je manji i iznosi 0,4 (Wong et al., 1979). Jarvis and Morison (1981) tvrde da povećanjem koncentracije CO<sub>2</sub> u listu dolazi do smanjenja provodljivosti stoma zbog promene turgora ćelija zatvaračica. Visoka koncentracija CO<sub>2</sub> u intercelularnom prostoru neophodna je kako bi se više ispoljila karboksilazna aktivnost enzima Rubisco u odnosu na oksigenaznu, odnosno, da bi se fotosinteza odvijala nesmetano, uz minimalnu fotorespiraciju (Mott and Woodrow, 1993).

Promene u intercelularnoj (substomatalnoj) CO<sub>2</sub> koncentraciji (C<sub>i</sub>) tokom trogodišnjeg istraživanja zavisile su od ispitivane biljne vrste odnosno populacije, ali i



od ekoloških karakteristike lokaliteta. Uopšteno je poznato da pri umerenoj suši, zbog stomatalne regulacije, dolazi do zatvaranja stoma što izaziva smanjenje vrednosti  $C_i$ , što opet, posledično, izaziva smanjenje intenziteta fotosinteze. Pri dugotrajnoj suši nestomatalna kontrola  $C_i$  glavni je regulatorni faktor u smanjenju fotosinteze.

Smanjenje  $C_i$  odmicanjem merne sezone i prolongiranjem deficita vode utvrđeno je u listovima ispitivanih biljnih populacija na lokalitetu Vidlič. Dobijeni rezultati, tj. smanjenje  $C_i$  u uslovima suše u saglasnosti su sa rezultatima autora koji su ispitivali vrste *Abies lasiocarpa* i *Picea engelmannii* (Brodersen et al., 2006).

U listovima bukve na lokalitetu Fruška gora utvrđeno je smanjenje intenziteta fotosinteze i provodljivosti stoma, a istovremeno su registrovane visoke vrednosti intercelularne  $CO_2$  koncentracije. Dobijeni rezultati na lokalitetu Fruška gora u suprotnosti su sa rezultatima autora koji tvrde da u odsustvu drugih činilaca smanjenje provodljivosti stoma izaziva smanjenje fotosinteze zbog smanjenja  $C_i$  (Bajkán, 2011). Dobijeni podaci sa lokaliteta Fruška gora u većoj meri se poklapaju sa rezultatima Gallé et al. (2007), koji su registrovali visoke koncentracije  $C_i$  listova bukve uz zatvorene stome. Poulos et al. (2007) su u listovima biljaka hrasta utvrdili da je dugotrajna suša statistički značajno smanjila provodljivost stoma, ali s druge strane, nisu utvrdili značajne promene u intercelularnoj koncentraciji  $CO_2$ . Slično ovome i kod zimzelenih vrsta bila je konstatovana pozitivna korelacija između fotosinteze i provodljivosti stoma što je izazvalo samo manje promene u vrednostima  $C_i$  (Field et al., 1983). Povećanje intercelularne koncentracije  $CO_2$  pri smanjenju provodljivosti stoma Brodribb (1996) objašnjava indukcijom fotoinhibicije. Najverovatnije je fotoinhibicija bila uzrok povećanja intercelularne  $CO_2$  koncentracije na lokalitetu Fruška gora.

Na lokalitetima gde je količina dostupne vode tokom vegetacije bila odgovarajuća (lok. Kopaonik), ili viša u odnosu na suvlje lokalitete (Vidlič i Fruška gora) kao što je bilo na lokalitetu Tara, utvrđeno je povećanje vrednosti intercelularne  $CO_2$  koncentracije kod ispitivanih šumskih populacija. Izmerene visoke vrednosti  $C_i$  na lokalitetu Tara na kraju mernog perioda 2012. i 2013. godine, posledica su vlažnih uslova na dan merenja što je izazvalo povećanje provodljivosti stoma, a time su se i vrednosti  $C_i$  povećavale. Slični rezultati dobijeni su od strane Brodersen et al. (2006), koji su ustanovili povećanje vrednosti intercelularne  $CO_2$  koncentracije drvenastih biljnih vrsta posle kiše, pri kraju sezone. Na lokalitetu Kopaonik, pri kraju merne

sezone, intenzitet fotosinteze i provodljivost stoma takođe su bili visoki, tako da je zbog nesmetane difuzije CO<sub>2</sub> u mezofil, koncentracija CO<sub>2</sub> ostala stabilna i u septembru.

Analiza rezultata ove disertacije potvrđuje značajnu pozitivnu korelaciju između provodljivosti stoma i Ci. Rezultati su u saglasnosti sa rezultatima Bajkán (2011) koji je utvrdio istu međuzavisnost pri deficienciji vode kod biljaka *Solanum nigrum*. Ova tendencija, tj. smanjenje intenziteta fotosinteze zbog smanjenja provodljivosti stoma i pada substomatalne koncentracije CO<sub>2</sub>, konstatovana je na listovima bukve lokaliteta Vidlič i na listovima smrče na lokalitetu Tara 2011. godine. Istovremeno korelativno povećanje vrednosti ova tri parametra u listovima smrča u 2013. godini registrovano je na lokalitetima Tara i Kopaonik odmicanjem vegetacije i starenjem biljaka.

Rezultati trogodišnjeg istraživanja ukazuju na značajnu negativnu korelaciju između Ci i efikasnost iskorišćavanja vode. Ista tendencija, tj. smanjenje WUE pri suši između Ci i WUE, utvrđena je i kod *Trifolium repens* (Zhou and Yan, 2012). Ovi autori su registrovali kod biljaka *Trifolium repens* da se intercelularna CO<sub>2</sub> koncentracija postepeno povećavala smanjenjem vlažnosti zemljišta, a na to nije uticalo smanjenje gs. Smanjenje u fotosintetičkoj asimilaciji verovatno nije bilo povezano sa zatvaranjem stoma, nego je nestomatalna regulacija bila glavni faktor u regulaciji ovog procesa. Slična međuzavisnost, tj. negativna korelacija između Ci i momentalne vlažnosti zemljišta utvrđena je u svim istraživačkim godinama.

Između temperature listova i Ci utvrđeno je statističko značajna negativna korelacija, što implicira da povišene temperature, verovatno zbog stomatalne regulacije, negativno utiču, tj. smanjuju vrednosti Ci.

Pozitivna korelacija registrovana je između Ci i koncentracije pigmenata. Od početka do kraja sezone ovi parametri imali su istu dinamiku, tj. do smanjenja u koncentraciji pigmenata i u vrednostima Ci došlo je krajem merne sezone u odnosu na podatke dobijene u junu (julu).

## 6.6. Promene u koncentraciji fotosintetičkih pigmenata tokom vegetacionog perioda ispitivanih godina

Sadržaj fotosintetičkih pigmenata smanjivao se na svim lokalitetima u toku merne sezone od juna do septembra, sa izuzecima koji su registrovani samo za četinare. Ovo smanjenje bilo je statistički značajno u slučaju ispitivane populacije bukve na lokalitetu Vidlič 2011. i 2012. godine, na lokalitetu Tara u 2013. godini i na lokalitetu Fruška gora u 2013. godini. Kod četinarskih vrsta nije utvrđeno statistički značajno smanjenje u količini pigmenata na kraju vegetacione sezone, što je i očekivano i tumači se jednim delom dobrom dostupnošću vode, a drugim delom životnim ciklusom četinarskih vrsta koji se razlikuje od životnog ciklusa listopadnih vrsta, i verovatno zbog toga u septembru smanjenje ispitivanih pigmenata nije toliko izraženo. Poznato je da variabilnost u količini pigmenata, u zavisnosti od vlažnosti, postoji ne samo između različitih vrsta, nego i između genotipova istih vrsta. Rahbarian et al. (2011) konstatovali su da se pri suši indukuju različite promene u količini hlorofila i karotenoida kod genotipova biljaka vrste *Cicer arietinum*, tako da nedostatak vode dovodi do smanjenja u veličini listova, što je izazvalo povećanje koncentracije pigmenata po jedinici površine listova.

Rezultati ove disertacije, koji su dobijeni na suvljim lokalitetima (Vidlič i Fruška gora), gde je registrovano smanjenje u koncentraciji pigmenata, u saglasnosti su sa rezultatima istraživanja Arunyanark et al. (2008), koji su konstatovali značajan uticaj sezone na količinu hlorofila u listovima ispitivanih biljaka kikirikija. Slični rezultati objavljeni su u radu Faria et al. (1998), koji su utvrdili da se količina hlorofila i karotenoida smanjila u toku leta od jula do septembra kod nekih drvenastih vrsta (*Eucalyptus globulus*, *Olea europaea*, *Quercus ilex*, *Quercus suber*). Dobijeni podaci ove disertacije ukazuju na to da se količina karotenoida značajno smanjila samo u listovima bukve na lokalitetu Vidlič u 2011-oj godini i na lokalitetima Fruška gora i Tara u 2013-oj godini. Smanjenje količine hlorofila u septembru može se povezati sa početkom ubrzanog sezonskog starenja listova na kraju vegetacionog perioda. S druge strane, poznato je da je smanjenje sadržaja fotosintetičkih pigmenata često povezano sa sušom (Munne-Bosch and Alegre, 2000; Nikolaeva et al., 2010). Smanjenje u količini hlorofila pri sušnim uslovima konstatovano je kod *Catharanthus roseus* (Jaleel et al., 2008), kod klonova roda *Populus* (Guo et al., 2010) i kod

*Pyracantha fortuneana*, *Rosa cymosa*, *Broussonetia papyrifera*, *Cinnamomum bodinieri*, *Platycarya longipes*, *Pteroceltis tatarinowii* (Liu et al., 2010). Da određujuću ulogu ima i intenzitet suše u promenama fotosintetičkih pigmenata, tvrde Hussein et al. (2008), jer su pri ispitivanju dva genotipa biljaka *Beta vulgaris* konstatovali da umereno suvo zemljište (60% retencioniranog vodnog kapaciteta RVC) izaziva povećanje u koncentraciji hlorofila, dok je smanjenje utvrđeno pri većem vodnom deficitu u zemljištu (40% RVC). Ova zavisnost utvrđena je i u ovom istraživanju, pošto su smanjenja u količini pigmenata uglavnom registrovana kod onih vrsta koje su se nalazile na terenima gde je vlažnost zemljišta bila izuzetno niska. Gallé et al. (2007) ispitujući fiziološka svojstva hrastova, tvrdi da suša ne izaziva značajne promene u količini hlorofila  $a+b$ . To je u skladu sa našim rezultatima koji su utvrđeni u lisnim uzorcima bukve u 2011. i 2012. godini na lokalitetu Fruška gora, gde je sve vreme suša bila najizraženija.

Reis et al. (2009) su potvrdili pozitivnu korelaciju između intenziteta fotosinteze i količine fotosintetičkih pigmenata kod biljaka *Coffea arabica*. Pozitivna korelacija ovih parametara utvrđena je i kod biljaka *Quercus ilex* u letnjim mesecima kada je smanjenje koncentracije fotosintetičkih pigmenata izazvalo smanjenje u fotosintetičkoj asimilaciji CO<sub>2</sub> (Gratani et al., 1998). U trogodišnjem istraživanju ove disertacije takođe je bila zabeležena signifikantna pozitivna korelacija između sadržaja pigmenata i fotosintetičke asimilacije. Na povećanje fotosintetičke aktivnosti, pored koncentracije fotosintetičkih pigmenata, određujuću ulogu su imali i visoka provodljivost stoma i pogodni uslovi spoljašnje sredine, kao što su temperature vazduha i vlažnost zemljišta.

Registrovana pozitivna korelacija između svih ispitivanih pigmenata u skladu je sa rezultatima Rahbarian et al. (2011), koji su zabeležili korelaciju između koncentracije hlorofila  $a$  i  $b$  i između ukupnih hlorofila i karotenoida kod svih ispitivanih genotipova *Cicer arietinum*. García-Plazaola and Becerril (2000) su utvrdili razliku u sadržaju fotosintetičkih pigmenata između provenijencija bukve suvog i vlažnog klimata. Njihovi rezultati su pokazali da je veći sadržaj pigmenata u uslovima suše zabeležen kod populacije vlažnog klimata (sa Pireneida). Razlike u koncentraciji pigmenata uzoraka listova između biljaka različitih lokaliteta takođe su konstatovane i u ovom trogodišnjem istraživanju, što je povezano sa ekološkim karakteristikama lokaliteta kao što su, na primer, vodni režim i lokacija populacije na

vrhu, padini ili dolini planina. García-Plazaola and Becerril (2001) utvrdili su da postoji razlika između listova bukve u senci i na suncu u koncentraciji fotosintetičkih pigmenata. Naime, u toku leta je kod listova koji su na suncu došlo do statistički značajnog smanjenja sadržaja pigmenata, dok kod listova u senci nisu registrovane slične promene. Ovaj faktor je takođe imao uticaj na sadržaj pigmenata biljnih vrsta u našem istraživanju.

### **6.7. Promene u sadržaju makroelemenata tokom vegetacionog perioda od 2011. do 2013. godine**

#### *Azot*

Makroelement azot ima nezamenljivu ulogu u biljnom tkivu u brojnim fiziološkim procesima. Ulazi u sastav aminokiselina, nukleinskih kiselina, proteina, amida, koenzima, itd. Neki od simptoma nedostatka ovog makroelementa su pojava hloroze, tanko stablo i smanjen rast biljaka, dok višak azota izaziva produženje vegetativne faze.

Heckathorn et al. (1997) utvrdili su da pri suši dolazi do smanjenja u količini azota u nadzemnim delovima biljaka *Spartina pectinata*, što uzročno - posledično smanjuje intenzitet fotosinteze biljaka. U trogodišnjem istraživanju ove disertacije u slučaju listopadne populacije bukve signifikantno smanjenje u sadržaju azota pri kraju vegetacione sezone utvrđeno je samo u 2011. godini na lokalitetu Vidlič, a u 2012. godini na lokalitetima Vidlič, Kopaonik i Fruška gora. U ostalim merenjima promene koncentracije azota nisu bile signifikantne. Dobijeni podaci ovog rada su u saglasnosti sa rezultatima drugih autora. Rose et al. (2009) su istraživali nekoliko ekotipova vrste *Fagus sylvatica*, i utvrdili da zemljišna suša nije izazvala značajne promene u koncentraciji azota. Slična pojava, tj. nepromenljivost koncentracije azota od početka (jul) do kraja leta (septembar) registrovana je u listovima biljaka *Quercus ilex*, *Q. suber*, *Olea europea* i *Eucalyptus globulus* (Faria et al., 1998).

Mitchell and Hinckley (1993) utvrdili su da postoji pozitivna korelacija između intenziteta fotosinteze i koncentracije azota u listovima *Pseudotsuga menziesii*. Međutim, po drugim autorima povećane koncentracije azota ne moraju obavezno da izazovu povećanje intenziteta fotosinteze, jer to zavisi od aktivnosti enzima Rubisko i

od kapaciteta za transport elektrona (Shagguan et al., 1999). Ovo je utvrđeno i u ovoj disertaciji na ispitivanim područjima Kopaonik i Tara.

Maseyk et al. (2008) pišu o sezonskim promenama sadržaja azota kod četinarske vrste *Pinus halepensis*. Hemijska analiza listova ovih biljaka pokazala je da su registrovane koncentracije azota u proleće (od januara do maja) više u poređenju sa onim koje su merene tokom leta i jeseni. U istraživanju ove disertacije, na osnovu merenja sadržaja azota u listovima četinara na početku i kraja leta, nije konstatovano signifikantno smanjenje.

### *Fosfor*

Ovaj makroelement ima ulogu u izgradnji fosfatne grupe šećera, konstituent je ATP-a, nukleinskih kiselina, nukleotida, kao i nekih koenzima. Nedostatak ovog makroelementa izaziva usporen rast biljaka, dok suvišne koncentracije mogu da izazovu hlorozu i nekrozu listova i usporen rast jedinki (Stanković et al., 2006).

Zemljišna suša smanjuje mikrobiološku, odnosno enzimsku aktivnost u zemljištu, čime se smanjuje količina dostupnog fosfora za usvajanje od strane biljaka, i prvenstveno se redukuje količina neorganske forme, odnosno fosfatnih jona (Sardans and Peñuelas, 2007). Objašnjenje za često povećan sadržaj fosfora u listovima pri suši je translokacija i mobilizacija ovog elementa iz drugih organa i tkiva biljaka. Retranslokacijom i remobilizacijom fosfora pri deficitu vlažnosti zemljišta kod drvenastih vrsta *Quercus ilex* bavili su se Sardans and Peñuelas (2007) koji su dobili povećanje koncentracije ovog makroelementa u listovima. Slični rezultati dobijeni su u radu Wallin et al. (2002) kada je pri deficienciji vode registrovano povećanje u koncentraciji fosfora u četinama *Picea abies*. Značajno povećanje u koncentraciji fosfora utvrđeno je u lisnim uzorcima bukve u istraživanju na lokalitetu Fruška gora u 2011. godini, dok na ostalim lokacijama i kod ostalih ispitivanih vrsta ili nisu utvrđene značajne promene, ili je došlo do blagog smanjenja u količini ispitivanog makroelementa. Povećanje sadržaja fosfora u listovima bukve na lokalitetu Fruška gora, tj. na najsuvljem ispitivanom području, posledica je zemljišne suše na ovom području, dok se smanjenje koncentracije fosfora pri kraju merne sezone na Kopaoniku i na Tari može tumačiti niskim temperaturama na početku merne sezone (9,6 i 13,6 °C) i povoljnom vlažnošću tokom cele sezone. Povećana koncentracija fosfora pri suši ima i ulogu u ekonomisanju vodom, tvrdi Singh et al.

(2000) ispitivajući fiziološke parametre listova deteline. Ovi autori su zabeležili da povećanje koncentracije fosfora izaziva smanjenje intenziteta transpiracije, i zahvaljujući tome vrednosti WUE bile su povećane, odnosno sa manjim utroškom vode stvoreno je više organske materije (veći intenzitet fotosinteze). Slična korelacija konstatovana je na lokalitetu Fruška gora, jer je u avgustu i septembru, kada je sadržaj fosfora bio povećan, došlo do signifikantnog smanjenja transpiracije, ipak, smanjenje nije rezultiralo povećanje vrednosti WUE kod ove vrste zbog istovremenog smanjenja intenziteta fotosinteze.

### *Kalijum*

Ovaj element ima ulogu u održavanju turgora, igra važnu ulogu u elektroneutralnosti ćelije i kofaktor je više enzima. Pored toga utiče na otvaranje i zatvaranje stoma. Pri nedostatku ovog elementa dolazi do hloroze i nekroze listova i smanjuje se otpornost biljaka na bolesti (Taiz and Zeiger, 2002).

Kalijum ima važnu ulogu u regulaciji provodljivosti stoma i sprečava gubitak vode u uslovima suše kod biljaka *Trifolium repens* (Sing et al., 2000). Slično tome, i drugi autori su konstatovali da je povećan sadržaj kalijuma u tkivu *Hordeum distichum* izazvao smanjenje u intenzitetu transpiracije (Andersen et al., 1992 a,b). Da kalijum ima značajnu ulogu u regulaciji otvaranja i zatvaranju stoma, potvrđuju rezultati Egilla et al. (2005), jer su registrovali smanjenje odnosa fotosinteze i transpiracije (WUE) kod ispitivanih biljaka *Hibiscus rosa-sinensis* pri deficitu kalijuma, što je bila posledica redukcije fotosinteze, koja je bila značajnija nego redukcija transpiracije izazvana zatvaranjem stoma. U toku vegetacione sezone 2011. godini značajno povećanje sadržaja kalijuma u listovima ispitivanih bukvi registrovano je na lokalitetima Kopaonik i Vidlič, dok je slično povećanje u 2012. registrovano na ispitivanom području Fruška gora. Rezultati ove disertacije na lokalitetu Vidlič i Fruška gora, u saglasnosti su sa rezultatima Rose et al. (2009), koji tvrde da umerena suša izaziva povećanje u koncentraciji kalijuma kod ekotipova bukve čija su semena poticala sa suvijih lokaliteta. Za razliku od ovog, drugi istraživači tvrde da suša nije delovala značajno na promene koncentracije kalijuma u listovima *Pinus halepensis* (Sardans and Peñuelas, 2007).

### *Kalcijum*

Uloga kalcijuma u biljnom tkivu neophodna je i višestruka. Deluje na funkcionisanje membranskih sistema ćelije, određuje permeabilnost membrana, povećava otpornost biljaka prema toksičnim materijama ulazi u metabolizam ugljenih hidrata. Pri nedostatku ovog makronutrijenta korenov sistem i listovi ne mogu da se razvijaju normalno (Stanković et al., 2006).

Rezultati trogodišnjeg istraživanja ukazuju na smanjenje sadržaja kalcijuma u lisnim uzorcima bukve i smrče (posle suše koja je trajala dve godine) u 2012. godini, i to samo na suvljim lokalitetima kao što su lokaliteti Vidlič i Fruška gora. Slično smanjenje u koncentraciji kalcijuma u uslovima suše utvrđeno je kod listopadnih i četinarskih vrsta u radovima drugih istraživača. Sardans et al. (2008) zabeležili su da se pri suši u listovima *Phillyrea latifolia* smanjuje sardžaj kalcijuma, što je povezano sa smanjenjem transpiracije. Smanjenje ovog makroelementa zapaženo je u listovima *Fagus sylvatica* i *Picea abies* pri dejstvu suše (Thiec et al., 1995). Slično njima, i Wallin et al. (2002) tvrde da u četinama *Picea abies* dolazi do smanjenja u koncentraciji ovog nutrijenta pri zemljišnom vodom deficitu. Nedostatak vode u zemljištu na lokalitetima Vidlič i Fruška gora nije bilo jače izražen do samog kraja merne sezone 2011. godine, tako da nije registrovano značajno smanjenje sadržaja kalcijuma u listovima bukve tokom merne sezone. Rose et al. (2009) tvrde da zemljišna suša ne izaziva značajne promene u koncentraciji kalcijuma u listovima *Fagus sylvatica*.

Analizom podataka dobijenih u trogodišnjem monitoringu, može se konstatovati da su bukove šume dobro adaptirane na sušu, a dobro podnose i temperaturni stres. Ipak, dugi periodi sa oskudnim padavinama izazivaju smanjenje fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub>, što posledično umanjuje ulogu šuma u ublažavanju klimatskih promena. Smanjivanje intenziteta fotosinteze biljaka bukve na lokalitetima gde je bila zabeležena oskudica padavina, ukazuje na pozitivnu i signifikantnu korelaciju između intenziteta fotosinteze i zemljišne, odnosno atmosferske vlažnosti.

Na lokalitetima Kopaonik i Tara, gde vlažnost nije predstavljala ograničavajući faktor utvrđena je statistički značajno veća CO<sub>2</sub> asimilacija ispitivanih listopadnih i četinarskih vrsta, što je omogućilo da se i ostali fiziološki procesi odvijaju nesmetano.

Efikasnost iskorišćavanja vode smanjivala se u toku vegetacione sezone prolongiranjem sušnog perioda. Ipak, kod nekih populacija, kao što su populacije



bukve na lokalitetu Fruška gora i Vidlič, detektovano je povećanje, ili stabilno visoke vrednosti WUE u odnosu na populacije koje potiču sa vlažnijih terena (2013 god.), što upućuje na adaptivnu reakciju ovih biljaka na vodni deficit. Iako su fiziološke adaptacije biljaka na nedostatak vode tokom vegetacije vidljive i omogućuju stabilnost metabolizma biljaka rezultati ovog istraživanja upućuju na to da će suša biti jedan od glavnih limitirajućih faktora koji će potiskivati ulogu šuma u smanjivanju atmosferskog CO<sub>2</sub>.

## **6.8. Dnevna dinamika fizioloških parametara bukve tokom vegetacionog perioda 2012. godine**

### *6.8.1. Fotosintetička aktivnosti tokom vegetacionog perioda*

Upoređivanjem mesečnih proseka fotosintetičke aktivnosti, najveće vrednosti konstatovane su na početku merne sezone, u julu, kada je srednja vrednost temperature bila oko 23,59°C, i kada je vlažnost zemljišta u dubljim slojevima bila odgovarajuća za odvijanje ovog fiziološkog procesa, dok su najmanje vrednosti utvrđene pri kraju merne sezone. U toku merne sezone oskudica padavina na ovom planinskom lokalitetu bila je očigledna i na osnovu dobijene pozitivne korelacije (0.72\*) između intenziteta fotosinteze i količine padavina može se zaključiti da je ovaj abiotički činilac (suša) u značajnoj meri doprineo depresiji fotosinteze pri kraju sezone. Kako je konstatovano da nije bilo signifikantne korelacije između prosečnih osmonedeljnih padavina pre merenja i sadržaja vlage u plićem sloju zemljišta (20-30 cm dubine), nisu dobijene ni signifikantne korelacije između fotosinteze i momentalne vlažnosti zemljišta. Međutim, za fiziološku aktivnost biljaka više značaja ima vodni kapacitet zemljišta u dubljim slojevima oko korena stabla bukve i koji je u korelaciji sa količinom atmosferskih padavina u dužem vremenskom periodu (nekoliko meseci). Smanjenje fotosintetičke aktivnosti, koje je izazvano sušom, konstatovano je u više radova (Daly et al., 2004; Guo et al., 2010; Liu et al., 2010). Guo et al. (2010) je ovu tendenciju smanjenja fotosinteze pri suši ispitivao kod različitih klonova topole (*Populus*). Liu et al. (2010) su kod vrsta *Pyracantha fortuneana*, *Rosa cymosa*, *Broussonetia papyrifera*, *Cinnamomum odinieri*, *Platycarya longipes* i *Pteroceltis tatarinowii* primenjivali četiri vrste tretmana (optimalno vlažna, blaga suša, umerena

suša, izrazita suša) kako bi utvrdili dejstvo suše na fotosintetičku asimilaciju. Konstatovali su da blaga i umerena suša izazivaju značajno smanjenje intenziteta fotosinteze. Drugi činioc koji izaziva redukciju fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub> je sezonsko starenje listova. Bassow and Bazzaz (1998) ustanovili su povezanost između smanjenja fotosinteze i starosti kod *Quercus rubra*, *Acer rubrum*, *Betula papyrifera* i *Betula alleghaniensis*, dok su Raftoyannis and Radoglou (2002) konstatovali istu zavisnost fotosinteze i senescencije kod *Quercus petraea* i *Fagus sylvatica*.

Tokom dana intenzitet fotosinteze listova bukve pokazao je ritmične promene sa 2 maksimuma. Postojanje dva maksimuma fotosinteze u uslovima suše uočeno je kod brojnih drvenastih biljaka. Slična dnevna dinamika fotosintetičke asimilacije listova utvrđena je na različitim vrstama roda *Quercus* (Weber and Gates, 1990; Epron et al. 1992; Damesin and Rambal, 1995; Raftoyannis and Radoglou, 2002). Slično kao i kod listopadnih vrsta i fotosintetička aktivnost četinara *Pinus halepensis* takođe pokazuje oscilatornu dinamiku naročito izraženu u uslovima suše (Maseyk et al., 2008). Fotosintetička depresija u toku dana posledica je signifikantne i negativne korelacije između fotosinteze, visoke temperature i oskudice padavina. Xu and Shen (2005) su zaključili da su temperatura lista odnosno odnos deficita atmosferskog i listnog pritiska vodene pare glavni činioci koji uzrokuju popodnevni pad intenziteta fotosinteze. Oni sugerišu i to da koncentracija atmosferskog CO<sub>2</sub> i osvetljenje lista takođe igraju važnu ulogu u tome. Deficit vlažnosti zemljišta uz visoke temperature izaziva smanjenje u fotosintetičkoj aktivnosti, tvrdi Matos et al. (1998) na osnovu rezultata ispitivanja biljaka *Prunus amygdalus*. Hu et al. (2008) su ispitivanjem biljaka *Citrus unshiu* konstatovali da je intenzitet fotosinteze jako osetljiv na promene provodljivosti stoma, a depresija fotosinteze u letnjim mesecima rezultat je povećanja temperature. Ogaya and Peñuelas (2003) su istraživanjem uticaja suše na listove *Quercus ilex* i *Phillyrea latifolia* konstatovali postojanje smanjenja intenziteta transpiracije i fotosinteze u podne, što je povezano sa niskom fotohemijском efikasnošću fotosistema.

#### 6.8.2. Intenzitet transpiracije tokom vegetacionog perioda

Tokom merne sezone promene intenziteta transpiracije pratile su promene fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub>. Najveće vrednosti registrovane su na početku merne

sezone, kada je vlažnost zemljišta bila odgovarajuća u dubljim slojevima zemljišta, i stome su bile otvorene, tako se odavanje vodene pare odvijalo intenzivno. Odmicanjem vegetacije vrednosti intenziteta transpiracije su se smanjivale. Registrovana su tri transpiraciona maksimuma u toku dana, što je ukazivalo na sličnu dnevnu dinamiku intenziteta fotosinteze u mesecima jul i avgust, dok su u septembru zabeležena samo dva transpiraciona pika. Podnevna depresija transpiracije, koja je bila indukovana sušom, utvrđena je i od strane Weber and Gate (1990) kod biljaka *Quercus rubra*.

Između transpiracije i provodljivosti stoma utvrđena je pozitivna i statistički značajna korelacija, što je i očekivano, jer široko otvorene stome obezbeđuju intenzivnu transpiraciju. Macfarlane et al. (2004) uočili su u listovima *Eucalyptus globulus* da su provodljivost stoma i intenzitet fotosinteze u korelaciji i tokom popodnevnih časova smanjuju se zajedno sa intenzitetom transpiracije, sinhrono sa smanjenjem atmosferskog parcijalnog pritiska vazduha uprkos povećanju vodnog potencijala. Povezanost fotosintetičke asimilacije, transpiracije i provodljivosti stoma konstatovana je i u rezultatima ove disertacije.

### 6.8.3. Efikasnost iskorišćavanja vode tokom vegetacione sezone

Dnevne i sezonske promene u efikasnosti iskorišćavanja vode bile su slične promenama fotosinteze i transpiracije. Dva dnevna maksimuma WUE su zabeležena u julu i avgustu, dok je u septembru utvrđen samo jedan dnevni maksimum WUE. Rezultati ove disertacije u skladu su sa rezultatima Nilsen and Bao (1990), koji su ispitivanjem biljaka *Spartium junceum* takođe utvrdili da u sušnim uslovima WUE ima dva pika u toku dana. Ovi autori takođe su utvrdili da je WUE listova u uslovima suše veći u odnosu na biljke koje su pod optimalnom vodnom režimu, što predstavlja adaptaciju.

Između WUE, intenziteta fotosinteze i transpiracije, utvrđena je pozitivna i signifikantna korelacija. Povezanost fotosinteze i provodljivosti stoma registrovana je i u istraživanjima drugih autora, kada je utvrđeno sinhrono smanjenje oba parametra kod *Quercus suber*, *Quercus ilex*, *Olea europaea* i *Eucalyptus globulus* (Faria et al., 1998) *Quercus petraea* i *Fagus sylvatica* (Raftoyannis and Radoglou, 2002), *Pinus halepensis* (Maseyk et al., 2008). Teszлак (2008) tvrdi da pri zatvaranju stoma dolazi

do smanjenja intenziteta transpiracije i fotosinteze. Ipak, kod vrste *Vitis vinifera* ovaj autor je konstatovao da je asimilacija CO<sub>2</sub> intenzivna i pri smanjenoj provodljivosti stoma.

Rezultati monitoringa efikasnosti korišćenja vode u trogodišnjem periodu ukazuju da dugotrajna suša značajno remeti vodni režim biljaka, što posledično ima značajan negativan uticaj na smanjenje bioprodukcije ispitivanih šumskih zajednica bukve. Oskudica padavina negativno deluje na vitalnost biljaka i njihovih oscilacija na višim područjima (padinama ili vrhovima) planina.

#### 6.8.4. Provodljivosti stoma tokom vegetacionog perioda

Dnevne i sezonske promene provodljivosti stoma ispitivanih biljaka bukve slične su promenama intenziteta fotosinteze, transpiracije i efikasnosti iskorišćavanja vode. U toku jula i avgusta podnevna depresija registrovana je između 12.00 i 13.00 časova. Podnevna depresija provodljivosti stoma registrovana je na listovima *Fagus sylvatica* i *Quercus petraea* i od strane autora Raftoyannis and Radoglou (2002).

Slična pojava postojanja dva maksimuma provodljivosti stoma tokom dana utvrđen je i kod zeljaste biljke *Glycine max* u uslovima optimalne snabdevenosti vodom u polukontrolisanim uslovima (Nilsen and Bao, 1990). U ovom radu je utvrđeno da su vrednosti provodljivosti stoma pre podne bile veće u odnosu na poslepodnevne. Do sličnih zaključaka došli su i Tuzet et al. (2003) pri istraživanju uticaja suše na poslepodnevno smanjenje provodljivosti stoma. Macfarlane (2004) je ispitivajući biljke *Eucalyptus globulus* u sušnim uslovima, registrovao da se vodni potencijal listova smanjivao tokom prepodneva, da bi oko podneva počeo da raste, što je bilo povezano sa zatvaranjem stoma. Aranda et al. (2005) tvrde da pad vodnog (osmotskog) potencijala listova *Fagus sylvatica* i *Quercus petraea* izaziva smanjenje provodljivosti stoma, pri čemu se tokom vegetacionog perioda smanjuje i razmena ugljen-dioksida, što izaziva smanjenje intenziteta fotosinteze.

Konstatovano je da je tokom merne sezone došlo do smanjenja u provodljivosti stoma kod biljaka bukve na lokalitetu Fruška gora, što se može objasniti senescencijom listova krajem vegetacionog perioda, i sušom koja je u septembru bila najizraženija, pošto je vlažnost zemljišta i u dubljim slojevima u ovom periodu postala smanjena. Slična pojava, smanjenja vrednosti provodljivosti stoma pri kraju sezone kod biljaka *Fagus sylvatica* i *Quercus petraea*, utvrđena je u istraživanjima

Raftoyannis and Radoglou (2002). Faria et al. (1998) ispitivanjem lisnih uzoraka *Quercus suber*, *Q. ilex*, *Olea europea* i *Eucaliptus globulus* konstatuju da su vrednosti fotosinteze i provodljivosti stoma na početku leta (jul) bile veće nego na kraju sezone (septembar) kada su bili vidljivi znaci senescencije. Smanjenje vrednosti provodljivosti stoma koje se objašnjava jesenjom senescencijom listova listopadnih vrsta *Quercus rubra*, *Acer rubrum*, *Betula papyrifera* i *Betula alleghaniensis* takođe je zabeleženo u radu Bassow and Bazzaz (1998).

Analiza dobijenih podataka ukazala je na značajnu pozitivnu korelaciju između provodljivosti stoma i fotosinteze, tj. povećane vrednosti fotosintetičke asimilacije rezultat su veće provodljivosti stoma. Podnevna depresija provodljivosti stoma, koja je praćena smanjenjem vrednosti fotosinteze, utvrđena je i od strane drugih autora (Tuzet et al., 2003).

Rezultati ove disertacije ukazuju na postojanje negativne korelacije između temperature lista ispitivanih biljaka bukve i provodljivosti stoma u septembru, što je posledica nedostatka padavina izraženog krajem vegetacione sezone. Rezultati Dai et al. (1992), dobijeni istraživanjem korelacije temperature lista i provodljivosti stoma kod *Ricinus communis* takođe sugerišu da smanjenje parcijalnog pritiska CO<sub>2</sub> u listovima uz povećanje temperature lista, može da izazove smanjenje provodljivosti stoma.

Značajno smanjenje u provodljivosti stoma pri deficitu vlažnosti jedan je od odbrambenih mehanizama, odnosno adaptacije na specifične klimatske uslove planinskih regiona, gde postoji izraženo dreniranje atmosferskih padavina, tako da je sadržaj zemljišne vlage manji na vrhu planine. Ispitivana šumska populacija bukve na kraju sezone bila je pod uticajem izrazite suše i biljke su zatvaranjem stoma obezbeđivale je ekonomičnije trošenje vode i veći WUE.

#### 6.8.5. Intercelularna CO<sub>2</sub> koncentracija tokom vegetacionog perioda

Dnevne promene intercelularne (substomatalne) CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>) koncentracije bile su najmanje izražene na početku merne sezone, u junu, i varirale su između 150 i 250 μmol<sup>-1</sup>. To se može obrazložiti činjenicom da je intenzitet fotosinteze u junu bio visok, nije došlo do nagomilavanja asimilata u mezofilu, te je potrošnja CO<sub>2</sub> fotosintezom bila stabilna i intenzivna. U avgustu i septembru u vrednostima C<sub>i</sub> utvrđena su veća kolebanja (50-300 μmol<sup>-1</sup>) sa trajnim niskim vrednostima u toku

dana, što je bilo povezano sa smanjenom provodljivošću stoma, a sve to je delovalo i na smanjenje intenziteta fotosinteze u toku dana. Sličnu korelaciju između fotosinteze i Ci našli su Raftoyannis and Radoglou (2002) ispitivanjem biljaka *Fagus sylvatica* i *Quercus petrae*, kada su utvrdili da je smanjenje u vrednostima intenziteta fotosinteze praćeno smanjenjem vrednosti Ci, pa se može govoriti o stomatalnoj inhibiciji fotosinteze.

#### 6.8.6. Koncentracije pigmenata tokom vegetacionog perioda

Količina fotosintetičkih pigmenata nije se značajno menjala u toku mernog perioda, pošto pri poslednjem merenju (septembar) listovi još nisu pokazali jasne znake starenja. Analiziranjem listova *Quercus pubescens* pri suši Gallé et al. (2007) nisu konstatovali značajne promene u količini hlorofila  $a+b$ , što je u saglasnosti sa rezultatima istraživanja izvedenim na lokalitetu Fruška gora u 2012. godini.

#### 6.8.7. Promene u broju i dimenzijama stoma tokom vegetacionog perioda

Tokom vegetacione sezone 2012. godine nisu utvrđene značajne promene u dužini i širini stoma, dok se broj stoma značajno povećavao pri kraju vegetacione sezone. Suša može da izazove značajne promene u broju stoma na jedinici lisne površine u zavisnosti od biljne vrste i dužine trajanja vodnog deficita. Više radova ukazuje na to da sušni stres povećava broj stoma koji je praćen smanjenjem veličine stoma, što je rezultat kseromorfne adaptacione strategije (Zhang et al., 2006; Yang and Wang, 2001). Bussotti et al. (2005) navode da je povećanje broja stoma kod bukve po jediničnoj površini jedna od mogućih fizioloških adaptacija kako bi se ekonomisalo sa ograničenim vodnim resursima. Rezultati ove disertacije ukazuju na to da je suša imala jak uticaj na broj stoma. Registrovano je da se broj stoma po jediničnoj lisnoj površini značajno povećavao u septembru, a to je bilo praćeno smanjenjem provodljivosti stoma, što verovatno znači da su stome u toku dana bile uglavnom zatvorene. Povećanje broja stoma *Lens culinaris* primećeno je pri umerenoj suši, dok je pri izrazito velikoj suši uočen suprotni fenomen (Amini et al., 2013). Suša može da izazove smanjenje i broja i veličine stoma kod nekih genotipova biljaka *Spondias tuberosa* (Silva et al., 2009) i *Populus* sp. (Hamanishi et al., 2012). Dobijeni rezultati ukazuju da se broj stoma sa deficitom vode povećavao, dok

istovremeno nije bilo registrovano smanjenje njihove veličine. Iako je došlo do povećanja broja stoma na kraju sezone, korelacija između broja stoma i nedostatka vode nije utvrđena.

## **6.9. Dnevna dinamika fizioloških parametara bukve u zavisnosti od visine (lokacije) na planini Fruška gora tokom vegetacionog perioda 2013. godine**

### *6.9.1. Fotosinteza*

Tokom jula kada je količina vlažnosti u zemljištu bila pogodna zbog većih padavina tokom proleća i nakupljanja vlažnosti u dubljim slojevima zemljišta, prosečni dnevni intenzitet fotosinteze bio je najveći na gornjoj mernoj tački gde su osvetljenje i temperatura bili najpovoljniji. U avgustu su, međutim, maksimalne vrednosti fotosinteze dobijene na donjoj mernoj tački. Razlog tome je što se ispitivana populacija bukve nalazila u dolini, gde je vlažnost zemljišta, zbog dreniranja vode sa okolnih brda u niže područje bila veća, iako je količina padavina bila manja i zbog toga su se istovremeno na gornjoj tački već mogli prepoznati znaci vodnog deficita. Značajno niže vrednosti fotosinteze zapažene su u julu na donjoj i na srednjoj tački, verovatno zbog zasenčenosti listova, iako je vlažnost zemljišta na ovim lokacijama bila veća nego na gornjoj tački. U avgustu su smanjene vrednosti fotosinteze na srednjoj i na gornjoj tački povezane sa smanjivanjem vlažnosti zemljišta.

U sezoni 2012. godine merena je dinamika fotosinteze samo na gornjoj tački. Rezultati su pokazali da je ritmičnost fotosintetičke aktivnosti bila slična u julu i u avgustu: registrovan je maksimum fotosintetičke asimilacije pre podne, zatim oko podne depresija, nakon toga je u ranim popodnevnim satima utvrđen oporavak fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub>. Podnevna depresija, tj. postojanje dva pika intenziteta fotosinteze pri suši, uočena je i kod različitih vrsta roda *Quercus* (Weber and Gates, 1990; Epron et al., 1992; Damesin and Rambal, 1995; Raftoyannis and Radoglou, 2002). U mernoj sezoni 2013 merenja dnevne dinamike fotosinteze su vršena na tri nadmorske visine na padini planine u julu i u avgustu. Dva dnevna fotosintetička maksimuma zabeležena su u julu na gornjoj tački, dok u avgustu ovakva dinamika nije registrovana zbog uticaja nedostatka vode. Dnevna dinamika fotosinteze u 2013. godini bila je drugačija na ostalim mernim tačkama; postojala je stabilna fotosinteza u

najvećem delu dana sa dužim platoon. Smanjenje fotosinteze na gornjoj tački u avgustu u odnosu na jul posledica je inhibitornog uticaja nedostatka vlage i viših temperatura. Rezultati ovog rada u skladu su sa rezultatima drugih autora, koji tvrde da su bukve osetljive na sušu, pri čemu, oskudica vode izaziva smanjenu vitalnost biljaka (Mátyás et al., 2007). Granier et al. (2007) sušnu osetljivost povezuju sa smanjenjem u primarnoj organskoj produkciji biljaka bukve. Smanjenje intenziteta fotosinteze pri zemljišnoj suši utvrđeno je merenjem fotosinteze listova *Populus* sp. (Guo, 2010) *Pyracantha fortuneana*, *Rosa cymosa*, *Broussonetia papyrifera*, *Cinnamomum bodinieri*, *Platycarya longipes* i *Pteroceltis tatarinowii* (Liu et al., 2010). Veće nadmorske visine negativno deluju na fotosintezu zbog dreniranja atmosferskih padavina u dolinu.

#### 6.9.2. Transpiracija

Promene intenziteta transpiracije uglavnom prate promene fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub>. Najveće vrednosti transpiracije u julu utvrđene su na gornjoj tački, dok u avgustu, kada je suša bila više izraženija u dubljim slojevima zemljišta, najveće vrednosti utvrđene su na donjoj tački, tj. u dolini potoka. Na gornjoj tački u julu i donjoj u avgustu utvrđena je podnevna depresija. Podnevna depresija transpiracije izazvana sušom konsatovana je i od strane drugih autora na osnovu ispitivanja listova hrasta (Weber and Gate, 1990). Poznato je da su bukve osetljive na sušu i da suša izaziva smanjenje intenziteta transpiracije kako bi se sprečio gubitak vode preko lista. Takva tendencija, tj. smanjenje u vrednostima transpiracije zbog suše, utvrđeno je u avgustu na gornjoj i na srednjoj tački. Dobijeni rezultati ovog rada u skladu su sa drugim autorima, koji su takođe registrovali smanjenje transpiracije pri suši merenjem listova drvenastih vrsta *Eucalyptus tetradonta* (Thomas and Eamus, 1999) i *Fagus sylvatica* (Fotelli et al., 2001).

Tokom istraživanja utvrđena je visoka pozitivna korelacija između intenziteta transpiracije i provodljivosti stoma, što je u skladu sa rezultatima drugih autora (Fillela et al., 1998). Povećanje transpiracije i provodljivosti stoma je svakako jedan od efikasnih načina zaštite biljaka od preteranog zagrevanja listova.



### 6.9.3. Efikasnost iskorišćavanja vode

Promene efikasnosti iskorišćavanja vode pratile su promene intenziteta fotosinteze i transpiracije u toku dana. Statistički značajno veća efikasnost iskorišćavanja vode u julu bila je registrovana na gornjoj mernoj tački, što ukazuje da ispitivane biljke bukve veoma dobro ekonomišu u potrošnji vode, ako se nađu u nepovoljnim uslovima (vodnom deficitu zemljišta). Edwards et al. (2012) ispitivali su biljke *Brassica rapa* u uslovima suše i došli do zaključka da biljke, koje su više tolerantne na sušu, imaju sposobnost da u sušnim uslovima povećavaju WUE do određene granice. Rezultati ovih autora u saglasnosti su sa našim rezultatima, jer je u avgustu utvrđeno povećanje u efikasnosti iskorišćavanja vode na gornjoj tački, gde je vodni deficit zemljišta najizraženiji.

Peuke et al. (2002) tvrde da biljke bukve imaju sposobnost da ekonomično koriste vodu. Istovremeno ističu važnost specifične reakcije različitih ekotipova na sušu, što znači da bi za pošumljavanje trebalo koristiti ekotipove koji potiču iz sušnijih regiona.

### 6.9.4. Provodljivosti stoma

Promene provodljivosti stoma sinhronizovane su sa promenama fotosinteze i transpiracije. Provodljivost stoma u julu bila je najveća u listovima bukve na gornjoj mernoj tački, dok su u avgustu najveće vrednosti registrovane na donjoj mernoj tački, gde je vlažnost zemljišta u tom perioda bila veća. Tokom dana je utvrđena podnevna depresija u provodljivosti stoma na gornjoj tački u julu. Verovatan uzrok toga je suša u sadejstvu sa povišenim temperaturama što je izazvalo zatvaranje stoma kako bi se sprečio dalji gubitak vode preko listova procesom transpiracije. Da se provodljivost stoma smanjuje pri oskudici padavina tokom leta i da je karakteristična podnevna depresija, utvrdili su Damesin and Rambal (1995) prilikom ispitivanja vrsta *Quercus pubescens*. Smanjenje u vrednostima gs od jula do avgusta na gornjoj mernoj tački sugerise na to da su biljke zatvaranjem stoma sprečile gubljenje vode preko lista.

#### *6.9.6. Dejstvo lokacije populacija na padini planine na fiziološke procese bukva*

Analiziranjem i upoređivanjem dobijenih podataka o fiziološkim parametrima bukove populacije koje su se nalazile na različitim visinama planine (gornja, srednja, donja merna tačka), može se konstatovati da ispitivane populacije bukve, iako osjetljive na sušu, imaju fiziološke potencijale da prežive u sušnim uslovima i da vrlo efikasno ekonomišu vodom. Tolerancijom bukve na uslove vodnog deficita bavili su se i drugi istraživači. Rose et al. (2009) ističu da adaptacija bukve na uslove suše zavisi u najvećoj meri od ekotipa. Pomenuti autori su uočili da su ekotipovi poreklom sa područja sa manjim nivoom precipitacije tolerantiji na oskudicu padavina, jer se masa njihovog korena nije značajno smanjila. Konstatovano je da biljke na gornjoj mernoj tački, gde se javljaju aridni uslovi, vrlo dobro ekonomišu vodom, jer je kod njih u avgustu registrovano povećanje u vrednostima WUE. Uticajem nagiba lokacije na drvenaste biljke bavili su se Klos et al. (2009). Oni su utvrdili da tamo gde je nagib veći, u uslovima velike suše dolazi do većeg mortaliteta drveća. U ovoj tezi, utvrđeno smanjenje intenziteta fotosinteze ispitivanih biljaka u uslovima suše, tj. smanjene bioprodukcije, svakako je jedan od znakova koji ukazuje na negativan uticaj nagiba planine. Peñuelas and Boada (2003) tvrde da je globalno pomeranje bukve prema većim nadmorskim visinama već registrovano, ali dalje pomeranje verovatno će biti sprečeno zbog pojave mrazeva na većim nadmorskim visinama.

Rezultati istraživanja upućuju na to da uticaji klimatskih promena na fiziološke procese biljaka zavise od abiotičkih faktora staništa (lokaliteta), kao i od same vrste, odnosno genotipa. Potvrđeno je da globalno zagrevanje više deluje na biljke planinskih areala rasprostranjenja, nego na biljke u nizijskim predelima (Beniston, 2006). Postoje dokazi da su šumske biljke (drvenaste i zeljaste) već počele migrirati prema većim nadmorskim visinama, što je njihov adaptivni odgovor na klimatske promene (Lenoir et al., 2008; Ruiz-Labourdette et al., 2012). Rezultati ove disertacije ukazuju na to da će dejstvo klimatskih promena biti više izraženo u šumama koje se nalaze na većim planinskim visinama ili na padinama planine, odakle voda brzo drenira u doline i da će duži sušni periodi usporiti pomeranje šuma ka višim planinskim padinama. Rezultati su u skladu sa autorima, koji tvrde da će aklimatizacija biljaka na povišene temperature biti ograničena nedovoljnim snabdevanjem vodom (Shen et al., 2009).

## 7. ZAKLJUČAK

Rezultati trogodišnjeg istraživanja populacija bukve, smrče i jele u zaštićenim planinskim područjima, u godinama 2011., 2012., i 2013. upućuju na sledeće zaključke:

Na lokalitetima Fruška gora i Vidlič, gde je utvrđena najmanja momentalna vlažnost zemljišta, najveća fotosintetička asimilacija CO<sub>2</sub> biljaka registrovana je na početku sezone, dok su signifikantno niže vrednosti utvrđene krajem vegetacionog perioda. Pored suše verovatno je i senescencija listova tj. sezonska dinamika imala određujuću ulogu u redukciji fotosintetičke aktivnosti listova ispitivanog listopadnog drveća u mesecu septembru.

Fotosintetička aktivnost tokom vegetacione sezone bila je stabilna ili se povećavala pri optimalnoj vlažnosti zemljišta. Na lokalitetima Tara i Kopaonik količina atmosferskih padavina nije igrala određujuću ulogu u dinamici fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub>. Momentalna vlažnost zemljišta je na ovim lokalitetima bila visoka i stabilna zbog dreniranja vode u niža područja sa okolnih brda.

Pored optimalne vlažnosti zemljišta, na izmerene visoke vrednosti intenziteta fotosinteze u septembru pozitivno su delovali i pogodni temperaturni uslovi na dan merenja kao i prosečna temperatura vazduha.

Detektovane razlike u dinamici fotosinteze između ispitivanih vrsta verovatno su povezane sa različitim životnim ciklusom listopadnih i četinarskih vrsta i sa različitim fiziološkim adaptacionim strategijama na promene faktora spoljašnje sredine.

Na dinamiku fotosinteze biljaka bukve, smrče i jele tokom vegetacionih sezona najizraženiji uticaj konstatovan je za sledeće abiotičke činioce: prosečna temperatura vazduha pre merenja, temperatura na dan merenja, prosečna dnevna količina padavina u osmonedeljnom periodu pre merenja, količina padavina na dan merenja, kao i momentalna vlažnost zemljišta.

Biotički faktori, vrste biljaka i fenološka faza imale su najveći uticaj na fotosintezu u toku vegetacionog perioda. Registrovane razlike bile su značajne ako se pored vrste, populacije, ali i lokaliteti i položaj lokaliteta na planini (vrh, padina ili dolina).

Odmicanjem vegetacione sezone na lokalitetima Vidlič i Fruška gora, gde je zemljišna suša u toku leta bila najizraženija, registrovano je smanjenje intenziteta transpiracije listova biljaka bukve. Na ovim lokalitetima utvrđena je i značajna korelacija između provodljivosti stoma i transpiracije.

Dinamika WUE ispitivanih vrsta menjala se u zavisnosti od lokaliteta i abiotičkih faktora. Razlike su konstatovane i između ispitanih populacija sa suvljih lokaliteta (lok. Vidlič i lok. Fruška gora).

Signifikantno povećanje WUE na lokalitetu Fruška gora nije bilo registrovano, ipak dobijeni podaci sugerišu da bukva pri blagoj i umerenoj suši ekonomično raspolaže vodom.

Da je provodljivost stoma pod uticajem momentalne vlažnosti zemljišta, potvrđuju registrovane pozitivne korelacije između  $g_s$  i količine osmoneđeljnih padavina, koje su bile utvrđene u listovima ispitivanih biljaka sa suvljih lokaliteta (Vidlič i Fruška gora).

Promene u intercelularnoj (substomatalnoj)  $CO_2$  koncentraciji ( $C_i$ ) tokom trogodišnjeg istraživanja zavisile su od ispitivane biljne vrste odnosno populacije, ali i od ekoloških karakteristike lokaliteta.

Smanjenje  $C_i$  sa odmicanjem merne sezone i prolongiranjem deficita vode utvrđeno je u listovima ispitivanih biljnih populacija na suvljem lokalitetu Vidlič. Između temperature listova i  $C_i$  utvrđena je statistički značajno negativna korelacija, što implicira da povišene temperature, verovatno zbog stomatalne regulacije, ali i povećane asimilacije  $CO_2$ , smanjuju vrednosti  $C_i$ .

Statistički značajno smanjenje sadržaja fotosintetičkih pigmenata registrovano je u slučaju ispitivane populacije bukve na lokalitetu Vidlič 2011. i 2012. godine, na lokalitetu Tara u 2013. godini i na lokalitetu Fruška gora u 2013. godini. Kod četinarskih vrsta nije utvrđeno statistički značajno smanjenje u količini pigmenata na kraju vegetacione sezone, što se tumači jednim delom dobrom dostupnošću vode, a drugim delom životnim ciklusom četinarskih vrsta koji se razlikuje od životnog ciklusa listopadnih vrsta

Signifikantno smanjenje u sadržaju azota pod uticajem deficita vode u slučaju ispitivane populacije bukve pri kraju vegetacione sezone utvrđeno je samo u 2011. godini na lokalitetu Vidlič, a u 2012. godini na lokalitetima Vidlič i Fruška gora.

Povećanje sadržaja fosfora u listovima bukve na lokalitetu Fruška gora, tj. na najsuvljem ispitivanom području, posledica je zemljišne suše na ovom području

Na lokalitetima Vidlič i Fruška gora, utvrđeno je da merena suša izaziva povećanje u koncentraciji kalijuma.

Smanjenje sadržaja kalcijuma utvrđeno je u lisnim uzorcima bukve i smrče u 2012. godini, i to samo na suvljim lokalitetima kao što su lokaliteti Vidlič i Fruška gora.

Prilikom ispitivanja dnevne dinamike fizioloških parametara populacije bukava na lokalitetu Fruška gora u godini 2012. utvrđeno je da su dnevne i sezonske promene intenziteta fotosinteze, transpiracije, efikasnost iskorišćavanja vode i provodljivosti stoma bile slične. Najveće vrednosti ovih fizioloških parametara registrovane su na početku merne sezone, kada je vlažnost zemljišta (MVZ) bila odgovarajuća u dubljim slojevima zemljišta.

Smanjenje intenziteta fotosinteze, transpiracije, efikasnost iskorišćavanja vode i provodljivosti stoma registrovano u septembru može se objasniti senescencijom listova krajem vegetacionog perioda i sušom koja je u septembru bila najizraženija, pošto je vlažnost zemljišta (MVZ) i u dubljim slojevima u ovom periodu postala smanjena.

Rezultati istraživanja efikasnosti korišćenja vode ukazuju da dugotrajna suša značajno remeti vodni režim biljaka, što posledično, ima značajan negativan uticaj na smanjenje bioprodukcije ispitivanih šumskih zajednica bukve.

Značajno smanjenje u provodljivosti stoma pri deficitu vlažnosti jedan je od odbrambenih mehanizama, odnosno, adaptacija na specifične klimatološke uslove na planinama zbog dreniranja atmosferskih padavina i manjeg sadržaja zemljišne vlage na vrhu grebena Fruške gore. Ispitivana šumska populacija bukve je na kraju sezone bila pod uticajem izrazite suše i zatvaranje stoma obezbeđuje ekonomičnije trošenje vode i veći WUE.

Broj stoma po jediničnoj lisnoj površini ispitivanih bukava na Fruškoj gori značajno se povećavao u septembru 2012. godine, što je bilo praćeno smanjenjem provodljivosti stoma, što verovatno znači da su stome u toku dana bile uglavnom zatvorene.

U 2013. godini merenje je bilo prošireno na šumske populacije bukve koje su se nalazile na različitim nadmorskim visinama: na vrhu planine (gornja merna tačka),

na padini (srednja merna tačka) i u dolini planine (donja merna tačka) da bi se pratio uticaj lokacije na padini planina na fiziološke procese ispitivanih biljaka.

Tokom jula 2013. godine kada je količina vlage u zemljištu (MVZ) bila pogodna zbog većih padavina tokom proleća i nakupljanja vlažnosti u dubljim slojevima zemljišta, prosečni dnevni intenzitet fotosinteze, transpiracije, efikasnosti iskorišćavanja vode i provodljivost stoma bio je najveći na gornjoj mernoj tački gde su osvetljenje i temperatura bili najpovoljniji. U avgustu su međutim maksimalne vrednosti fotosinteze dobijene na donjoj mernoj tački. Razlog tome je što se ispitivana populacija bukve nalazila u dolini, gde je vlažnost zemljišta (MVZ), zbog dreniranja vode sa okolnih brda u niže područje bila veća, iako je količina padavina bila mala usled čega su se na gornjoj tački već mogli prepoznati znaci vodnog deficita

Analiziranjem i upoređivanjem dobijenih podataka o fiziološkim parametrima bukove populacije koje su se nalazile na različitim visinama planine (gornja, srednja, donja merna tačka), može se konstatovati da ispitivana populacija bukve, iako osetljiva na sušu, ima fiziološke potencijale da preživi u sušnim uslovima i da vrlo efikasno ekonomiče vodom

Smanjenje intenziteta fotosinteze ispitivanih biljaka u uslovima suše, tj. smanjene bioprodukcije, svakako je jedan od znakova koji ukazuje na negativan uticaj nagiba planine na oticanje i drenažu dostupne vode.

Konstatovano je da biljke na gornjoj mernoj tački, gde se javljaju aridni uslovi, dobro ekonomiču vodom jer je kod njih u avgustu registrovano povećanje u vrednostima WUE.

Rezultati istraživanja upućuju na zaključak da uticaji klimatskih promena na fiziološke procese biljaka zavise od abiotičkih faktora staništa (lokaliteta) i od same vrste.

Rezultati trogodišnjeg istraživanja ukazuju da će dejstvo klimatskih promena biti više izraženo na šumama koje se nalaze na vršnim grebenskim lokalitetima većih nadmorskih visina ili na padinama planine, odakle se voda brzo drenira u doline i da će duži sušni periodi usporiti pomeranje šuma ka višim planinskim padinama. Bukove šume su dobro adaptirane na sušu, a dobro podnose i temperaturni stres. Ipak, dugi periodi sa oskudnim padavinama izazivaju smanjenje asimilacije CO<sub>2</sub> što posledično smanjuje njihov značaj u globalnoj redukciji atmosferskog CO<sub>2</sub>, tj. ograničava njihov značaj u ublažavanju klimatskih promena.

Rezultati ovog istraživanja upućuju na to da će suša biti jedan od glavnih limitirajućih faktora koji će uticati na ulogu šuma u vezivanju ugljenika, a time i na smanjivanje globalne koncentracije atmosferskog CO<sub>2</sub>.

## 8. LITERATURA

- Ackerson R.C., Havelka U.D., Boyle M.G. (1984): CO<sub>2</sub> enrichment effects on soybean physiology. II. Effects of stage-specific CO<sub>2</sub> exposure. *Crop Science*, 24 (6): 1150–1154.
- Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N., Vennetier M., Kitzberger T., Rigling A., Breshears D.D., Hogg E.T., Gonzalez P., Fensham R., Zhang Z., Castro J., Demidova N., Lim J.H., Allard G., Running S.W., Semerci A., Cobb N. (2010): A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manag.*, 259 (4): 660–684.
- Amini R., Alami-Milani M., Mohammadinasab A.D. (2013): Physiological response of lentil (*Lens culinaris* Medick.) to water limitation affected by wheat straw mulch application, *Intl. J. Agron. Plant Prod.*, 4 (10): 2548–2553.
- Andersen M.N., Jensen C.R., Lösch R. (1992a): The interaction effects of potassium and drought in field-grown barley. I. Yield, water-use efficiency and growth. – *Acta Agr. scand. B* 42: 34–44.
- Andersen M.N., Jensen C.R., Lösch R. (1992b): The interaction effects of potassium and drought in field-grown barley. II. Nutrient relations, tissue water content and morphological development. – *Acta Agr. scand. B* 42: 45–56.
- Anić I., Vukelić J., Mikac S., Bakšić D., Ugarković D. (2009): Utjecaj globanih klimatskih promjena na ekološku nišu obične jele (*Abies alba* Mill) u Hrvatskoj. *Šumar. list.* 133 (3–4): 135–144.
- Aranda I., Gil L., Pardos J.A. (2000): Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees*. 14 (6): 344 – 352 .
- Aranda I., Gil L., Pardos J.A. (2005): Seasonal changes in apparent hydraulic conductance and their implications for water use of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and sessile oak [*Quercus petraea* (Matt.) Liebl] in South Europe. *Plant Ecol.*, 179 (2): 155–167.
- Arsenijević–Maksimović I., Pajević S. (2002): Praktikum iz fiziologije biljaka. Univerzitet u Novom Sadu. Poljoprivredni fakultet u Novom Sadu, Prirodno-matematički fakultet u Novom Sadu.
- Arunyanark A., Jogloy S., Akkasaeng, C., Vorasoot N., Kesmala T., Nageswara Rao R. C., Wright G. C., Patanothai A. (2008): Chlorophyll Stability is an Indicator of Drought Tolerance in Peanut, *J. Agron. Crop. Sci*, 194 (2): 113–125.



- Aubuchon R.R., Thompson D.R., Hinckley T.M. (1978): Environmental Influences on Photosynthesis within the Crown of a White Oak. *Oecologia*, 35 (3): 295–306.
- Backes K., Leuschner C. (2000): Leaf water relations of competitive *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* trees during 4 years differing in soil drought. *Can. J. Forest Res.*, 30 (3): 335–346.
- Bajkán Sz (2011): A D1 protein mutáció hatása a kettes fotókémiai rendszer energiahazsnosítására eltérő vízellátású növényekben. Ph.D. értekezés, Szeged.
- Bale J.S., Masters G.J., Hodkinson I.D., Awmack C., Bezemer T.M., Brown VK, Butterfield J., Buse A., Coulson J.C., Farrar J., Good J.E.G., Harrington R., Hartley S., Jones T.H., Lindroth R.L., Press M.C., Symrnioudis I., Watt A.D., Whittaker J.B. (2002): Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Glob. Change Biol.*, 8 (1):1–16.
- Barr A.G., Griffis T.J., Black T.A., Lee X., Staebler R.M., Fuentes J.D., Chen Z., Morgenstern K. (2002): Comparing the carbon budgets of boreal and temperate deciduous forest stands. *Can. J. Forest Res.*, 32(5), 813 – 822.
- Bartholy J. (2006): A globális éghajlatváltozás valószínűsíthető klimatikus következményei Magyarországon. “Agro-21” Füzetek, (48): 12-18.
- Barton C.V.M., Lee H.S.J., Jarvis P.G. (1993): A branch bag and CO<sub>2</sub> control system for long-term CO<sub>2</sub> enrichment of mature Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.). *Plant Cell Environ.*, 16 (9): 1139–1148.
- Bassow S.L., Bazzaz F.A. (1998): How Environmental Conditions Affect Canopy Leaf-Level Photosynthesis in Four Deciduous Tree Species. *Ecology*, 79 (8): 2660-2675.
- Becker M. (1970): Transpiration et comportement vis-à-vis de la sécheresse de jeunes plants forestiers (*Abies alba* Mill., *Picea abies* L. Karsten, *Pinus nigra* Arn. ssp. *laricio* Poirlet, *Pinus strobus* L.). *Ann. Sci. For.* 27 (4): 401–420.
- Beniston M. (2006): Mountain weather and climate: a general overview and a focus on climatic change in the Alps. *Hydrobiologia*, 562 (1): 3–16.
- Berki I., Rasztovits E., Móricz N., Mátyás Cs. (2009): Determination of the drought tolerance limit of beech forests and forecasting their future distribution in Hungary. *Cereal Res. Commun.*, 37 (1): 613–616.
- Boisvenue C., Running S.W. (2006): Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20<sup>th</sup> century. *Global Change Biol.*, 12 (5): 862–882.

- Borišev M. (2010): Potencijal klonova vrba (*Salix spp.*) u fitoekstrakciji teških metala. Doktorska teza, PMF. Novi Sad.
- Breshears D. D., Myers O.B., Meyer C.W., Barnes F.J, Zou C.B., Allen C.D., McDowell N.G., Pockman W.T. (2009): Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Front. Ecol. Environ.*, 7 (4): 185–189.
- Brodersen C.R., Germino M.J., Smith W.K. (2006): Photosynthesis during an Episodic Drought in *Abies lasiocarpa* and *Picea engelmannii* across an Alpine Treeline. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, 38 (1): 34–41.
- Brodribb T. (1996): Dynamics of Changing Intercellular CO<sub>2</sub> Concentration (ci) during Drought and Determination of Minimum Functional ci. *Plant Physiol.*, 11 (1): 179–185.
- Brouder S.M., Volenec J.J. (2008): Impact of climate change on crop nutrient and water use efficiencies. *Physiol. Plantarum*, 133 (4): 705–724.
- Bussotti F., Pancrazi M., Matteucci G., Giacomo G. (2005): Leaf morphology and chemistry in *Fagus sylvatica* (beech) trees as affected by site factors and ozone: results from CONECOFOR permanent monitoring plots in Italy, *Tree Physiol.*, 25 (2): 211–219.
- Choat B., Jansen S., Brodribb T.J., Cochard H., Delzon S., Bhaskar R., Bucci S.J., Feild T.S., Gleason S.M., Hacke U.G., Jacobsen A.L., Lens F., Maherali H., Martínez-Vilalta J., Mayr S., Mencuccini M., Mitchell P.J., Nardini A., Pittermann J., Pratt R.B., Sperry J.S., Westoby M., Wright I.J., Zanne A.E. (2012): Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491: 752–755.
- Choi S., Lee W.K., Kwak D.A., Lee S., Son Y., Lim J.H., Saborowski J. (2011): Predicting forest cover changes in future climate using hydrological and thermal indices in South Korea. *Clim. Res.*, 49 (3): 229–245.
- Christensen J.H., Hewitson B., Busuioc A., Chen A., Gao X., Held I., Jones R., Kolli R.K., Kwon W.T., Laprise R., Magaña Rueda V., Mearns, L., Menéndez C.G., Räisänen J., Rinke, A., Sarr A., Whetton P. (2007): Regional climate projections. In: Solomon, S., et al. (Eds.), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contributions of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. United Kingdom-New York.
- Colom M.R., Vazzana C. (2003): Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants. *Environ. Exp. Bot.* 49 (2): 135–144.

- Crafts-Brander S.J., Salvucci M.E. (2000): Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO<sub>2</sub>. PNAS, 97 (24): 13430–13435.
- Dai Z., Ku M.S.B., Edwards G.E. (1993): C<sub>4</sub> Photosynthesis' The CO<sub>2</sub>-Concentrating Mechanism and Photorespiration. Plant Physiol., 103 (1): 83-90.
- Dale V.H., Joyce L.A., McNulty S., Nilsson R.P., Ayres M.P., M.D. Flannigan, Hanson P.J., Irland L.C., Lugo A.E., Peterson C.J., Simberloff D., Swanson F.J., Stocks B.J., Wotton B.M. (2001): Climate Change and Forest Disturbances. BioScience, 51(9): 723–734.
- Daly E., Porporato A., Rodriguez-Iturbe I. (2004): Coupled dynamics of photosynthesis, transpiration, and soil water balance, Part I: Upscaling from hourly to daily level. J. Hydrometeorol, 5 (3): 546–558.
- Damesin C., Rambal S. (1995): Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. New Phytol., 131 (2): 159–167.
- DeLucia E.H., Hamilton J.G., Naidu S.L., Thomas R.B., Andrews J.A., Finzi A., Lavine M., Matamala R., Mohan J.E., Hendrey G.R., Schlesinger W.H. (1999): Net Primary Production of a Forest Ecosystem with Experimental CO<sub>2</sub> Enrichment. Science, 284 (5417): 1177–1179.
- Dickmann D.I., Liu Z., Nguyen P.V., Pregitzer K.S. (1992): Photosynthesis, water relations, and growth of two hybrid Populus genotypes during a severe drought. Can. J. Forest Res., 22(8): 1094–1106.
- Dietrich P., Sanders D., Hedrich R. (2001): The role of ion channels in light-dependent stomatal opening. J. Exp. Bot., 52 (363): 1959–1967.
- Dittmar C, Zech W, Elling W (2003): Growth variations of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe—a dendroecological study. For Ecol. Manag., 173 (1–3): 63–78.
- Dobriyal P., Qureshi A., Badola R., Hussain S.A. (2012): A review of the methods available for estimating soil moisture and its implication for water resource management. Journal of Hydrology. 458–459 (2012): 110–117.
- Edwards C.E., Ewers B.E., McClung C.R., Lou P., Weinig C. (2012): Quantitative variation in water-use efficiency across water regimes and its relationship with circadian, vegetative, reproductive, and leaf gas-exchange traits. Mol. Plant., 5 (3): 653–668.

- Egilla J.N., Davies Jr.F.T., Boutton T.W. (2005): Drought stress influences leaf water content, photosynthesis, and water-use efficiency of *Hibiscus rosa-sinensis* at three potassium concentrations. *Photosynth.*, 43 (1): 135–140.
- Ellenberg H. (1996): *Die Vegetation Mitteleuropas Mit Den alpen*, 5. Aufl. Ulmer-Verlag, Stuttgart, 1095.
- Ellsworth D.S., Oren R., Huang C., Phillips N., Hendrey G.R. (1995): Leaf and canopy responses to elevated CO<sub>2</sub> in a pineforest under free-air CO<sub>2</sub> enrichment. *Oecologia*, 104 (2): 139–146.
- Epron D., Dreyer E., Bréda. N. (1992): Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.) during drought under field conditions: diurnal course of net CO<sub>2</sub> assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant Cell Environ.*, 15 (7): 809–820.
- Evans H.J., Sorger G.J. (1966): Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations. *Annual Review. Plant Physiol.*, 17: 47–56.
- European Commission (2010): *The Conditions of Forests in Europe*. Executive Report. EC, Brussels.
- Faria T., Silverio D., Breia E., Cabral R., Abadia A., Abadia J., Pereira J.S., Chaves M.M. (1998): Differences in the response of carbon assimilation to summer stress (water deficits, high light and temperature) in four Mediterranean tree species. *Physiol. Plantarum*, 102 (3): 419–428.
- Field C., Merino J., Mooney H.A. (1983): Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 60 (3): 384–389.
- Filella, I., Llusiá, J., Piñol, J., Peñuelas, J. (1998): Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. *Environ. Exp. Bot.*, 39 : 213–220.
- Foote K.C., Schaedle M. (1976): Diurnal and seasonal patterns of photosynthesis and respiration by stems of *Populus tremuloides* Michx. P1. *Physiol.*, 58 (5): 651–655.
- Forster P., Ramaswamy V., Artaxo P., Berntsen T., Betts R., Fahey D.W., Haywood J., Lean J., Lowe D.C., Myhre G., Nganga J., Prinn R., Raga G., Schulz M., Van Dorland R. (2007): Changes in Atmospheric Constituents and in Radiative Forcing. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the

- Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In (eds Solomon S., Qin D., Manning M., Chen Z., Marquis M., Averyt K.B., Tignor M, Miller H.L.), Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.127–234.
- Fotelli N.M., Geßler A., Peuke A.D., Rennenberg H. (2001): Drought affects the competitive interaction between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: responses of growth, water status and  $\delta^{13}\text{C}$  composition. *New Phytol.*, 151 (2): 427–435.
- Fotelli N.M., Rennenberg H., Geßler A. (2002): Effects of drought on the competitive interference of an early successional species (*Rubus fruticosus*) on *Fagus sylvatica* L. seedlings:  $^{15}\text{N}$  uptake and partitioning, responses of amino acids and other N compounds. *Plant Biol.*, 4 (3): 311–320.
- Frank D., Esper J. (2005): Characterization and climate response patterns of a high-elevation, multi-species tree-ring network in the European Alps. *Dendrochronologia*, 22 (2):107–121.
- Friedrichs D., Trouet V., Büntgen U., Frank D.C., Esper J., Neuwirth B., Löffler J. (2009): Species-specific climate sensitivity of tree growth in Central-West Germany. *Trees*, 23 (4): 729–739.
- Gajić M. (1988): Flora nacionalnog parka Tara. Šumarski fakultet Beograd.
- Gajić M., Kojić M., Karadžić D., Vasiljević M., Stanić M. (1992): Vegetacija Nacionalog Parka Tara. Šumarski fakultet-Beograd.
- Gallé A., Feller U. (2007): Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiol. Plantarum*, 131(3): 412–421.
- Gallé A., Haldimann P., Feller U. (2007): Photosynthetic Performance and Water Relations in Young Pubescent Oak (*Quercus pubescens*) Trees during Drought Stress and Recovery. *New Phytol.*, 174 (4): 799–810.
- García-Plazaola J.I., Becerril J.M. (2000): Effects of drought on photoprotective mechanisms in European beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings from different provenances. *Trees*, 14 (8): 485–490.
- García-Plazaola J.I., Becerril J.M. (2001): Seasonal changes in photosynthetic pigments and antioxidants in beech (*Fagus sylvatica*) in a Mediterranean climate: implications for tree decline diagnosis. *Aust. J. Plant Physiol.* 28 (3): 225–232.

- Ge Z.M., Kellomäki S., Peltola H., Zhou X., Wang K.Y., Väisänen H. (2011): Effects of varying thinning regimes on carbon uptake, total stem wood growth, and timber production in Norway spruce (*Picea abies*) stands in southern Finland under the changing climate. *Ann. Forest Sci.*, 68 (2): 371–383.
- Gericke S., Kurmies B. (1952): Die kolorimetrische Phosphorsäurebestimmung mit Ammonium-Vanadat-Molybdat und ihre Anwendung in der Pflanzenanalyse. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde*. 3: 32–35.
- Geßler A., Keitel C., Nahm M., Rennenberg H. (2004): Water shortage affects the water and nitrogen balance in central European beech forests. *Plant Biol.*, 6 (3): 289–298.
- Geßler A., Keitel C., Kreuzwieser J., Matyssek R., Seiler W., Rennenberg H. (2007): Potential risks for European beech (*Fagus sylvatica* L.) in a changing climate. *Trees*, 21 (1): 1–11.
- Gillmann M.D., Cailleret M., Boivin T., Nageleisen L.M., Davi H. (2012): Individual vulnerability factors of Silver fir (*Abies alba* Mill.) to parasitism by two contrasting biotic agents: mistletoe (*Viscum album* L. ssp. *abietis*) and bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) during a decline process. *Ann. Forest Sci.*, DOI 10.1007/s13595-012-0251-y
- Granier A., Reichstein M., Breda N., Janssens I. A., Falge E., Ciais P., Grünwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer, C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C., Rodrigues, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, T., Wang, Q. (2007): Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agric. For. Meteorol.*, 143 (1–2): 123–145.
- Gratani L., Pesoli P., Crescente M.F. (1998): Relationship between Photosynthetic Activity and Chlorophyll Content in an Isolated *Quercus ilex* L. Tree during the Year. *Photosynthetica*, 35 (3): 445–451.
- Guehl J.M., Aussenac G., Bouachrine J., Zimmermann R., Pennes J.M., Ferhi A., Grieu P. (1991): Sensitivity of leaf gas exchange to atmospheric drought, soil drought, and water-use efficiency in some Mediterranean *Abies* species. *Can. J. of Forest Res.*, 21(10): 1507–1515.

- Guicherd P. (1994): Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill.) in 2 natural stands in the French Alps subject to contrasting climatic conditions. *Annales des Sciences Forestières*, 51 (6): 599–611.
- Guo X.Y., Zhang X.S., Huang Z.Y. (2010): Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. *J. Plant Ecol.*, 3 (2): 79–87.
- Hamanishi E.T., Thomas B.R., Campbell M.M. (2012): Drought induces alterations in the stomatal development program in *Populus*. *J. Exp. Bot.*, 63 (13): 4959–4971.
- Harley, P.C., Tenhunen, J.D., Beyschlag, W., Lange, O.L. (1987): Seasonal changes in net photosynthesis rates and photosynthetic capacity in leaves of *Cistus salvifolius*, a European Mediterranean semi-deciduous shrub. *Oecologia*, 74 (3): 380–388.
- Heath J, Kerstiens G. (1997): Effects of elevated CO<sub>2</sub> on leaf gas exchange in beech and oak at two levels of nutrient supply: consequences for sensitivity to drought in beech. *Plant Cell Environ.*, 20 (1): 57–67.
- He J.X., Wang J., Liang H.G. (1995): Effects of water-stress on photochemical function and protein-metabolism of photosystem-II in wheat leaves. *Physiol. Plant.*, 93 (4): 771–777.
- Heckathorn S.A., DeLucia E.H., Zielinski R.E. (1997): The contribution of drought-related decreases in foliar nitrogen concentration to decreases in photosynthetic capacity during and after drought in prairie grasses. *Physiol. Plant.*, 101 (1): 173–182.
- Hirka A. (1995): Csapadékviszonyok hatása bükk- és lucállományok vastagsági növekedésmenetére. *Erdészeti lapok*, 130 (12): 364-366.
- Hlásny T., Barcza Z., Fabrika M., Balázs B., Churkina G., Pajtík J., Sedmák R., Turčáni M. (2011): Climate change impacts on growth and carbon balance of forests in Central Europe. *Clim. Res.*, 47 (3): 219–236.
- Hrstka M., Urban O., Babák L. (2012): Seasonal changes of Rubisco content and activity in *Fagus sylvatica* and *Picea abies* affected by elevated CO<sub>2</sub> concentration. *Chem. Pap.*, 66 (9): 836–841.
- Hu M.J., Guo Y.P., Shen Y.G., Guo D.P., Li D.Y. (2008): Midday depression of photosynthesis and effects of mist spray in citrus. *Ann. Appl. Biol.*, 154 (1): 143–155.
- Hussein M.M., Kassab O.M., Ellil A.A. (2008): Evaluating water stress influence on growth and photosynthetic pigments of two sugar beet varieties. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*. 4 (6): 936–941.

- Innes J.L. (1992): Observations on the condition of beech (*Fagus sylvatica* L) in Britain in 1990. *Forestry*, 65 (1): 35–60.
- IPCC (1997): Stabilization of atmospheric greenhouse gases: physical, biological and socio-economic implications. IPCC technical paper III, [http://www.ipcc.ch/pub/ipcctp.iii\(e\).pdf](http://www.ipcc.ch/pub/ipcctp.iii(e).pdf)
- IPCC (2001): Climate Change 2001: impacts, adaptation and vulnerability. In: McCarthy J.J., Canziani O.F., Leary N.A., Dokken D.J., White K.S. (eds) Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IPCC (2007): Climate Change 2007: The physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Intergovernmental Panel on Climate Change Fourth Assessment Report. [www.ipcc.ch](http://www.ipcc.ch) 11.07.2013
- Janković, M., Cvjetičanin, P. (2012): Fagales. U: Flora Srbije 2 (Ed. Stevanović, V.), 101–141.
- Jaleel C.A., Manivannan P., Lakshmanan G.M.A., Gomathinayagam M., Panneerselvam R. (2008): Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits. *Colloids Surface. B.*, 61 (2): 298–303.
- Jarvis P.G., Morison J.I.L. (1981): The control of transpiration and photosynthesis by stomata. In: Stomatal physiology (Jarvis, PG, Mansfield TA eds.) Cambridge University Press; Cambridge. 247–280.
- Jovanović B. (1992): Pinaceae. U: Flora Srbije 1 (Ed. Sarić, M.), 168–207.
- Jovanović B., Krstić M., Knežević M., Joksimović V., Cvjetičanin R., Košanin O., Zdravković M. (2005): Taksonomija, ekološki uslovi i šumske zajednice. U Bukva (*Fagus moesiaca* /Domin, Mally/ Czeczott. ) u Srbiji (ed. Stojanović) Udrženje šumarskih inženjera i tehničara. 75–137.
- Karl T.R., Knight R.W. (1998): Secular trends of precipitation amount, frequency, and intensity in the United States. *B. Am. Meteorol. Soc.*, 79 (2): 231–241.
- Kjeldahl I. (1983): *Medd. Carlsberg Lab.* 2, 1; *Z Anal. Chem.* 22, 366.
- Klos R.J., Wang G.G., Bauerle W.L., Rieck J.R. (2009): Drought impact on forest growth and mortality in the southeast USA: an analysis using Forest Health and Monitoring data, *Ecol. Appl.*, 19 (3): 699–708.
- Kovalčíková D., Strelcová K., Ditmarová L' (2012): Measurement of european beech transpiration rate under drought stress. *Folia Oecologica*. online publication (<http://www.readperiodicals.com/201201/2727871481.html>)



- Körner C., Paulsen J. (2004): A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *J. Biogeogr.*, 31 (5): 713–732.
- Krstić M., Babić V., Kanjevac B. (2013): Prilog poznavanju klimatsko-vegetacijskih karakteristika brdskog područja Srbije. *Šumarstvo*, 3-4: 113–124.
- Lakušić D.V. (1993): Visokoplaninska flora Kopaonika, ekološko-fitogeografska studija. Magistarska teza. Beograd.
- Lammertsma E.I., de Boer H.J., Dekker S.C., Dilcher D.L., Lotter A.F., Wagner-Cremer F. (2011): Global CO<sub>2</sub> rise leads to reduced maximum stomatal conductance in Florida vegetation. *PNAS*, 108 (10): 4035–4040.
- Larcher, W. (2003) *Physiological plant ecology*. 4th edn Berlin: Springer.
- Lasermann B., Bräuning A. (2011): The manifestation of drought events in tree rings of beech and oak in northern Bavaria (Germany). In: Maaten-Theunissen M, Spiecker H, Gärtner H, Helle G, Heinrich I (Eds.) (2011): *TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*, Scientific Technical Report STR 11/07, Potsdam, 9: 42–47.
- Lazić L., Pavić D., Stojanović V., Tomić P., Romelić J., Pivac T., Košić K., Besermenji S., Kicošev S., Đarmati Z., Puzović S., Đureković-Tešić O., Stojanović T., Marić B., Vig L., Panjković B., Habijan-Mikeš V., Sabadoš K., Delić J., Kovačević B., Stojić V., Korać J. (2008): *Zaštićena prirodna dobra i ekoturizam Vojvodine*. Univerzitet u Novom Sadu, Prirodno-matematički fakultet, Departman za geografiju, turizam i hotelijerstvo. Novi Sad.
- Lebourgeois F. (2007): Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French permanent plot network (RENECOFOR). *Ann. For. Sci.*, 64: 333–343.
- Lenihan J.M., Drapek R., Bachelet D., Neilson R.P. (2003): Climate change effects on vegetation distribution, carbon, and fire in California. *Ecol. Appl.*, 13 (6): 1667–1681.
- Lenoir J., Gégout J.C., Marquet P.A., de Ruffray P., Brisse H. (2008): A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science*, 320 (5884): 1768–1771.
- Levanič T., Gričar J., Gagen M., Jalkanen R., Loader N.J., McCarroll D., Oven P., Robertson I. (2009): The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees*, 23 (1): 169–180.
- Leuschner Ch. (1998): Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. *Ber Reinh-Tüxen-Ges.*, 10: 5–18.

- Lichtenthaler H.K., Wellburn A.R. (1983): Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Transactions*, 11: 591 – 592.
- Lindner M., Maroschek M., Netherer S., Barbati A., Garcia-Gonzalo J., Seidi R., Delzon, S., Corona P., Kolstrom M., Lexer M., Machetti M. (2010): Climate change impacts, adaptive capacity and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest ecol. manag.*, 259 (4): 698–709.
- Liu C.C., Liu Y.G., Guo K., Zheng Y.R., Li G.Q., Yu L.F., Yang R. (2010): Influence of drought intensity on the response of six woody karst species subjected to successive cycles of drought and rewatering. *Physiol. Plantarum*, 139 (1): 39–54.
- Logan J.A. Regniere J. Powell J.A. (2003): Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Front. Ecol. Environ.*, 1 (3): 130-137.
- Long S. P. (1991): Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations: Has its importance been underestimated?. *Plant Cell Environ.*, 14 (8): 729–739.
- Macfarlane C., White D.A., Adam M.A. (2004): The apparent feed-forward response to vapour pressure deficit of stomata in droughted, field-grown *Eucalyptus globulus* Labill. *Plant Cell Environ.*, 27 (10): 1268–1280.
- Macias M., Andreu L., Bosch O., Camarer J.J., Gutiérrez E. (2006): Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change*, 79 (3–4): 289–313.
- van Mantgem P.J., Stephenson N.L., Byrne J.C., Daniels L.D., Franklin J.F., Fulé P.Z., Harmon M.E., Larson A.J., Smith J.M., Taylor A.H., Veblen T.T. (2009): Widespread increase of tree mortality rates in the Western United States. *Science*, 323 (5913): 521–524.
- Mátyás Cs., Nagy L., Ujváriné Jármay É. (2007): Klimatikus stress és a fafajok: genetikai válaszreakció az elterjedés szárazsági határán: elemzés és előrejelzés. In: Mátyás Cs.-Víg P. (edits). *Erdő és Klíma V.*, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron, 241–254.
- Mátyás Cs., Berki I., Czúc B., Gálos B., Móricz N., Rasztovits E. (2010): Future of beech in Southeast Europe from the perspective of evolutionary ecology. *Acta Silv. Lign. Hung.*, 6: 91–100.
- Marini R.P. (1986): Do net gas exchange rates of green and red peach leaves differ? *Hort. Science*. 21, 118–120.

- Masarovicova E., Stefancik L. (1990): Some ecophysiological features in sun and shade leaves of tall beech trees. *Biol. Plant* 32: 374–387.
- Maseyk K.S., Lin T., Rotenberg E., Grünzweig J.M., Schwartz A., Yakir D. (2008): Physiology-Phenology Interactions in a Productive Semi-Arid Pine Forest. *New Phytol.*, 178 (3): 603–616.
- Mason S.J., Waylen P.R., Mimmack G.M., Rajaratnam B., Harrison J.M. (1999): Changes in extreme rainfall events in South Africa. *Climatic Change*, 41 (2): 249–257.
- Matos M.C., Matos A.A., Mantas A., Cordeiro V., Vieira Da Silva J.B. (1998): Diurnal and Seasonal Changes in *Prunus amygdalus* Gas Exchanges. *Photosynthetica*, 35 (4): 517–524.
- Maxime C., Hendrik D. (2011): Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, 25 (2): 265–276.
- McCarthy J.J., Canziani O.F., Leary N.A., Dokken D.J., White K.S. (2001): Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Medarović M. (2005): Šume Tare. Šumarski Fakultet Univerziteta u Beogradu Ministarstva nauke i zaštite životne sredine Republike Srbije JP “Nacionalni park Tara”. Beograd.
- Medina, C.L., Souza, R.P., Machado, E.C., Ribeiro, R.V., Silva, J.A.B. (2002): Photosynthetic response of citrus grown under reflective aluminized polypropylene shading nets. *Sci. Hortic-Amsterdam*, 96 (1-4): 115–125.
- Medlyn B.E., Barton C.V.M., Broadmeadow M.S.J., Ceulemans R., De Angelis P., Forstreuter M., Freeman M., Jackson S.B., Kellomäki S., Laitat E., Rey A., Roberntz P., Sigurdsson B.D., Strassemeier J., Wang K., Curtis P.S., Jarvis P.G. (2008): Stomatal conductance of forest species after long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentration: a synthesis. *New Phytol.*, 149 (2): 247–264.
- Meehl G.A., Tebaldi C. (2004): More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 305: 994–997.
- Mengel K., Kirkby E.A. (1987): Principles of Plant Nutrition. International Potash Institute, Bern.
- Meier I.C., Leuschner C. (2008a): Leaf size and leaf area index in *Fagus sylvatica* forests: competing effects of precipitation, temperature, and nitrogen availability. *Ecosystems*, 11 (5): 655–69.

- Meier I.C., Leuschner C. (2008b): Belowground drought response of European beech: fine root biomass and carbon partitioning in 14 mature stands across a precipitation gradient. *Glob.Chang. Biol.*, 14 (9): 2081–2095.
- Mitchell A.K., Hinckley T.M. (1993): Effects of foliar nitrogen concentration on photosynthesis and water use efficiency in Douglas-fir. *Tree Physiol.*, 12 (4): 403–410.
- Morison J.I.L. (1993): Responses of plants to CO<sub>2</sub> under water limited conditions. *Vegetatio*, 104-105 (1): 193–209.
- Mott K.A., Woodrow I.E. (1993): Effects of O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> on Nonsteady-State Photosynthesis' Further Evidence for Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase Limitation. *Plant Physiol.*, 102 (3): 859–866.
- Munne-Bosch S., Alegre L. (2000): Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery, and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants. *Planta*, 210 (6): 925–931.
- Nahm M., Matzarakis A., Rennenberg H., Geßler A. (2007): Seasonal courses of key parameters of nitrogen, carbon and water balance in European beech (*Fagus sylvatica* L.) grown on four different study sites along a European North–South climate gradient during the 2003 drought. *Trees*, 21 (1): 79–92.
- Nešković M., Konjević R., Čulafić Lj. (2003): Fiziologija biljaka. NNK-International, Beograd.
- Nikolaeva M.K., Maevskaya S.N., Shugaev A.G., Bukhov N.G. (2010): Effect of Drought on Chlorophyll Content and Antioxidant Enzyme Activities in Leaves of Three Wheat Cultivars Varying in Productivity. *Russ. J. Plant Physiol.*, 57 (1): 87–95.
- Nilsen E.T., Bao Y. (1990): The Influence of Water Stress on Stem and Leaf Photosynthesis in *Glycine max* and *Spartium junceum* (Leguminosae). *Am. J. Bot.*, 77 (8): 1007–1015.
- van Nieuwstadt M.G.L., Sheil D. (2005): Drought, fire and tree survival in a Borneo rain forest, East Kalimantan, Indonesia. *J. Ecol.*, 93 (1): 191–201.
- Nourtier M., Cailleret M., Yingge X., Chanzy A., Huc R., Davi H. (2012): Regulation of silver fir (*Abies alba* Mill.) transpiration during drought in relation to soil characteristics. *Ann. For. Sci.* DOI : 10.1007/s13595-012-0229-9.
- Ogaya R., Peñuelas J. (2003): Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environ. Exp. Bot.*, 50 (2):137–148.

- Oljača R., Krstić B., Pajević S. (2006): Fiziologija biljaka Univerzitet u Banja Luci, Šumarski Fakultet.
- Orlović S., Gakić Z., Pilipović A., Stojnić S., Drekić M., Stojanović D. (2014): Forest ecosystems in Serbia-monitoring and adaptation. Invited lecture. International Conference "Bioscience" Phuket, Septembar 29-30. Proceedings (u štampi).
- Osório J., Pereira J.S. (1994): Genotypic differences in water use efficiency and  $^{13}\text{C}$  discrimination in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiol.*, 14, 871–882.
- Pajević S. (1997): Genotipska specifičnost fotosintetičke aktivnosti listova pšenice tokom vegetacije. Doktorska disertacije. Novi Sad.
- Pajević S., Nataša N., Borišev M., Župinski M (2014): Osnovi fiziologije biljaka, praktikum za studente ekologije, Univerzitet u Novom Sada, PMF, Novi Sad.
- Peñuelas, J., Filella, I., Llusià, J., Siscart, D., Piñol, J. (1998): Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *J. Exp. Bot.*, 49 (319): 229–238.
- Peñuelas J., Boada M. (2003): A global change-induced biome shift in the Montseny mountains (NE Spain). *Glob. Change Biol.*, 9 (2):131–140.
- Peñuelas J., Ogaya R., Boada M., Jump A.S. (2007): Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). *Ecography*, 30 (6): 829–837.
- Peñuelas J., Canadell J.G., Ogaya R. (2011): Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecol. Biogeogr.*, 20 (4): 597–608.
- Peuke A.D., Schraml C. Hartung W., Rennenberg H. (2002): Identification of drought-sensitive beech ecotypes by physiological parameters, *New Phytol.*, 154 (2): 373–387.
- Pichler P., Oberhuber W. (2007): Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *For. Ecol. Manag.*, 242 (2–3): 688–699.
- Pilipović A., Orlović S., Galić Z., Stojnić S., Borišev M., Nikolić N. (2011): Rezultati merenja disanja zemljišta u dve različite zajednice bukve u toku vegetacionog perioda. *Topola*, 187/188: 65–75.
- Pilipović A., Orlović S., Stojnić S., Klačnja B. (2012): Soil respiration measurement in five different forest types in Serbia. Joint International Conference "Biological Reactions of Forests to Climate Change and Air Pollution" 18-27 May, 2012, Kaunas Lithuania. Abstracts book. 197.

- Pintro J.C., Taylor G.J. (2005): Calcium requirement in the background nutrient solution on growth of wheat plants using the relative addition rate technique. *J. Plant Nutr.*, 28: 551–565.
- Piovesan G., Biondi F., Di Filippo A., Alessandrini A., Maugeri M. (2008): Drought-driven growth reduction in old beech (*Fagus sylvatica*) forests of the central Apennines, Italy. *Glob. Change Biol.*, 14 (6):1265–1281.
- Poulos H.M., Goodale U.M. Berlyn G.P. (2007): Drought Response of Two Mexican Oak Species, *Quercus laceyi* and *Q. sideroxyla* (Fagaceae), in Relation to Elevational Position. *Am. J. Bot.*: 94 (5): 809–818.
- Raftoyannis Y., Radoglou K. (2002): Physiological responses of beech and sessile oak in a natural mixed stand during a dry summer. *Ann. Bot.*, 89 (6): 723–730.
- Rahbarian R., Khavari-Nejad R., Ganjeali A., Bagheri A., Najafi F. (2011): Drought Stress Effects on Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence and Water Relations in Tolerant and Susceptible Chickpea (*Cicer arietinum* L.). Genotypes. *Acta Biol. Cracov. Bot.*, 53(1): 47–56.
- Reis A.R., Favarin J.L. Malavolta E., Lavres J.J., Moraes M.F. (2009): Photosynthesis, Chlorophylls, and SPAD Readings in Coffee Leaves in Relation to Nitrogen Supply. *Commun. Soil Sci. Plant*, 40 (9-10): 1512–1528.
- Rodenkirchen H. (1998): Evidence for a nutritional disorder of *Oxalis acetosella* L. on acid forest soils. II Diagnostic field experiments and nutrient solution studies. *Plant Soil* 199 (1): 153–166.
- Roelfsema M.R., Hedrich R. (2005): In the light of stomatal opening: new insights into ‘the Watergate’. *New Phytol.*, 167 (3): 665–691.
- Romano N. (2014): Soil moisture at local scale: Measurements and simulations. *Journal of Hydrology*, 516 (2014): 6–20.
- Rose L., Leuschner C., Köckemann B., Buschmann H. (2009): Are marginal beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances a source for drought tolerant ecotypes? *Eur. J. Forest Res.*, 128 (4): 335–343.
- Rötzer T., Liao Y., Goergen K., Schüler G., Pretzsch H. (2013): Modelling the impact of climate change on the productivity and water-use efficiency of a central European beech forest. *Clim. Res.*, 58: 81–95.

- Ruiz L.D., Nogués B.D., Sáinz O.H., Schmitz M.F., Pineda F.D. (2012): Forest composition in Mediterranean mountains is projected to shift along the entire elevational gradient under climate change. *J. Biogeogr.*, 39 (1): 162–176.
- Sardans J., Peñuelas J. (2007): Drought changes phosphorus and potassium accumulation patterns in an evergreen Mediterranean forest. *Funct. Ecol.*, 21 (2): 191–201.
- Sardans J., Peñuelas J., Ogaya R. (2008): Drought's Impact on Ca, Fe, Mg, Mo and S Concentration and Accumulation Patterns in the Plants and Soil of a Mediterranean Evergreen *Quercus ilex* Forest. *Biogeochemistry*, 87 (1): 49–69.
- Saxe H., Cannell M.G.R., Johnsen Ø., Ryan M.G., Vourlitis, G. (2001): Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytol.*, 149 (3): 369–399.
- Schär C., Vidale P.L., Lüthi D., Frei C., Häberli C., Liniger M.A., Appenzeller C. (2004): The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 427: 332–336.
- Schieber B., Janík R., Snopková Z. (2013): Phenology of common beech (*Fagus sylvatica* L.) along the altitudinal gradient in Slovak Republic (Inner Western Carpathians). *Journal of Forest Science*, 59 (4): 176–184.
- Schlyter P., Stjernquist I., Barring L., Jönsson A.M., Nilsson C. (2006): Assessment of the impacts of climate change and weather extremes on boreal forests in northern Europe, focusing on Norway spruce. *Clim. Res.*, 31 (1): 75–84.
- Schroeder J.I., Hagiwara S. (1998): Repetitive increases in cytosolic  $Ca^{2+}$  of guard cells by abscisic acid activation of nonselective  $Ca^{2+}$  permeable channels. *PNAS*, 87 (23): 9305–9309.
- Schulze E.D., Ciais P., Luyssaert S., Schrumpf M., Janssens I.A., Thiruchittampalam B., Theloke J., Saurat M., Bringezu S., Lelieveld J., Lohila A., Rebmann C., Jung M., Bastviken D., Abril G., Grassi G., Leip A., Freibauer A., Kutsch W., Don A., Nieschulze J., Börner A., Gash J.H., Dolman A.J. (2010): The European carbon balance. Part 4: integration of carbon and other trace-gas fluxes. *Global Change Biol.*, 16 (5): 1451–1469.
- Seager R., Ting M., Held I., Kushnir Y., Lu J., Vecchi G., Huang H.-P., Harnik N., Leetmaa A., Lau N.C., Li C., Velez J., Naik N. (2007): Model projections of an imminent transition to a more arid climate in southwestern North America. *Science*, 316 (5828): 1181–1184.

- Semerci, A., Sanli, B.N., Sahin, O., Celik, O., Balkız, G.B., Ceylan, S., Argun, N. (2008): Examination of tree mortalities in semi-arid central Anatolian region of Turkey during last six-year period (2002–2007). Poster presentation at: International Conference “Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health: A Review of Science, Policies, and Practices”, Umea, Sweden.
- Shagguan Z.P., Shao M.A., Duckmans J. (1999): Interaction of osmotic adjustment and photosynthesis in winter wheat under soil drought. *J. Plant Physiol.*, 154 (5-6): 753–758.
- Sharkey T.D. (1984): Transpiration-induced changes in the photosynthetic capacity of leaves. *Planta*, 160 (2): 143–150.
- Shen H., Klein J.A., Zhao X., Tang Y. (2009): Leaf photosynthesis and simulated carbon budget of *Gentiana straminea* from a decade-long warming experiment. *J. Plant Ecol.*, 2 (4): 207–216.
- Silva E.C., Nogueira R.J.M.C., Vale F.H.A., Araújo F.P.D., Pimenta M.A. (2009): Stomatal changes induced by intermittent drought in four umbu tree genotypes. *Braz. J. Plant Physiol.*, 21 (1): 33–42.
- Sims D.A., Gamon J.A. (2002): Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sens. Environ.*, 81 (2–3): 337–354.
- Singh D.K., Sale P.W.G., Pallaghy C.K., McKenzie B.M. (2000): Phosphorus Concentrations in the Leaves of Defoliated White Clover Affect Abscisic Acid Formation and Transpiration in Drying Soil. *New Phytol.*, 146 (2): 249-259.
- Somogyi Z. (2007): A klíma, a klímaváltozás és a fanövekedés néhány összefüggéséről. In Mátyás Cs.- Víg P. (edit): *Erdő és klíma V.*, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron, 281–293.
- Stankov-Jovanović V., Ilić M., Marković M., Mitić V., Nikolić-Mandić S., Stojanović G. (2011). Wild fire impact on copper, zinc, lead and cadmium distribution in soil and relation with abundance in selected plants of Lamiaceae family from Vidlič Mountain (Serbia). *Chemosphere*, 84 (11): 1584–1591.
- Stanković Ž., Petrović M., Krstić B., Erić Ž. (2006): *Fiziologija biljaka*. Prirodno-matematički fakultet, Departman za biologiju i ekologiju, Novi Sad.
- Štřelcová K., Kurjak D., Leštianska A., Kovalčíková D., Ditmarová L., Škvarenina J, Ahmed Y.A.R. (2013): Differences in transpiration of Norway spruce drought stressed trees and trees well supplied with water. *Biologia*, 68 (6):1118–1122.



- Stojanović D.B., Kržič A., Matović B., Orlović S., Duputic A., Djurdjević V., Galić Z., Stojnić S. (2013): Prediction of the European beech (*Fagus sylvatica* L.) xeric limit using a regional climate model: An example from southeast Europe Agricultural and Forest Meteorology. 176: 94–103.
- Stojanović D. (2014): Uticaj klimatskih promena na vezivanje ugljenika, rast i biodiverzitet bukovih šuma u Srbiji, Univerzitet u Novom Sadu. Disertacija. 239.
- Szél T. (2010): A klímaváltozás erdészeti ökonómiai vonatkozásai. Doktori értekezés. Sopron.
- Taiz L., Zeiger E. (2002). Plant Physiology: Third edition. Sinauer Associates. Sunderland. MA. 690.
- Taiz L., Zeiger E. (2006): Plant Physiology, Sinauer Associates, I,c, Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Takagi S., Nagai R. (1992): Several aspects of current research into the role of calcium in plant physiology. Bot. Mag. Tokyo, 105 (4): 687–697.
- Tegel W., Seim A., Hakelberg D., Hoffmann S., Panev M., Westphal T., Büntgen U. (2014): A recent growth increase of European beech (*Fagus sylvatica* L.) at its Mediterranean distribution limit contradicts drought stress. Eur. J. Forest Res., 133 (1): 61–71.
- Teszlak P. (2008): A szárazságstressz ökofiziológiai hatásainak összehasonlító elemzésekülönböző borszőlőfajtáknál (*Vitis vinifera*L.), Doktori értekezés, Szent István Egyetem, Gödöllő.
- Thiec D.L., Dixon M., Garrec J.P. (1994): The effects of slightly elevated ozone concentrations and mild drought stress on the physiology and growth of Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst. and beech, *Fagus sylvatica* L., in open-top chambers. New Phytol., 128 (4): 671–678.
- Thiec D.L., Dixon M., Garrec J.P. (1995): Distribution and variations of potassium and calcium in different cross sections of *Picea abies* (L) Karst needles and *Fagus sylvatica* (L) leaves exposed to ozone and mild water stress. Ann.Sci.For., 52 (5): 411–422.
- Thomas D.S., Eamus D. (1999): The influence of predawn leaf potential on stomatal responses to atmospheric water content at constant  $C_i$  and on stem hydraulic conductance and foliar ABA concentrations. Journal of Experimental Botany, 50 (331): 243–251.

- Tissue D.T., Thomas R.B., Strain B.R. (1997): Atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment increases growth and photosynthesis of *Pinus taeda*: a 4 year experiment in the field. *Plant, Cell and Environment* .20 (9): 1123–1134.
- Tuba Z., Csintalan Zs. (2002): Bevezetés a növényélettanba I. Fotoszintézis, Légzés, Vízgazdálkodás.– Oktatási segédanyag, Gödöllő: Egyetemi Kiadó, 124.
- Tuzet A., Perrier A., Leuning R. (2003): A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant Cell Environ.*, 26 (7): 1097–1116.
- United Nations (1998): Kyoto Protocol to the United Nations Framework Convention on Climate Change.
- Uredba o zaštiti parka prirode „Stara Planina”, „Službeni glasnik RS”, br. 23/2009. (<http://www.srbijasume.rs/pdf/uredba.zastita.stara.planina.pdf>)
- Vidanović G. (1960): Vidlič – Zabrdje, contribute of recognition economic type of develop and disposition of production and trade of farms stagnant boundary limestone area (P. Vujević ed.), Serbian Academy of Sciences, Special editions of the Geographical Institute, Beograd, 15: 5.
- Vidaković, M. (1991): Conifers: morphology and variation. Croatia, Grafički Zavod Hrvatske.
- Wallin G., Karlsson P.E., Selldén G., Ottosson S., Medin E.L., Pleijel H., Skärby L. (2002): Impact of four years exposure to different levels of ozone, phosphorus and drought on chlorophyll, mineral nutrients, and stem volume of Norway spruce, *Picea abies*. *Physiol. Plant.*, 114 (2):192–206.
- Walther G.R., Post E., Convey P., Menze A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentin J.M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. (2002): Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389–395.
- Weber J.A., Gates D.M. (1990): Gas exchange in *Quercus rubra* (northern red oak) during a drought: analysis of relations among photosynthesis, transpiration, and leaf conductance. *Tree Physiol.*, 7 (1–2–3–4): 215–225.
- Wick L., Möhl A. (2006): The mid-Holocene extinction of silver fir (*Abies alba*) in the Southern Alps: a consequence of forest fires? Paleobotanical records and forest simulations. *Veget. Hist. Archaeobot.*, 15: 435–444.
- Wolf L. (1954): Mikroskopická technika. Optická i elektronová pro biologické účely, Státní zdravotnické nakladatelství, Praha, 656.

- Wong S.C., Cowan J.R., Farquhar G.D. (1979): Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature*, 282: 424–426.
- Woodward F.I., Lomas M.R. (2004): Vegetation dynamics – simulating responses to climate change. *Biol. Rev.*, 79 (3): 643–670.
- Zakon o nacionalnim parkovima, Zakon je objavljen u “Službenom glasniku RS”, br. 39/93 i 44/93
- Zakona o zaštiti prirode, Zakon je objavljen u „Službeni glasnik RS“ br. 36/2009, 88/2010
- Zavitkowski J., Ferrell W.K. (1968): Effect of Drought upon Rates of Photosynthesis, Respiration, and Transpiration of Seedlings of Two Ecotypes of Douglas-Fir. *Botanical Gazette*, 129 (4): 346–350.
- Zelitch I. (1961): Biochemical control of stomatal opening in leaves. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.*, 47 (9): 1423–1433.
- Zhang Y.P., Wang Z.M., Wu Y.C., Zhang X. (2006): Stomatal characteristics of different green organs in wheat under different irrigation regimes. *Acta Agron. Sin.*, 32 (1): 70–75.
- Zheng D., Freeman M., Bergh J., Røssberg I., Nilsen P. (2002): Production of *Picea abies* in South-east Norway in Response to Climate Change: A Case Study Using Process-based Model Simulation with Field Validation, *Scand. J. Forest Res.*, 17 (1): 35–46.
- Zhou L Yan P. (2012): Photosynthetic characteristics and variation of osmoregulatory solutes in two white clover (*Trifolium repens* L.) genotypes in response to drought and post-drought recovery. *AJCS*, 6 (12): 1696–1702.
- Xu D.Q., Shen Y.G. (2005): External and internal factors responsible for midday depression of photosynthesis. In *Handbook of Photosynthesis*, Ed. M. Pessarakli. Boca Raton, FL, USA: CRC Press. 287–294.
- Yang H.M., Wang G.X. (2001): Leaf stomatal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO<sub>2</sub> enrichment. *Chinese J. Plant Ecol.*, 25 (3): 312–316.
- Yao C., Moreshet S., Aloni B. (2001): Water relations and hydraulic control of stomatal behaviour in bell pepper plant in partial soil drying. *Plant Cell Environ.*, 24 (2): 227–235.

### Literatura sa interneta

[http://www.hidmet.gov.rs/podaci/download/RHMZSrbije\\_Godisnjak\\_2011.pdf](http://www.hidmet.gov.rs/podaci/download/RHMZSrbije_Godisnjak_2011.pdf) 11.07.2013

[http://www.hidmet.gov.rs/latin/meteorologija/klimatologija\\_temp\\_rezim.php](http://www.hidmet.gov.rs/latin/meteorologija/klimatologija_temp_rezim.php) 11.07.2013

[www.npkopaonik.com](http://www.npkopaonik.com) 15.07.2013

<http://www.tara-planina.com/tara.html> 15.07.2013

<http://www.climatecentral.org/news/co2-milestone-400-ppm-climate-17692> 25.07.14

## 9. BIOGRAFIJA



**Rita Horak** rođena je u Bačkoj Topoli. Osnovnu školu završila je u Staroj Moravici, dok srednju u Bačkoj Topoli. Studije biologije upisala je 2002. na Prirodno-matematičkom fakultetu, na Univerzitetu u Novom Sadu. Diplomirala je 2007. u roku, sa prosečnom ocenom 8,67 i stekla zvanje diplomirani biolog. Master studije završila je 2008. godine, sa prosečnom ocenom 10,00 na smeru Fiziologija biljaka. 2007. i 2008. radila je u osnovnoj i srednjoj školi, dok je od 2008. zaposlena na Univerzitetu u Novom Sadu na Učiteljskom fakultetu na mađarskom nastavnom jeziku u Subotici kao asistent predmeta biologija. Tokom svog obrazovanja bila je stipendista “Balassa Intézet” iz Republike Mađarske.

Učestvovala je u realizaciji pokrajinskog naučnog projekta.

Učestvovala je na većem broju međunarodnih i nacionalnih konferencija, kongresa, i simpozijuma. Koautor je dva fakultetska udžbenika, ima 22 objavljene naučne reference u koautorstvu, od toga dva rada u međunarodnim časopisima SCI liste.

Majka je jednog deteta.

27.01.2015

Rita Horak

**UNIVERZITET U NOVOM SADU**  
**PRIRODNO-MATEMATIČKI FAKULTET**

**KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA**

Redni broj:  
RBR  
Identifikacioni broj:  
IBR

Tip dokumentacije: Monografska dokumentacija  
TD

Tip zapisa: Tekstualni štampani materijal  
TZ

Vrsta rada: Doktorska disertacija  
VR

Autor: Msc Rita Horak  
AU  
Mentor: Prof. dr Slobodanka Pajević,  
MN Prof. dr Saša Orlović

Naslov rada: Fiziološke adaptacije bukve (*Fagus sylvatica* L.),  
NR smrče (*Picea abies* (L.) Karsten) i jele (*Abies alba* Mill.) na sezonsko variranje abiotičkih činilaca u četiri zaštićena planinska staništa Republike Srbije

Jezik publikacije: Srpski  
JP

Jezik izvoda: Srpski/Engleski  
JI

Zemlja publikovanja: Republika Srbija  
ZP

Uže geografsko područje: AP Vojvodina  
UGP

Godina: 2015  
GO

Izdavač: Autorski reprint  
IZ

Mesto i adresa:  
MA Novi Sad, Departman za biologiju i ekologiju,  
Prirodno-matematički fakultet,  
Trg Dositeja Obradovića 2

Fizički opis rada:  
FO Broj poglavlja: 9; strana: 217 lit.citata: 228 tabela:  
54; slika: 13; grafikona: 87 priloga: 0

Naučna oblast:  
NO Biologija

Naučna disciplina:  
ND Fiziologija biljaka

Predmetna odrednica/Ključne reči:  
PO fotosinteza, transpiracija, WUE, šume, bukva,  
smrča, jela, klimatski uslovi, vlažnost zemljišta,  
adaptacije

UDK U biblioteci Prirodno-matematičkog fakulteta u  
Čuva se: Novom, Sadu 21000 Novi Sad, Trg D.  
ČU Obradovića 3, Srbija

Važna napomena:  
VN Nema

Izvod:  
IZ Tokom tri vegetacione sezone mereni su fiziološki  
parametri: fotosinteza, transpiracija, efikasnost  
iskorištavanja vode (WUE), kao i parametri  
bioprodukcije na odabranim šumskim  
populacijama bukve (*Fagus sylvatica* L.), smrče  
(*Picea abies* (L.) Kartsen) i jele (*Abies alba* Mill.),  
čija su staništa na različitim nadmorskim visinama  
sa različitom dostupnošću vode u zemljištu.  
Određivana je i zavisnost između položaja šumske  
zajednice na padini planine (nadmorska visina i  
nagib) i fotosinteze, odnosno bioprodukcije  
biljaka. Cilj istraživanja je bio da se precizno  
definiše mogući dalji trend geografskog  
pomeranja staništa odabranih biljnih vrsta koji je u  
korelaciji sa morfo-fiziološkim adaptivnim  
odgovorom biljaka na promenu ekoloških uslova  
životne sredine. Fotosintetička aktivnost tokom  
vegetacione sezone bila je stabilna ili se  
povećavala pri optimalnoj vlažnosti zemljišta. Na  
lokalitetima Tara i Kopaonik količina  
atmosferskih padavina nije igrala određujuću  
ulogu u dinamici fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub>.

Vlažnost zemljišta je na ovim lokalitetima bila visoka i stabilna zbog dreniranja vode sa okolnih brda. Registrovane razlike u dinamici fotosinteze između ispitivanih vrsta povezane su sa različitim životnim ciklusom listopadnih i četinarskih vrsta i sa različitim fiziološkim adaptacionim strategijama na promene faktora spoljašnje sredine. Na dinamiku fotosintetičke asimilacije CO<sub>2</sub> signifikantno utiče prosečna temperatura vazduha pre i tokom merenja, prosečna osmonedeljna količina padavina pre merenja, količina padavina na dan merenja, kao i momentalna vlažnost zemljišta (MVZ). Rezultati istraživanja ukazuju da će dejstvo klimatskih promena biti više izraženo na šumskim populacijama koje se nalaze na vršnim, grebenskim lokalitetima većih nadmorskih visina, ili na padinama planina. Sušni periodi tokom vegetacione sezone, značajan su faktor pomeranja šuma planinskih lokaliteta. Bukove šume su dobro adaptirane na sušu i dobro podnose temperaturni stres, međutim, dugi periodi sa oskudnim padavinama izazivaju smanjenje asimilacije CO<sub>2</sub> što ograničava značaj šuma u ublažavanju klimatskih promena.

Datum prihvatanja teme od NN veća: 23.12.2013.  
DP

Datum odbrane:  
DO

Članovi komisije:  
KO

Predsednik: dr Milan Borišev, docent,  
Univerzitet u Novom Sadu,  
Prirodno-matematički fakultet

Član (Mentor): dr Slobodanka Pajević, redovni profesor  
Univerzitet u Novom Sadu,  
Prirodno-matematički fakultet

Član (Mentor): dr Saša Orlović, redovni profesor  
Univerzitet u Novom Sadu,  
Poljoprivredni fakultet, Institut za nizijsko



šumarstvo i životnu sredinu

Član:

dr Nataša Nikolić, vanredni profesor,  
Univerzitet u Novom Sadu,  
Prirodno-matematički fakultet

Član:

dr Andrej Pilipović  
Univerzitet u Novom Sadu,  
Institut za nizijsko šumarstvo i životnu sredinu

**UNIVERSITY OF NOVI SAD  
FACULTY OF SCIENCES**

**KEY WORDS DOCUMENTATION**

Accession number:

ANO

Identification number:

INO

Document type:

DT

Monograph type

Type of record:

TR

Printed text

Contents code:

CC

PhD Thesis

Author:

AU

Rita Horak

Menthor:

MN

Professor Slobodanka Pajević, PhD, University of  
Novi Sad, Faculty of Science

Professor Saša Orlović, PhD, University of Novi Sad,  
Faculty of Agriculture, Institute of Lowland Forestry  
and Environment

Title:

TI

Physiological adaptations of beech (*Fagus sylvatica*  
L.), spruce (*Picea abies* (L.) Karsten) and fir (*Abies*  
*alba* Mill.) on seasonal variation of abiotic factors in  
four protected mountain habitats in the Republic of  
Serbia.

Language of text:

LT

Serbian

Language of abstract:

LA

Serbian/English

Country of publication:

CP

Republic of Serbia

Locality of publication:

LP

AP Vojvodina

Publication year: 2015.  
PY

Publisher: Author's reprint  
PU

Publication place: Novi Sad, Department of Biology and Ecology,  
Faculty of Sciences, Trg Dositeja Obradovica 2  
PP

Physical description: Chapters: 8; Pages: 217, References:228; Tables: 54;  
PD Figures:13; Charts: 87

Scientific field: Biology  
SF

Scientific discipline: Plant Physiology  
SD

Subject/Key words: photosynthesis, transpiration, WUE, forests, beech,  
SKW spruce, fir, climatic conditions, soil humidity, adaptation

UC: Faculty of Science Library, 21000 Novi Sad, Trg D.  
Holding data: Obradovica 3, Serbia  
HD

Note: No  
N

Abstract: During three vegetation seasons, physiological  
AB parameters, such as photosynthesis, transpiration, water use efficiency (WUE), as well as the parameters of bioproduction of the beech (*Fagus sylvatica* L.), spruce (*Picea abies* (L.) Kartsen) and fir (*Abies alba* Mill.) forest populations have been investigated depending on different altitude mountain. The relationship between the photosynthesis (and bioproduction) of plants and the slope of the mountain is also specified according to ecological parameters (water regime and temperature. The aim of this research is to define physiological status of forest mountain ecosystems in relation to the ecological conditions and predict further trend of geographic shift of the habitats, which is in correlation with the plant morpho-physiological adaptation responses on

environmental changes. Photosynthetic activity during vegetation season was stable or increased in optimal level of soil moisture conditions. On the localities of Tara and Kopaonik the quantity of atmospheric precipitation did not play a determining role in the dynamics of photosynthetic assimilation of CO<sub>2</sub>. On these localities soil moisture was high and stable as a result of water running off from surrounding mountains. Detected differences in the dynamics of photosynthesis of the tested species are result of various lifecycles of deciduous and coniferous trees and various physiological adaptation strategies. The most influential effects on the dynamics of the photosynthesis of the beech, spruce and fir plants during the vegetation season were the following abiotic factors: average air temperature before measuring, temperature on the day of measuring, eight-week amount of average precipitation before measuring, amount of precipitation on the day of measuring and soil humidity. The analysis of the physiological parameters of the beech populations of various mountain altitudes show that even if beech is sensitive to draught it has the physiological potential to keep its vitality by efficient managing water. Effect of climatic changes will be more expressed in forests that can be found on high altitude mountain reefs and peaks. Beech forests tolerate temperature and drought stress, but long periods of poor precipitation cause the decrease of CO<sub>2</sub> assimilation which consequently decreases their importance in the global reduction of atmospheric CO<sub>2</sub>, i.e. limits their role in the moderation of climate change.

Accepted by the Scientific Board on:  
ASB

23 December 2013

Defended:  
DE

Thesis defend board:  
DB  
(Degree/name/surname/title/faculty)

President:

Professor Milan Borišev, PhD  
University of Novi Sad, Faculty of Science

Member (mentor): Professor Slobodanka Pajević, PhD  
University of Novi Sad, Faculty of Science

Member (mentor): Professor Saša Orlović, PhD  
University of Novi Sad, Faculty of Agriculture,  
Institute of Lowland Forestry and Environment

Member: Professor Nataša Nikolić, PhD  
University of Novi Sad, Faculty of Science

Member: Professor Andrej Pilipović, PhD  
University of Novi Sad, Institute of Lowland Forestry  
and Environment