



UNIVERZITET U NOVOM SADU
PRIRODNO MATEMATIČKI-FAKULTET
DEPARTMAN ZA BIOLOGIJU I EKOLOGIJU



MSc. Mirjana Topić

FIZIOLOŠKI ASPEKTI OTPORNOSTI HRASTA
LUŽNJAKA (*Quercus robur* L.), CERA (*Quercus cerris* L.) I
CRNE TOPOLE (*Populus nigra* L.) U USLOVIMA
VODNOG DEFICITA

-DOKTORSKA DISERTACIJA-

Novi Sad, 2015.

Najiskrenije se zahvaljujem prof. Dr. Nataši Nikolić, mentoru rada, na velikoj pomoći, podršci, interesovanju, veoma korisnim stručnim savetima, usmeravanju, uloženom vremenu, trudu i pokazanom razumevanju u svim fazama izrade disertacije.

Prof. Dr. Milanu Boriševu dugujem zahvalanost za veliku i nesebičnu podršku tokom izrade disertacije, za pomoć u izvođenju eksperimenata, kao i za dragocene savete pri korišćenju literature i pisanju radova.

Prof. Dr. Slobodanka Pajević omogućila mi je da doktorsku disertaciju realizujem na Katedri za fiziologiju biljaka PMF-a u Novom Sadu, i pružila mi je veliku pomoć pri uobličavanju konačnog izgleda rada, te joj se ovom prilikom izuzetno zahvaljujem.

Prof. Dr. Ivani Maksimović se najlepše zahvaljujem na pokazanoj velikoj profesionalnosti, brzini i pristupačnosti u rešavanju svih pitanja vezanih za izradu disertacije.

Biljni materijal korišćen u istraživanjima je dobijen iz Instituta za nizijsko šumarstvo i životnu sredinu u Novom Sadu, a za njegovo korišćenje i odabir veliku zahvalnost dugujem Dr. Srđanu Stojniću, naučnom saradniku. Takođe mu se ovom prilikom zahvaljujem na dobronamernim savetima i sugestijama koje mi je uputio kada je pročitao disertaciju.

Posebnu zahvalnost dugujem i ostalim članovima Laboratorije za fiziologiju biljaka na PMF-u u Novom Sadu: Sanji Muzikravić i Milanu Župunskom na pruženoj pomoći prilikom izvođenja eksperimenata, kao i Danijeli Arsenov, koja mi je pružila podršku u poslednjim fazama izrade disertacije.

Ovim putem se zahvaljujem i timu ljudi iz Laboratorije za anatomiju i morfologiju biljaka na PMF-u u Novom Sadu: prof. Dr. Jadranki Luković, prof. Dr. Lani Zorić, Sanji Todorović i Dunji Karanović za pomoć u toku izrade eksperimentalnog dela doktorata, koji se odnosi na karakteristike stoma.

Veliku zahvalnost dugujem mojim najboljim drugaricama: Jeleni, Veri i Sanji za svu podršku i reči ohrabrenja tokom doktorskih studija, a naročito u periodu izrade disertacije. Takođe hvala svim mojim dragim prijateljima i užoj rodbini na razumevanju i podršci tokom proteklih nekoliko godina, kada je moje „učenje“ oduzimalo vreme posvećeno njima.

Najveću zahvalnost dugujem svojim roditeljima koji su uvek verovali u mene i pružali mi nesebičnu podršku, ljubav i razumevanje. Takođe, moju zahvalnost iz sveg srca upućujem Milici, Danilu i Bošku čije razumevanje, beskrajna tolerancija i velika podrška mi je pomogla onda kad mi se činilo da su prepreke nesavladive.

Autor

SADRŽAJ

1. UVOD.....	5
2. PREGLED LITERATURE.....	7
2.1. Vodni deficit – uzroci i posledice	7
2.2. Uticaj vodnog deficita na rastenje, morfološke i fiziološke osobine biljaka	9
2.2.1. Suša kao inhibitorni činilac rastenja biljaka	9
2.2.2. Uticaj suše na razmenu gasova - suša kao signal za zatvaranje stoma	11
2.2.3. Uticaj suše na intenzitet fotosinteze.....	15
2.2.4. Uticaj suše na koncentraciju fotosintetičkih pigmenata.....	19
2.2.5. Uticaj suše na proces transpiracije.....	21
2.2.6. Uticaj suše na efikasnost korišćenja vode (Water Use Efficiency, WUE)	23
2.2.7. Osmotsko prilagođavanje u uslovima suše	24
2.2.8. Oksidativni stres. Reaktivna jedinjenja kiseonika (ROS) i sistem antioksidantne zaštite u uslovima suše.....	26
2.3. Adaptacija biljaka na sušu	29
2.4. Sistematika vrsta korišćenih u ovom radu	31
2.4.1. Rod <i>Quercus</i> – Hrastovi.....	31
2.4.2. Rod <i>Populus</i> – Topole	35
2.5. Prilagođenost hrastova i topola na uslove suše.....	37
3. CILJ ISTRAŽIVANJA	40
4. MATERIJAL I METODE RADA	41
4.1. Biljni materijal	41
4.2. Eksperimentalni uslovi.....	43
4.2.1. Prvi eksperiment	45
4.2.2. Drugi eksperiment.....	45
4.3. Morfo-anatomska istraživanja	46
4.3.1. Morfometrijski parametri.....	46
4.3.2. Karakteristike stoma	47
4.4. Fiziološka istraživanja	49
4.4.1. Parametri razmene gasova	49
4.4.2. Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos	52
4.4.3. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata	53
4.5. Biohemijska istraživanja	54
4.5.1. Sadržaj prolina	54
4.5.2. Aktivnost nitrat-reduktaze (ANR)	55
4.5.3. Sadržaj malondialdehida (MDA).....	55
4.5.4. Sadržaj rastvorljivih proteina	56

4.5.5. Aktivnost gvajakol peroksidaze (GPX)	56
4.6. Statistička obrada podataka.....	57
5. REZULTATI ISTRAŽIVANJA	58
5.1. Prvi eksperiment	58
5.1.1. Morfometrijski parametri.....	58
5.1.2. Parametri razmene gasova	61
5.1.3. Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos	73
5.1.4. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata	74
5.1.5. Sadržaj prolina	75
5.1.6. Aktivnost nitrat-reduktaze (ANR)	76
5.1.7. Sadržaj malondialdehida (MDA).....	77
5.1.8. Sadržaj rastvorljivih proteina	77
5.1.9. Aktivnost gvajakol peroksidaze (GPX)	79
5.1.10. Korelacije.....	80
5.2. Drugi eksperiment.....	82
5.2.1. Morfometrijski parametri.....	82
5.2.2. Karakteristike stoma	87
5.2.3. Parametri razmene gasova	89
5.2.4. Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos	97
5.2.5. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata	98
5.2.6. Sadržaj prolina	100
5.2.7. Aktivnost nitrat-reduktaze (ANR)	101
5.2.8. Korelacije.....	103
6. DISKUSIJA	107
6.1. Uticaj vodnog deficita na morfo-anatomske karakteristike	107
6.2. Uticaj vodnog deficita na parametre razmene gasova	114
6.3. Uticaj vodnog deficita na aktivnost PSII i koncentraciju fotosintetičkih pigmenata..	128
6.4. Uticaj vodnog deficita na biohemijske parametre	134
7. ZAKLJUČAK.....	143
8. LITERATURA	148

1. UVOD

Suša je abiotički činilac koji utiče na sve žive organizme. Javlja se kada su vlažnost zemljišta i vazduha niski, a temperatura vazduha visoka. Iako je voda najzastupljenije jedinjenje na Zemlji, njena dostupnost u najvećoj meri ograničava produktivnost biljaka, u odnosu na druge abiotičke činioce (Lambers et al., 2008). Nedostatak vode u zemljištu dovodi do narušavanja prirodnog evaporativnog ciklusa između Zemlje i atmosfere, a samim tim utiče na količinu padavina (Akıncı i Lösel, 2012). Aktuelne klimatske promene manifestuju se povećanjem prosečnih godišnjih temperatura vazduha i koncentracije CO₂ u atmosferi, topljenjem leda na polovima Zemlje, porastom nivoa mora i okeana, i promenama količine i rasporeda padavina na globalnom nivou (Bhargava i Sawant, 2013). Navedene promene, nastale delom kao posledica i ljudskih aktivnosti koje menjaju sastav atmosfere, doprinose pojavi ekstremnih događaja kao što su poplave, suše i požari.

Korišćenje šuma u borbi protiv klimatskih promena podrazumeva zaštitu od neracionalne seče, pošumljavanje i obnovu obešumljenih površina. Pošumljavanje može dovesti do vezivanja velikih količina ugljenika iz atmosfere za relativno kratko vreme, što značajno umanjuje efekat staklene bašte i doprinosi ublažavanju klimatskih promena (Medarević et al., 2007). Produktivnost šumskih ekosistema u uslovima neadekvatnog snabdevanja biljaka vodom povezana je sa regulacijom vodnog režima biljaka i uticajem suše na rastenje i fiziološke procese biljaka (Lambers et al., 2008).

Dugoročne meteorološke prognoze ukazuju na porast učestalosti sušnih perioda u Srbiji, odnosno na području čitave jugoistočne Evrope u bliskoj budućnosti. Suša se smatra abiotičkim činiocem koji u najvećoj meri ugrožava prinose i ograničava rasprostiranje biljnih vrsta širom sveta. Imajući u vidu da suša menja fizičke osobine staništa na kojima biljke rastu i utiče na fiziološke procese biljaka, opravdano je interesovanje naučnika za proučavanje uticaja nedostatka vode na produkciju biomase i fiziološke procese biljaka. Takođe, velika pažnja posvećuje se mehanizmima koji povećavaju otpornost i opstanak biljaka u uslovima ograničenog snabdevanja biljaka vodom. Jedan od ciljeva ovakvih istraživanja jeste identifikacija genotipova koji su otporni na nedostatak vode.

U ovom radu, analiziran je uticaj suše na fiziološke osobine klonova crne topole, populacija hrasta lužnjaka i cera, kao i mogućnost oporavka biljaka nakon ponovnog uspostavljanja optimalnog snabdevanja vodom. U eksperimentima su simulirani uslovi dugotrajne suše, i uslovi suše praćeni padavinama nakon određenog vremenskog perioda.

Rezultati dobijeni u ovom radu trebalo bi da ukažu na potencijal ispitivanih genotipova za gajenje u uslovima vodnog deficita i mogućnost oporavka nakon ponovnog uspostavljanja optimalnog snabdevanja vodom, čime se dobijaju pouzdane smernice za odabir genotipova pogodnih za efikasno pošumljavanje, u skladu sa aktuelnim promenama klime.

2. PREGLED LITERATURE

2.1. Vodni deficit – uzroci i posledice

Vodni stres može nastati zbog prekomernog snabdevanja biljaka vodom ili vodnog deficita. Taiz i Zeiger (2002) definišu vodni deficit kao količinu vode u biljnom tkivu ili ćeliji koja je manja od sadržaja vode pri stanju najveće hidratacije. Stres izazvan vodnim deficitom (suša) definiše se kao odsustvo adekvatne količine vode neophodne za normalno rastenje biljaka i završavanje njihovog životnog ciklusa (Zhu, 2002).

U prirodnoj sredini biljke su često izložene stresnim činiocima kao što su suša, niske temperature, prisustvo soli i teških metala u podlozi, poplave, toplota i dr. (Jaleel et al., 2009). Od svih navedenih činilaca, suša je jedan od najštetnijih za rastenje biljaka i njihovu produktivnost (Shao et al., 2008a). Na globalnom nivou, suša ozbiljno ograničava ukupnu produkciju i kvalitet prinosa, i utiče na prirodno rasprostriranje drvenastih biljaka (Shao et al., 2008a; Yang et al., 2010). U današnje vreme, uticaj suše na biljke je predmet brojnih istraživanja (Shao et al., 2008a).

Biljke su izložene vodnom deficitu kada količina vode odate u procesu transpiracije postane veća od količine vode koja se usvaja iz zemljišta. Posledica ovakvog, negativnog vodnog režima jeste smanjenje turgorovog pritiska u ćelijama, smanjenje ćelijskog volumena i povećanje koncentracije rastvorenih materija u ćelijama (Lawlor i Cornic, 2002). Kao mera za intenzitet suše uzima se smanjenje vodnog potencijala ćelije i obično se razikuju blaga, srednja i jaka suša (Stanković et al., 2006). Stoga, sušu mnogi autori opisuju i kao stanje u kojem su vodni potencijal biljke i turgorov pritisak redukovani u meri u kojoj je onemogućeno normalno funkcionisanje biljke (Hsiao, 1973; Babu i Rao, 1983; Anjuthakur et al., 1998; Amdt et al., 2001; Chaves et al., 2002, 2003; Jaleel et al., 2006; Hu et al., 2006).

Suša se smatra „višedimenzionalnim stresom“ jer se u prirodi javlja istovremeno sa drugim nepovoljnim činiocima (npr. sa visokom temperaturom, povećanim salinitetom zemljišta, itd.), i iz razloga što se njen uticaj na biljku može sagledati na nivou cele biljke, ćelijskom i molekularnom nivou (Blum, 1996; Yordanov et al., 2000; Chaves et al., 2003; Akinci i Lösel, 2012).

Reakcije biljaka na sušu su višestruke i međusobno povezane. One zavise od vrste i genotipa biljke, dužine trajanja i jačine suše, starosti i stepena razvića biljke (Holtman et al.,

1994; Bray, 1997; Chaves et al., 2002, 2003; Jaleel et al., 2007; Jayakumar et al., 2007). Navedene promene mogu da se ispolje u vidu kratkoročnih promena, aklimatizacije na dostupnost određene količine vode u zemljištu ili u vidu adaptacija na uslove suše (Kozłowski et al., 1991; Schulze, 1991; Pugnaire et al., 1999). Povezane reakcije biljaka izazvane sušom sumirane su u Tabeli 1.

Tabela 1. Reakcije biljaka na sušu (Reddy et al., 2004; Shao et al., 2007)

SUŠA		
Fiziološke reakcije	Biohemijske reakcije	Molekularne reakcije
Prepoznavanje signala iz korena	Prolazno smanjenje fotohemijske efikasnosti	Ekspresija gena pod dejstvom stresnih uslova
Gubitak turgora i osmotsko prilagođavanje	Smanjena efikasnost enzima Rubisco	Povećana ekspresija gena za biosintezu ABA
Smanjen vodni potencijal lista (Ψ)	Akumulacija metabolita stresa kao što su MDHA, glutation, prolin, glicin betain, poliamini i α -tokoferol	Ekspresija gena pod dejstvom ABA
Smanjena provodljivost stoma za CO ₂	Povećana aktivnost antioksidantnih enzima kao što su: SOD, CAT, APX, POD, GR i MDHR	Sinteza specifičnih proteina kao što su LEA, DSP, dehidrini
Smanjena intercelularna koncentracija CO ₂	Smanjena akumulacija ROS	Tolerancija na sušu
Smanjen intenzitet fotosinteze		
Redukcija rastinja		

* MDHA- monodehidroaskorbat; SOD-superoksid dismutaza; CAT-katalaza; APX- askorbat peroksidaza; POD-peroksidaza; GR-glutation reduktaza; MDHR-monodehidroaskorbat reduktaza; ROS- reaktivna jedinjenja kiseonika; ABA- abscisinska kiselina; LEA-Late Embryogenesis Abundant proteins; DSP-dezmoplakin.

Kratkoročne promene se obično javljaju u vremenskom intervalu od nekoliko sekundi do nekoliko dana od nastupanja stresa i uglavnom se odnose na fiziološke reakcije biljaka koje su povezane sa stomatalnom regulacijom (npr. zatvaranje stoma kao prvi odgovor biljaka na sušu). Aklimatizacija se dešava u roku od nekoliko dana do nekoliko nedelja od početka suše i ogleda se u promenama u aktivnosti ili sintezi enzima, akumulaciji novih metabolita i drugim biohemijskim promenama koje iniciraju efekate uočljive i na drugim nivoima organizacije biljaka. Adaptacija na uslove suše predstavlja evolutivni odgovor biljaka na nedostatak vode i rezultat je genetičkih promena u populacijama kroz generacije

(Lambers et al., 2008). Dakle, ako se tolerancija biljaka na stres povećala kao rezultat izlaganja ranijem stresu, smara se da je biljka aklimatizovana na stres, dok se adaptacija odnosi na genetički određen nivo otpornosti biljke (Taiz i Zeiger, 2002).

U najvećoj meri su proučene adaptacije biljaka na sušu koje se odnose na strukturne promene biljaka (Li, 2000; Li et al., 2000; Yin et al., 2005, 2005a), zatvaranje stoma (Cornic, 2000; Yin et al., 2004, 2006), osmotsko prilagođavanje (Li, 1998; Sánchez et al., 2004) i antioksidantnu zaštitu (Guerrier et al., 2000).

2.2. Uticaj vodnog deficita na rastenje, morfološke i fiziološke osobine biljaka

Kod biljaka izloženih suši, procesi koji se najranije aktiviraju usled gubitka vode u izdanku ili korenu su zatvaranje stoma i inhibicija rasteња (Boyer, 1970; Hsiao, 1973; Schulze, 1986a; Chaves, 1991). Uloga pomenutih procesa je zaštitna, u cilju sprečavanja prekomernog gubitka vode iz biljnog tkiva koji bi nakon određenog vremena mogao dovesti do dehidracije ćelija, pa čak i smrti biljke (Schulze, 1986a; Chaves, 1991).

2.2.1. Suša kao inhibitorni činilac rasteња biljaka

Pod rasteњem biljaka se obično podrazumeva ireverzibilno povećanje dimenzija i/ili mase biljaka ili pojedinih biljnih organa. Rasteње je rezultat nastanka novih ćelija deobom meristemskih ćelija i uvećanja njihovog volumena (Anjum et al., 2011). Kvantifikovanje parametara rasteња podrazumeva identifikaciju promena u veličini biljnih organa (njihova dužina, širina, prečnik, površina i drugo) i/ili biomasi cele biljke ili samo određenih delova (Smith et al., 2002).

Rasteње biljaka kontrolisano je različitim činiocima sredine, među kojima voda ima suštinsku ulogu. Ranija istraživanja potvrdila su da stalni ili privremeni nedostatak vode u zemljištu ometa rasteње i razviće biljaka, više nego bilo koji drugi činilac (Larcher, 1995; Ren et al., 2007a; Anjum et al., 2011; Din et al., 2011). Ograničen rast biljaka u uslovima suše je uglavnom uzrokavan promenom balansa ugljenika u biljci, koji zavisi od raspodele asimilata između pojedinih organa i ravnoteže između procesa fotosinteze i disanja (Flexas et al., 2006).

Rastenje ćelija smatra se jednim od najosetljivijih fizioloških procesa na vodni deficit. Da bi ćelije rasle, potrebno je da turgor poraste i poveća elastičnost ćelijskog zida. U uslovima suše, turgor ne dostiže maksimalnu moguću vrednost i ćelije ostaju male (Anjum et al., 2003a; Bhatt i Srinivasa Rao, 2005; Kusaka et al., 2005; Jaleel et al., 2007a; Karthikeyan et al., 2007; Shao et al., 2008; Anjum et al., 2011). Smanjen porast ćelija, nastao usled smanjenja turgorovog pritiska, ogleda se u usporenom porastu nadzemnog dela i korena biljke. Suša jačeg intenziteta dovodi do inhibicije ćelijske deobe, smanjene sinteze materija za izgradnju ćelijskog zida, smanjene sinteze proteina (što je posebno uočljivo kod organa koji brzo rastu), akumulacije rastvorenih supstanci, zatvaranja stoma i inhibicije procesa fotosinteze (Taiz i Zeiger, 2002; Stanković et al., 2006).

U uslovima suše, pojedini delovi biljaka rastu nejednakim intenzitetom. Rast izdanka je osetljiviji na nedostatak vode u zemljištu nego rast korena (Sharp i Davies, 1989). Inhibicija rasta izdanka može se dogoditi i pre smanjenja vodnog potencijala u nadzemnim delovima biljke (Saab i Sharp, 1989; Gowing et al., 1990). Ovakva opažanja dovela su do velikog interesovanja naučnika za regulatorne signale poreklom iz korena, kao što je abscisinska kiselina (ABA) (Davies i Zhang, 1991; Davies et al., 2000). Generalno, kada je dostupnost vode ograničena, odnos biomase korena i izdanka se povećava jer je koren manje osetljiv od izdanka na inhibiciju rastevanja usled niskih vodnih potencijala (Wu i Cosgrove, 2000). Za razliku od nadzemnog dela, u uslovima suše koren brže raste prodirući u dublje slojeve zemljišta, gde obično ima više vlage. Smanjivanje lisne površine i broja listova doprinosi smanjenju potrošnje asimilata u nadzemnom delu, tako da koren dobija više organskih supstanci i nastavlja da raste. Povećano rastenje korena usled suše bilo je uočeno kod suncokreta (Tahir et al., 2002) i *Catharanthus roseus* (Jaleel et al., 2008, 2008a), dok su Sacks et al. (1997) utvrdili da rast korena nije bio značajno inhibiran kod kukuruza tokom suše. Bolje rastenje korena je zaštitna funkcija biljaka u uslovima suše, koja pomaže preživljavanje biljaka u nepovoljnim uslovima (Nešković et al., 2003). Povećanje odnosa biomase korena i nadzemnog dela biljaka u uslovima suše omogućava biljkama, pored povećane apsorpcije vode, i održavanje nepromenjenog osmotskog pritiska. Povećanje pomenutog odnosa tokom suše je povezano i sa povećanom koncentracijom ABA u korenu i izdancima (Sharp i Le Noble, 2002; Manivannan et al., 2007a; Lisar et al., 2012).

Smanjenje visine biljke u uslovima suše može se pripisati smanjenom uvećanju ćelija i većoj starosti listova (Bhatt i Srinivasa Rao, 2005; Manivannan et al., 2007). Lei et al. (2006) su utvrdili značajno smanjenje rasta izdanka kod dve populacije *Populus przewalski*

tokom sušnih tretmana (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 50% i 25%) u odnosu na kontrolu (100%). Do sličnih zapažanja došli su i Khan et al. (2001), koji su zaključili da se visina kukuruza smanjila sa povećanjem intenziteta suše. Visina biljaka bila je smanjena i kod sadnica citrusa (do 25%) koje su bile izložene vodnom deficitu (Panneerselvam et al., 2007; Wu et al., 2008).

Rastenje listova je naročito osetljivo prema nedostatku vode i ogleda se u smanjenju lisne površine, što predstavlja rani odgovor biljaka na sušu. Ovakva reakcija biljaka rezultira smanjenjem intenziteta transpiracije, što doprinosi povećanju efikasnosti korišćenja vode (eng. Water Use Efficiency, WUE) (Xu i Zhou, 2005; Monclus et al., 2006; Aguirrezabal et al., 2006). Do smanjenja lisne površine dolazi usled smanjenja ekspanzije ćelija lista koja je uzrokovana smanjenjem turgora (Anjum et al., 2003a; Bhatt i Srinivasa Rao, 2005; Kusaka et al., 2005; Hussain et al., 2008; Shao et al., 2008). Eksperimentalni podaci beleže smanjenje lisne površine u uslovima suše kod mnogih biljnih vrsta, među kojima su topole (Wullschleger et al., 2005), soja (Zhang et al., 2004a), kukuruz (Khan et al., 2001) i mnoge druge (Farooq et al., 2009).

Ako je suša intenzivna i dugotrajna, mnoge biljke smanjuju broj listova, ili ih sasvim odbacuju (Nešković et al., 2003). Lei et al. (2007) su utvrdili da je suša značajno smanjila broj listova kod *P. przewalskii*, što je u skladu sa mnogim ranijim studijama (Zhang et al., 2004; Yin et al., 2004; Lei et al., 2006).

Biljke koje pokazuju neometano rastenje u uslovima kada je količina vode u podlozi ograničena smatraju se tolerantnim na sušu (Akıncı i Lösel, 2012).

2.2.2. Uticaj suše na razmenu gasova - suša kao signal za zatvaranje stoma

Razmena gasova kod vaskularnih biljaka odvija se prvenstveno kroz stome, koje kontrolišu usvajanje ugljen-dioksida (CO₂) tokom procesa fotosinteze i gubitak vode putem transpiracije. Stome su mali otvori u epidermisu, koje okružuje par specijalizovanih epidermalnih ćelija. Mogu se nalaziti samo na gornjem epidermisu liske (epistomatično), samo na donjem epidermisu (hipostomatično), ili amfistomatično (na donjem i gornjem epidermisu). Veličinu stominog otvora regulišu ćelije zatvaračice, te one mogu biti potpuno/delimično otvorene ili zatvorene (Fitter i Hay, 1978; Grant i Vatnick, 1998; Adedeji i Jewoola, 2008). Kod većine viših biljaka, stome su najbrojnije u epidermisu listova, dok su

u manjoj meri zastupljene u epidermisu ostalih nadzemnim delova biljke (Blatt, 2000; Raven et al., 2005).

Prvi odgovor gotovo svih biljaka na akutni nedostatak vode u podlozi je zatvaranje stoma, čime se sprečava prekomeran gubitak vode transpiracijom (MansWeld i Atkinson, 1990) i ulazak ugljen-dioksida (CO₂) u list. Stome reaguju i na druge promene u spoljašnjoj sredini kao što su koncentracija ugljen-dioksida, svetlost i temperatura. Pored toga, stome pokazuju i cirkadijalnu ritmičnost u pogledu njihovog otvaranja i zatvaranja (Raven et al., 2005). Mehanizam reakcije stoma nije jednostavno objasniti sa aspekta delovanja pojedinačnog stresnog činioca jer one svojim otvaranjem odnosno zatvaranjem mogu reagovati na više stresnih činilaca iz spoljašnje sredine. Na primer, zatvaranje stoma može se javiti usled suše ali i visoke temperature (Chaves et al., 2003).

Otvaranje i zatvaranje stoma postiže se promenom turgora u ćelijama zatvaračicama i promenom zapremine pomenutih ćelija (Schroeder et al., 2001). Zapremina ćelija zatvaračica i turgor u njima menjaju se u zavisnosti od kretanja osmotski aktivnih supstanci (npr. KCl i/ili druge K⁺ soli). Tok pomenutih neorganskih rastvorenih supstanci mora se odvijati preko plazma membrane jer razvijene ćelije zatvaračice nemaju funkcionalnih plazmodezmi (Wille i Lucas, 1984; Willmer i Fricker, 1996).

Prilikom otvaranja stoma, u ćelijama zatvaračicama se akumuliraju rastvorci (rastvorene supstance): joni kalijuma, anjoni i saharoza (MacRobbie, 1983; Raschke, 1979; Talboott i Zeiger, 1998). Akumulacija pomenutih supstanci (i posledično smanjenje vodnog potencijala ćelija zatvaračica) dovodi do osmotskog kretanja vode u ćelije zatvaračice čime turgor u njima postaje viši u odnosu na turgor susednih epidermalnih ćelija. Zatvaranje stoma je suprotan proces: sa smanjenjem koncentracije rastvorenih supstanci u ćelijama zatvaračicama (i rezultujućeg povećanja vodnog potencijala u njima) voda izlazi iz njih, a turgorov pritisak se smanjuje (Raven et al., 2005). Zatvaranje stoma postiže se izlaskom jona kalijuma i anjona iz ćelija zatvaračica i metabolizmom malata u osmotski neaktivni skrob (Schroeder et al., 2001). Zahvaljujući opisanom mehanizmu, turgor je održan ili izgubljen posredstvom pasivnog osmotskog kretanja vode iz ili u ćelije zatvaračice preko gradijenta vodnog potencijala koji je sam po sebi formiran aktivnim transportom rastvorenih supstanci (Raven et al., 2005).

Na mehanizam otvaranja i zatvaranja stoma mogu uticati i neke fiziološki aktivne materije, među kojima je najviše ispitana uloga biljnog hormona abscisinske kiseline (ABA) (Raven et al., 2005). Delovanje ovog hormona na mehanizam otvaranja i zatvaranja stoma

naročito se ispoljava u uslovima vodnog deficita. Literaturni podaci ukazuju da je ABA jedan od dominantnih signala (pored pH i hidrauličkog signala) uključenih u signaling na daljinu, na relaciji koren-izdanak u uslovima suše (Davies i Zang, 1991; Wilkinson, 1999; Ren et al., 2007; Schachtman i Goodger, 2008).

Naime, poznato je da stome reaguju na hemijske signale – prvenstveno biljne hormone i to abscisinsku kiselinu (ABA) koji se stvaraju u dehidriranom korenu, čak i kada vodni status lista nije pogođen nedostatkom vode u zemljištu (Growing et al., 1990; Davies i Zang, 1991). U prilog ovoj činjenici govore i brojni eksperimentalni podaci koji ukazuju da je reakcija stoma više povezana sa dostupnošću vode u zemljištu nego sa vodnim statusom lista. Iako je većina dokaza za ovaj vid reakcije stoma dobijena u kontrolisanim uslovima, na biljkama koje su rasle u veštačkim hranljivim sredinama (Davies i Zang, 1991; Jackson et al., 1995), eksperimenti sa biljkama koje su rasle u prirodnoj sredini kao što su kukuruz (Tardieu et al., 1991), vinova loza (Correia et al., 1995; Stoll et al., 2000) i detelina (Socias et al., 1997), takođe podržavaju ovu hipotezu.

U uslovima suše, ABA, kao hemijski signal komunikacije na daljinu, aktivira puteve za prenos signala u biljci podstičući zatvaranje stoma (Blackman i Davies, 1985; Kim et al., 2010). Sinteza pomenute kiseline se odvija u gotovo svim ćelijama koje sadrže plastide (Taiz i Zeiger, 2002). ABA može biti sintetisana u ćelijama korena, kao reakcija biljke na isušivanje tla, odakle ksilemom stiže do listova i podstiče zatvaranje stoma (Davies i Zhang, 1991). Ranije se smatralo da se biosinteza ABA odvija samo u korenu, ali novije studije su pokazale da se ABA takođe sintetiše i u ćelijama mezofila, provodnom tkivu i stomama (Arve et al., 2011). ABA koja je sintetisana u listovima može biti floemom transportovana do korena. U korenu, jedan deo ABA je deponovan u tkivo ili je metabolisan, dok drugi deo može biti smešten u sudove ksilema i ksilemskim sokom može biti ponovo transportovan do izdanaka (Davies et al., 2005). Povećani nivo ABA u listovima izaziva i reguliše zatvaranje stoma, dok povećani nivo ABA u korenu povećava hidrauličku provodljivost pojačavajući usvajanje vode i njen transport (Parent et al., 2009).

Kada sintetisana ABA stigne do ćelija zatvaračica, prema pojednostavljenom generalnom modelu njenog uticaja na pomenute ćelije, dešava se sledeće (Slika 1):

1. ABA se vezuje za svoje receptore na plazma membrani ćelija zatvaračica.
2. Vezivanje ABA izaziva formiranje reaktivnih jedinjenja kiseonika (ROS), što aktivira kalcijumove (Ca^{2+}) kanale na plazma membrani.

3. ABA povečava nivo ciklične ADP-riboze (cADPR) i inozitol 1,4,5- trifosfata (IP₃), što aktivira dodatne Ca²⁺ kanale na tonoplastu.

4. Dalji ulazak jona Ca²⁺ izaziva unutarćelijsko osciliranje njegovog nivoa i njegovo dalje oslobađanje iz vakuole.

5. Porast unutarćelijskog nivoa kalcijuma (Ca²⁺) blokira ulazne kalijumove (K⁺) kanale na plazma membrani.

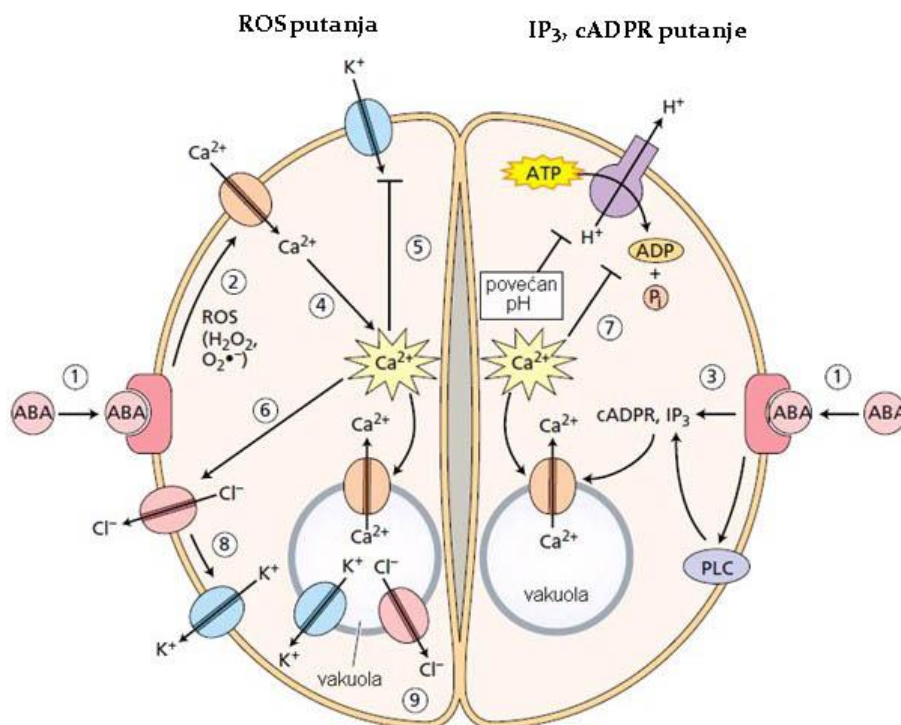
6. Povećanje unutarćelijskog nivoa kalcijuma (Ca²⁺) izaziva otvaranje hlorovih (Cl⁻) izlaznih (anjon) kanala na plazmalemi, uzrokujući depolarizaciju membrane.

7. Protonska pumpa plazma membrane je inhibirana povećanjem koncentracije kalcijuma (Ca²⁺) u citosolu usled delovanja ABA i povećanja unutarćelijskog pH, što dovodi do dalje depolarizacije membrane.

8. Depolarizacija membrane aktivira K⁺ izlazne kanale.

9. Da bi K⁺ joni i anjoni bili oslobođeni kroz plazma membranu, prvo se moraju osloboditi iz vakuole u citosol (Taiz i Zeiger, 2002).

Gubitak ovih rastvoraka u citosolu smanjuje osmotski potencijal , a time i turgor ćelija zatvaračica. Sve navedene reakcije na kraju dovode do zatvaranja stoma.



Slika 1. Pojednostavljen opšti model delovanja ABA na ćelije zatvaračice (R = receptor; ROS = reaktivna jedinjenja kiseonika; cADPR = ciklična ADP-riboza; G-protein = GTP-vezivni protein; PLC = fosfolipaza C) (Taiz i Zeiger, 2002)

Broj stoma i njihove dimenzije su osobine povezane sa genotipom biljke, i pod jakim su uticajem ekoloških činilaca areala rasprostranjenja (Jošt et al., 1972). Intenzitet svetlosti, koncentracija CO₂ i dostupnost vode predstavljaju činioce životne sredine koji mogu uticati na razvoj stoma, menjajući njihove dimenzije i broj (Knapp et al., 1994; Nautiyal et al., 1994; Dyki et al., 1998).

Promene veličine i broja stoma pri odgovoru na sušu variraju među biljnim vrstama i zavise od jačine vodnog deficita (Yang i Wang, 2001; Zhang et al., 2006). Larcher (1995) navodi da listovi koji se razvijaju u uslovima suše obično imaju sitnije i brojnije stome nego listovi koji se razvijaju u uslovima dobre snabdevenosti vodom. Usled vodnog deficita, veličina epidermalnih ćelija se smanjuje, dok se broj stoma po jedinici lisne površine povećava. Mnoge studije su pokazale da suša uzrokuje povećanje gustine stoma (McCree i Davis, 1974; Cutler et al., 1977; Kastori et al., 1995; Yang i Wang, 2001; Bosabalidis i Kofidis, 2002; Yang et al., 2004; Zhang et al., 2006) i smanjenje dimenzija stoma (Cutler et al., 1977; Quarrie i Jones, 1977; Spence et al., 1986; Bosabalidis i Kofidis, 2002; Changhai et al., 2010), što dovodi do poboljšanja prilagođenosti biljaka na sušu (Cutler et al., 1977; Spence et al., 1986; Martinez et al., 2007; Maes et al., 2009).

Međutim, u literaturi su prisutni i podaci koji upućuju na zaključak o smanjenju gustine stoma kod biljaka izloženih suši. Bañon et al. (2004) navode da mnoge kserofitne vrste, koje su najbolje prilagođene na sušne uslove, najčešće pokazuju malu gustinu stoma na listovima. Prema mišljenju Stenglein et al. (2004), idealna biljka, koja je otporna na sušu mogla bi imati listove sa manjom gustinom sitnijih stoma.

Koliko god oprečni rezultati u mnogim studijama bili, jedno je zajedničko: povećan difuzioni otpor stoma u uslovima stresa ukazuje na efikasnost genotipa da ekonomiče pri potrošnji vode (Jaleel et al., 2007, 2007b).

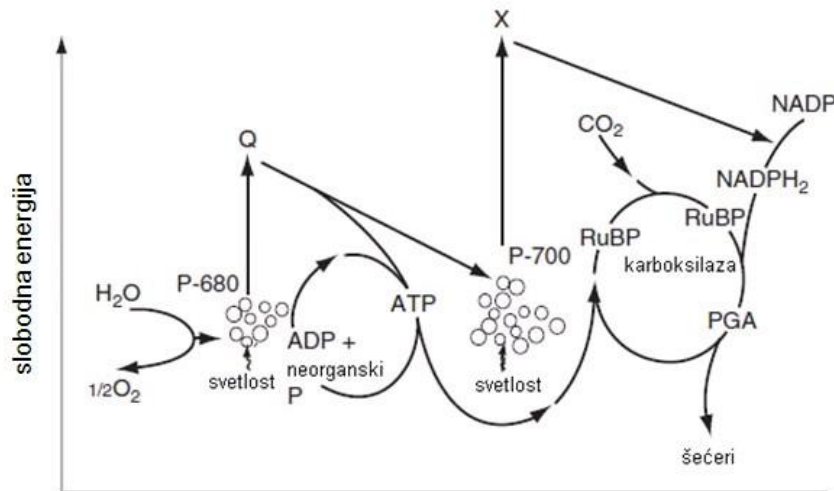
2.2.3. Uticaj suše na intenzitet fotosinteze

Fotosinteza predstavlja jedinstven i univerzalan bioenergetski proces u prirodi koji se odigrava u svim fotoautotrofnim organizmima. Ovaj proces obuhvata složen sistem reakcija koje uključuju apsorpciju svetlosti, konverziju energije, transfer elektrona, kao i enzimske puteve koji transformišu CO₂ i vodu u ugljene hidrate. Kod eukariota, biofizičke i biohemijske reakcije procesa fotosinteze odvijaju se u hloroplastima (Buchanan et al., 2002).

Fotosintezu karakterišu dve faze. Prva, svetlosna faza, odigrava se u tilakoidnim membranama hloroplasta, dok se tamna faza dešava u stromi hloroplasta. Primarni fotohemijski procesi u fotosintezi su svetlosne reakcije. One započinju kada fotosintetički pigmenti apsorbuju fotosintetički aktivnu radijaciju, podižući tako energetske nivo molekula hlorofila u svetlosno-sakupljačkom kompleksu (eng. Light Harvest Complex - LHC) u pobuđeno stanje. Molekuli pigmenata u ovom kompleksu usmeravaju prenošenje apsorbirane svetlosti na reakcione centre rezonantnim putem. Molekul hlorofila u reakcionom centru daje elektrone prenosiocima elektrona, koji se nadalje transportuju duž elektron transportnog lanca. Energija elektrona se koristi za stvaranje visoko energetskog jedinjenja – adenzin trifosfata (ATP) i redukovanog oblika nikotinamid-adenin dinukleotid-fosfata (NADPH) (Slika 2). U ovom procesu voda se razgrađuje da bi se obezbedio reaktivni vodonik, uz oslobađanje kiseonika (O_2). Iako na svetlosne reakcije ne utiče temperatura ili koncentracija CO_2 , transport elektrona od molekula hlorofila do ATP-a u velikoj meri zavisi od temperature.

Reakcije tamne faze fotosinteze ne zahtevaju prisustvo svetlosti ali koriste energiju ATP-a i NADPH, nastalih u svetloj fazi, da bi se redukovao CO_2 do ugljenih hidrata (CH_2O). Početni akceptor CO_2 je ribuloza-bifosfat (RuBP), a reakciju katalizuje enzim RuBP karboksilaza (Rubisco). Prvi produkt redukcije ugljenika kod većine biljaka umerenog klimatskog pojasa, računajući i većinu drvenastih biljaka je 3- fosfoglicerinska kiselina (3-PGA), molekul sa 3 ugljenikova atoma. Ovaj trifosfat se nakon toga redukuje uz pomoć ATP-a i NADPH u kompleksnom nizu uzastopnih reakcija poznatih pod nazivom Calvin-Bensonov ciklus, a potom dalje metaboliše do šećera. Supstrat za početnu reakciju karboksilacije, RuBP, se takođe regeneriše u Calvin-Bensonovom ciklusu. Ovi procesi zavise od intercelularne koncentracije CO_2 i od temperature (Landsberg i Sands, 2011).

Biljke kod kojih postoji opisani tip karboksilacije nazivaju se C_3 biljke. Međutim, postoje i biljke kod kojih primarni akceptor CO_2 nije RuBP već fosfoenol piruvat (PEP) koji uz pomoć enzima PEP karboksilaze vezuje CO_2 i gradi jedinjenje sa 4 C atoma – oksalacetat. Biljke koje imaju ovakav tip fiksacije pripadaju C_4 tipu biljaka. Treća grupa biljaka ima specifičan tip asimilacije CO_2 , poznat pod nazivom CAM (eng. Crassulacean Acid Metabolism). Inicijalna reakcija karboksilacije se kod njih dešava tokom noći kada su stome otvorene. CAM put asimilacije je rezultat prilagođavanja biljaka na ekstremne ekološke uslove, prvenstveno u pogledu temperature i vlažnosti.



Slika 2. Šematki prikaz osnovnih reakcija u procesu fotosinteze. Reakcioni centar PS II se ekscitira pod dejstvom apsorbirane svetlosne energije i predaje elektron supstanci Q. Nedostatak elektrona u reakcionom centru PS II se popunjava elektronima iz vode. Elektron prolazi od Q do PS-I, deo energije se koristi za stvaranje ATP-a iz ADP-a. Hlorofil iz PS-I obezbeđuje energiju za supstancu X koja redukuje NADP do NADPH₂. Ribuloza-bifosfat (RuBP) je inicijalni akceptor CO₂, reakcija je katalizovana enzimom RuBP karboksilazom. RuBP se obnavlja. Energija ATP se koristi u reakcijama u kojima se CO₂ redukuje do PGA, odnosno u šećere (Landsberg i Sands, 2011)

Mnogi stresni činioci iz životne sredine imaju direktan uticaj na fotosintetički aparat biljaka (Allen i Ort, 2001). Sposobnost aklimatizacije biljaka na različite uslove sredine je direktno ili indirektno povezana sa njihovom sposobnošću da se prilagode na nivou procesa fotosinteze, što zauzvrat utiče na biohemijske i fiziološke procese i posledično, na rastenje i prinos biljaka (Chandra, 2003).

Suša je jedan od najvažnijih ekoloških činilaca koji inhibira proces fotosinteze (Flexas et al., 2009; Pinheiro i Chaves, 2011). Do inhibicije dolazi usled naglog smanjenja ovodnjenosti asimilacionog tkiva (relativni sadržaj vode i vodni potencijal lista se smanjuju), hidroaktivnog zatvaranja stoma i usporenog usvajanja CO₂. Pri smanjenju sadržaja vode, smanjuje se i energetska vrednost fotosinteze. Suša ne utiče samo na intenzitet fotosinteze već i na preraspodelu produkata fotosinteze, što podrazumeva ubranu sintezu osmotski aktivnih materija (šećera, amino-kiselina, posebno prolina), naglo smanjenje sinteze visokomolekularnih jedinjenja, u prvom redu proteina, i usporavanje translokacije asimilata iz mesta njihove sinteze u centre njihove potrošnje ili nakupljanja (Stanković et al., 2006).

Uticaj suše na proces fotosinteze bio je predmet istraživanja i diskusije decenijama, naročito u pogledu uticaja činilaca koji je najviše ograničavaju (Massacci i Loreto, 2001; Galmés et al., 2007; Chaves et al., 2009; Flexas et al., 2009; Lawlor i Tezara, 2009; Pinheiro i

Chaves, 2011). S tim u vezi, u mnogim studijama se navodi da smanjenje fotosintetičke aktivnosti u uslovima suše može biti pripisano stomatalnim i nestomatalnim mehanizmima (Farquhar i Sharkey, 1982; Graan i Boyer, 1990; Ort et al., 1994; Ahmadi, 1998; Tezara et al., 1999; Del Blanco et al., 2000; Lawlor i Cornic, 2002; Chaves et al., 2003; Zlatev i Yordanov, 2004; Flexas et al., 2006; 2007; Ripley et al., 2007; Lawlor i Tezara, 2009). Stomatalni mehanizmi ograničavaju fotosintezu zatvaranjem stoma i smanjenim protokom CO₂ u tkivo mezofila (Chaves, 1991; Ort et al., 1994; Chaves et al., 2003; Flexas et al., 2004), a nestomatalni to čine smanjenjem metaboličkih aktivnosti (Farquhar et al., 1989a). Pomenute metaboličke aktivnosti se odnose na fotofosforilaciju (Meyer i Genty, 1998), regeneraciju ribuloze-1,5 bifosfata (RuBP) (Lawlor, 2002), aktivnost Rubisco (Medrano et al., 1997) i sintezu ATP (Tezara et al., 1999).

Čak i danas je predmet mnogih polemika koji od pomenutih mehanizama koji ograničavaju fotosintezu tokom suše ima dominantniju ulogu, što za rezultat ima postojanje velikog broja studija iz ove oblasti (Tezara et al., 1999; Cornic i Fresneau, 2002; Lawson et al., 2003; Flexas et al., 2004, 2006; Grassi i Magnani, 2005). Danas se većina istraživača slaže da su stomatalni mehanizmi odgovorni za pad intenziteta fotosinteze u uslovima blagog i umerenog stresa izazvanog vodnim deficitom (Saccardy et al., 1996; Grassi i Magnani, 2005; Gallé et al., 2007), a da se u uslovima jake suše to pripisuje nestomatalnim mehanizmima (Shangguan et al. 1999; Yordanov et al., 2003).

Kada nastupi suša, pod uticajem ABA stome se zatvaraju, dolazi do pada stomatalne provodljivosti (g_s) i intercelularne koncentracije CO₂ (c_i) što dovodi do inhibicije intenziteta fotosinteze (A) (Farquhar i Sharkey, 1982; Schulze, 1986). Ova inhibicija je povratna i fotosinteza može da se nastavi ako se stome otvore nakon prestanka delovanja stresa (Chaves et al., 2009). Smanjena provodljivost stoma smatra se primarnim uzrokom opadanja intenziteta fotosinteze kada nastupi suša (Cornic, 2000). Pad stomatalne provodljivosti zabeležen je kod različitih biljnih vrsta pod uticajem vodnog deficita (Xiao et al., 2009; Changhai et al., 2010; Guo et al., 2010; Sarker i Hara, 2011; Fan et al., 2013). U uslovima blagog stresa, smanjenje pomenutog parametra u manjoj meri, ima zaštitni efekat, dozvoljavajući biljci čuvanje vode, odnosno poboljšavajući njenu efikasnost korišćenja vode (Chaves et al., 2009). Brojni autori smatraju da provodljivost stoma određuje intenzitet fotosinteze čak i u uslovima jake suše (Cornic i Briantais, 1991; Quick et al., 1992; Cornic, 2000; Cornic i Fresneau, 2002; Flexas et al., 2004a).

U kasnijim fazama stresa, sa povećanjem jačine suše, kada provodljivost stoma padne ispod $0.1\text{--}0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, nestomatalni mehanizmi postaju dominantni (Flexas et al., 2004, 2006). Tada suša izaziva dehidraciju tkiva, dovodeći do metaboličkih oštećenja. Mnogi istraživači su u takvim uslovima uočili pad vrednosti intenziteta fotosinteze (A) i stomatalne provodljivosti (g_s), dok su vrednosti intercelularne koncentracije CO_2 (c_i) bile visoke (Farquhar i Sharkey, 1982; Kicheva et al., 1994; Siddique et al., 1999; Xiao et al., 2009; Changhai et al., 2010).

Međutim, neki podaci iz literature ukazuju da se kod pojedinih biljaka nestomatalna inhibicija procesa fotosinteze može javiti prva, izazivajući privremeno povećanje intercelularne koncentracije CO_2 (c_i), što takođe ima za rezultat zatvaranje stoma (Briggs et al., 1986). Kod nekih drvenastih vrsta, kao što su pojedine vrste hrastova (*Quercus alba* i *Quercus stellata*) i bora (*Pinus taeda*), zaključeno je da se inhibicija procesa fotosinteze tokom suše pripisuje i stomatalnim i nestomatalnim ograničenjima (Teskey et al., 1986; Ni i Pallardy, 1992).

Prema Chaves et al. (2003) oprečni literaturni rezultati u vezi sa dilemom koji mehanizmi (stomatalni ili nestomatalni) više doprinose inhibiciji procesa fotosinteze u uslovima suše, mogu se objasniti razlikama u stopi nametanja i težini stresa, razvojnim stadijumom biljke, odlikama biljne vrste koja se izučava, kao i uticajem drugih vrsta stresa.

2.2.4. Uticaj suše na koncentraciju fotosintetičkih pigmenata

Fotosintetički pigmenti su kompleksna organska jedinjenja koja apsorbuju svetlost i imaju nezamenljivu ulogu u životnim procesima biljaka. Tri osnovne grupe pigmenata su hlorofili, karotenoidi i fikobilini.

Hlorofili su zeleni pigmenti koji učestvuju u procesu fotosinteze i predstavljaju jednu od glavnih komponenti hloroplasta (Rahdari et al., 2012). Hlorofil a je glavni fotosintetički pigment svih fotosintetičkih eukariota i cijanobakterija i ima ulogu reakcionog centra. Ostali pigmenti smatraju se pomoćnim, apsorbuju nešto drugačije talasne dužine i imaju drugačiju ulogu u procesu fotosinteze. Molekuli hlorofila zajedno sa hidrofobnim proteinima predstavljaju sastavne komponente tilakoidnih membrana u hloroplastima (Raven et al., 2005; Oljača et al., 2006).

Karotenoidi su pigmenti crvene, narandžaste ili žute boje rastvorljivi u mastima. Kao i hlorofili, karotenoidi hloroplasta su povezani sa hidrofobnim proteinima i ugrađeni su u

membrane tilakoida. Dele se na dve grupe – karotene i ksantofile. Karotenoidi učestvuju u apsorpciji svetlosne energije različitih talasnih dužina, kao i drugi „antena“ pigmenti, ali se smatra da je njihova glavna uloga anti-oksidantna, jer sprečavaju oksidativno oštećenje molekula hlorofila koje bi moglo da nastane usled uticaja svetlosti jakog intenziteta (Taiz i Zeiger, 2002; Raven et al., 2005).

Treću grupu fotosintetičkih pigmenata čine fikobilini, pigmenti prisutni kod cijanobakterija i u hloroplastima crvenih algi. Za razliku od karotenoida, fikobilini su rastvorljivi u vodi (Raven et al., 2005).

Vodni deficit, pored drugih činilaca, može da dovede do smanjenja koncentracije hlorofila i karotenoida u biljnom tkivu (Havaux, 1998; Kiani et al., 2008) prvenstveno zbog produkcije reaktivnih jedinjenja kiseonika (ROS) u tilakoidima u takvim uslovima (Niyogi, 1999; Reddy et al., 2004). Stoga se redukovani sadržaj fotosintetičkih pigmenata u uslovima suše smatra tipičnim simptomom oksidativnog stresa i može biti rezultat fotooksidacije pigmenata i degradacije hlorofila (Anjum et al., 2011).

Smanjenje sadržaja hlorofila izazvano vodnim deficitom pripisuje se gubitku membrana hloroplasta, pojavi prekomernih ispupčenja na njima, deformisanju lamela, pojavi vezikula i lipidnih kapljica (Kaiser et al., 1981). Lisar et al. (2012) navode da vodni deficit inhibira sintezu hlorofila u četiri uzastopna stadijuma: 1) formiranje 5-aminolevulinikse kiseline (ALA); 2) kondenzacija dva molekula ALA u porfobilinogen, od koga nastaje primarni tetrapirrol, koji se transformiše u protohlorofilid; 3) svetlosno-zavisna konverzija protohlorofilida u hlorofilide; 4) sinteza hlorofila a i b, zajedno sa njihovim ugrađivanjem u pigmentno-proteinske komplekse fotosintetičkog aparata.

Smatra se da karotenoidi štite ćelijske strukture mnogih biljnih vrsta, bez obzira na vrstu stresa kojem je biljka izložena (Havaux, 1998; Wahid i Ghazanfar, 2006; Wahid, 2007). Oni imaju ulogu u uklanjanju reaktivnih jedinjenja kiseonika (ROS) (Davison et al., 2002; Verma i Mishra, 2005). Stoga smanjen sadržaj karotenoida u uslovima suše ukazuje na oksidativni stres uzrokovan vodnim deficitom, zbog povećane akumulacije ROS (Lei et al., 2006). Uklanjanjem singletnog kiseonika ($^1\text{O}_2$), koji nastaje interakcijom ekscitiranog (tripletnog) molekula hlorofila i O_2 , karotenoidi štite fotosintetički aparat od fotoinhibitornog oštećenja (Loggini et al., 1999). Pored direktne deaktivacije $^1\text{O}_2$, zaštitno dejstvo karotenoida može biti i indirektno, gašenjem pobuđenog tripletnog stanja hlorofila, čime se smanjuje mogućnost nastanka $^1\text{O}_2$ (Siefertmann-Harms, 1987; Foyer i Harbinson, 1994). Uzimajući u obzir napred navedeno, relativno visok nivo karotenoida kod pojedinih genotipova može se

smatrati merilom njihove tolerancije na vodni deficit (Chandrasekar et al., 2000). Ranija istraživanja su pokazala da vodni deficit ima negativan uticaj na fotosintetičke reakcione centre (gubitak hlorofila a), što može dovesti takođe i do smanjenja sadržaja karotenoida, koji su udruženi sa reakcionim centrima (Efeoğlu et al., 2009).

Negativan uticaj suše na koncentraciju fotosintetičkih pigmenata potvrđen je u velikom broju istraživanja (Majumdar et al., 1991; Guerfel et al., 2009). Lei et al. (2006) su utvrdili različit stepen smanjenja sadržaja hlorofila a, hlorofila b, ukupnog hlorofila i karotenoida kod topole (*Populus przewalskii*) u uslovima suše (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 50% i 25%) u odnosu na kontrolu (100%). Ovi autori su zaključili da je smanjenje sadržaja hlorofila bilo posledica povećane aktivnosti enzima za razgradnju hlorofila – hlorofilaze u uslovima suše, što je u skladu sa navodima Mihailović et al. (1997).

Niske koncentracije fotosintetičkih pigmenata mogu direktno ograničiti fotosintetički potencijal, a samim tim i primarnu produkciju (Anjum et al., 2011). Guo et al. (2010) su utvrdili smanjenje koncentracije hlorofila, a posledično i intenziteta fotosinteze kod tri klona topole *Populus deltoides* x *Populus nigra*. Klon koji je pokazao najveći sadržaj hlorofila, imao je i najveći intenzitet fotosinteze u uslovima suše, u poređenju sa ostala dva klona. Takođe, u uslovima suše, produkti fotosinteze se usporeno odvođe čime se blokira fotosintetski aparat.

Smanjenje sadržaja hlorofila tokom suše zavisi od njene jačine i trajanja (Kyparissis et al., 1995; Zhang i Kirkham, 1996). Međutim, oporavak nakon suše značajno povećava sadržaj hlorofila. Istraživanja Efeoğlu et al. (2009) i Yao et al. (2012) sprovedena na biljkama kukuruza i pšenice izloženih suši to potvrđuju.

2.2.5. Uticaj suše na proces transpiracije

Pod transpiracijom se podrazumeva odavanje vode u obliku vodene pare u atmosferu preko nadzemnih delova biljke. Najveću količinu vode biljke gube preko listova, stomatalnom transpiracijom.

Na transpiraciju utiču spoljašnji činioci (temperatura, intenzitet svetlosti, vetar, koncentracijski gradijent vodene pare između lista i vazduha, obezbeđenost zemljišta vodom i dr.) ali i mnoge osobine biljaka (lisna površina, ekspozicija lista, položaj stoma na listu, razvijenost provodnog sistema itd.) (Pallardy, 2008). Transpiracija se može odrediti kao

količina vode koja je isparila sa jedinice lisne površine u jedinici vremena ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Ovaj parametar naziva se intenzitet transpiracije.

Na intenzitet transpiracije najveći uticaj, kad su u pitanju spoljašnji činioci, ima temperatura. Porast temperature za 10°C udvostručava odavanje vode putem stoma. Međutim, pošto se odavanjem vode list hladi, njegova temperatura se nikad ne podiže brže od temperature okolnog vazduha. Stome se zatvaraju kada temperatura vazduha premaši 30°C do 35°C (Raven et al., 2005). Stoga, proces transpiracije predstavlja važnu komponentu temperaturne regulacije biljaka (Taiz i Zeiger, 2002). Lambers et al. (2008) ističu da je transpiracioni gubitak vode, a kao posredica toga i hlađenje lista, pre povezano sa otvaranjem stoma koje je potrebno da bi se održao proces fotosinteze nego sa mehanizmom koji kontroliše temperaturu lista.

Vlažnost vazduha je takođe važan činilac koji utiče na proces transpiracije. Naime, intenzitet transpiracije je proporcionalan razlici pritiska vodene pare, koja zavisi od koncentracijskog gradijenta vodene pare između lista i vazduha. Voda se mnogo sporije gubi ukoliko je okolna atmosfera već zasićena vodenom parom.

Strujanja vazduha takođe ima bitan uticaj na intenzitet transpiracije. Vetar uklanja vodenu paru sa površine listova, utičući na razliku u pritiscima pare duž lisne površine. Ponekad, kada je vlažnost vazduha veoma visoka, vetar može smanjiti intenzitet transpiracije hlađenjem lista, dok suvi povetarac može značajno povećati evaporaciju (Raven et al., 2005).

U brojnim istraživanjima je utvrđeno smanjenje intenziteta transpiracije u uslovima suše. Zatvaranje stoma se smatra glavnim uzrokom njenog opadanja u pomenutim okolnostima (Hsiao, 1973). Ono može biti povezano sa hemijskim signalima poreklom iz dehidriranih korena (Davies i Zhang, 1991), sa vodnim deficitom lista (Pierce i Raschke, 1980), ili sa oba navedena činioca (Tardieu i Davies, 1992).

Rezultat neposrednog uticaja suše na stomin aparat je smanjenje stomatalne provodljivosti, što ima za posledicu smanjen intenzitet transpiracije, u cilju očuvanja stabilnog vodnog režima biljke (Morison, 1993). Mnogi autori su registrovali značajno smanjenje vodnog potencijala i intenziteta transpiracije u uslovima suše, što je bilo praćeno smanjenom provodljivošću stoma (Miyashita et al., 2005; Fan et al., 2013).

2.2.6. Uticaj suše na efikasnost korišćenja vode (Water Use Efficiency, WUE)

Tokom evolucije, biljke su se razvojno i fiziološki prilagodile da smanje korišćenje vode tokom suše (Blum, 2005). Efikasnost korišćenja vode (WUE) predstavlja parametar koji ima važnu ulogu u oceni otpornosti biljaka prema suši. On se obično definiše kao odnos akumulacije suve materije prema potrošnji vode tokom sezone (Yin et al., 2005). Međutim, na nivou lista, on se može odrediti kao odnos intenziteta fotosinteze i transpiracije (tzv. trenutna efikasnost korišćenja vode) ili kao odnos intenziteta fotosinteze i stomatalne provodljivosti (tzv. unutrašnja efikasnost korišćenja vode) (Sinclair et al., 1984; Pietkiewicz et al., 2005).

Chaves et al. (2003) su zaključili da većina biljaka ima tendenciju povećanja efikasnosti korišćenja vode (WUE) u uslovima blage i umerene suše. Povećanje WUE sa nedostatkom vlage u zemljištu može biti rezultat povećanog intenziteta fotosinteze (i) ili smanjene stomatalne provodljivosti (Nash, 2009).

Podaci iz literature ukazuju da su visoke vrednosti parametra WUE u uslovima suše često u korelaciji sa visokom otpornošću genotipa na vodni deficit kao i da odražavaju povećanu sposobnost genotipa da uštedi vodu tokom suše. Ovo je bilo potvrđeno u istraživanjima izvedenim na hibridima topole (Monclus et al., 2009; Guo et al., 2010), vinovoj lozi (Escalona et al., 1999; Bota et al., 2001), jagodama (Klamkowski i Treder, 2008) i drugim biljnim vrstama.

Međutim, sa povećanjem jačine suše, dehidracija ćelija mezofila uzrokuje dalju inhibiciju procesa fotosinteze i WUE se obično smanjuje (Taiz i Zeiger, 2002). To potvrđuju i rezultati studije Liang et al. (2006) koji su zaključili da su se kod vrste *Populus simonii* intenzitet fotosinteze i WUE smanjivali sa povećanjem intenziteta suše.

Adaptacije drvenastih biljaka na sušu zavise od jačine vodnog deficita na prirodnom staništu. S tim u vezi, biljke razvijaju različite strategije korišćenja vode (Passioura, 1982; Zhang et al., 2004). Biljne vrste sušnih staništa, koje su tolerantne na vodni deficit, primenjuju „konzervativnu“ strategiju korišćenja vode, dok manje tolerantne vrste karakteriše „rasipnička“ strategija korišćenja vode. U uslovima suše, vrste koje koriste „konzervativnu“ strategiju značajno smanjuju stomatalnu provodljivost da bi izbegle smanjenje vodnog potencijala u izdancima. One dakle, smanjuju korišćenje vode u uslovima suše. S druge strane, biljke koje koriste „rasipničku“ strategiju, nastavljaju sa intenzivnim korišćenjem vode i u uslovima suše, zadržavaju visoku stomatalnu provodljivost, sve dok se sve rezerve

vode iz zemljišta ne iscrpe do kraja (Ludlow, 1989; Donovan et al., 2000; Cinnirella et al., 2002). Yin et al. (2005) su uočili postojanje pomenutih strategija kod *Populus cathayana* i *Populus przewalskii* koje su bile izložene sušnom tretmanu (poljski vodni kapacitet zemljišta 25%). Ovi autori navode da je *P. przewalskii* pokazala veću tolerantnost na sušu koristeći „konzervativnu“ strategiju korišćenja vode nego *P. cathayana*. Slična zapažanja izneli su i Zhang et al. (2005) kod tri ekotipa *Populus davidiana*.

2.2.7. Osmotsko prilagođavanje u uslovima suše

Mehanizam koji omogućava biljkama da se prilagode i opstanu u uslovima vodnog deficita regulišući njihov osmotski potencijal, i održavajući turgor biljnih ćelija pozitivnim, poznat je pod nazivom osmotsko prilagođavanje (osmoregulacija). Ovaj mehanizam ima osnovnu ulogu u aklimatizaciji biljaka na uslove suše (Lambers et al., 2008). Osmotsko prilagođavanje je rezultat akumulacije osmotski aktivnih supstanci u citoplazmi biljne ćelije, koje snižavaju osmotski potencijal citosola, i nazivaju se kompatibilni osmoliti. To je grupa hemijski različitih organskih supstanci male molekulske mase (šećeri, aminokiseline /prolin, glicinbetain/, alkoholi /npr. manitol/, idr.), koje ne inhibiraju metaboličke procese u ćeliji (Blum, 2011; Vahdati i Lotfi, 2013). Ćelijska dehidratacija je signal za akumulaciju pomenutih osmolita, a osmotsko prilagođavanje se generalno povećava sa smanjenjem vodnog potencijala lista (Blum, 2011).

Osmotsko prilagođavanje je postignuto pasivnim koncentrovanjem rastvora, procesom dehidratacije. Na ovaj način osmotski potencijal korena može da dostigne niže vrednosti od osmotskog potencijala zemljišta, čime se postiže kretanje vode iz zemljišta u biljku duž gradijenta koncentracije (Pugnaire et al., 1994; Kumar et al., 2003; Stanković et al., 2006).

Sinteza i akumulacija organskih osmolita je široko rasprostranjena u biljkama, mada njihova koncentracija varira od vrste do vrste (Yin et al., 2009). Takođe, stepen osmotskog prilagođavanja u uslovima suše varira među biljnim vrstama i može se koristiti kao jedan od kriterijuma za odabir vrsta koje su tolerantne na dehidrataciju (Morgan, 1984; Gebre et al., 1998; Chaves et al., 2003).

2.2.7.1. Sadržaj prolina

Amino-kiselina prolin se svrstava u grupu kompatibilnih osmolita i njena akumulacija se najčešće vezuje za osmoregulaciju biljnih tkiva u uslovima stresa (Delauney i Verma, 1993; Yin et al., 2005a). S obzirom da nedostatak vode u zemljištu dovodi do poremećaja vodnog režima biljaka, akumulacija prolina u biljkama se često uzima kao pokazatelj i za stres izazvan sušom (Yancey et al., 1982; Alexieva et al., 2001; Yang et al., 2005).

U brojnim studijama je utvrđena povećana akumulacija prolina u biljnom tkivu pod uticajem suše (Jaleel et al., 2007; Xiao et al., 2009; Geravandi et al., 2011). Lei et al. (2006) su uočili da je u poređenju sa kontrolom, suša jakog intenziteta (poljski vodni kapacitet zemljišta 25%) izazvala značajno povećanje sadržaja slobodnog prolina u listovima topole (*Populus przewalski*), što se smatra mehanizmom koji doprinosi osmotskom prilagođavanju ovih biljaka na sušu. Pomenuti autori su takođe utvrdili da nije bilo signifikante razlike u sadržaju prolina između umerenog vodnog deficita (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 50%) i kontrolnog tretmana (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 100%), što ukazuje da sadržaj prolina u listovima u velikoj meri zavisi od jačine suše. Efeoğlu et al. (2009) su zaključili da je dvanaestodnevna suša, kojoj su bile izložene biljke kukurza, dovela do smanjenja relativnog sadržaja vode (Relative Water Content, RWC), što je bilo praćeno povećanom sintezom i akumulacijom slobodnog prolina. Međutim, tokom šestodnevne faze oporavka, kako je nedostatak vode u biljnom tkivu bio sve manji, RWC se povećavao, a koncentracija prolina se smanjivala. Rontein et al. (2002) smanjenu akumulaciju prolina u uslovima dobre snabdevenosti biljke vodom tumače kao rezultat smanjenja aktivnosti enzima koji učestvuju u biosintezi prolina i aktiviranja enzima koji učestvuju u njegovoj razgradnji.

Visok nivo prolina u uslovima suše omogućava biljci da održava nizak vodni potencijal čime je omogućeno da dodatna količina vode bude usvojena iz spoljašnje sredine da bi se ublažio njen trenutni nedostatak (Kumar et al., 2003). Pored uloge u stabilizovanju osmotskih uslova, prolin je tokom suše uključen i u zaštitu proteina od degradacije, očuvanje strukture i aktivnosti enzima (Rajendrakumar et al., 1994; Samuel et al., 2000) kao i u zaštitu membrana od oštećenja koja mogu da nastanu usled uticaja reaktivnih jedinjenja kiseonika (ROS) (Kishor et al., 1995; Ain-Lhout et al., 2001).

Akumulacija prolina u uslovima stresa u mnogim biljnim vrstama može biti u korelaciji sa tolerancijom na stres. Koncentracija prolina pokazala se kao obično veća u biljkama tolerantnim na stres nego u onim osetljivim na njega (Anjum et al., 2011). Stoga,

mnogi autori sadržaj slobodnog prolina u listovima biljaka izloženih suši koriste kao indikator za procenjivanje tolerancije biljaka na sušu ili osetljivosti na nju (Yancey et al., 1982; Hare i Cress, 1997; Öztürk i Demir, 2002; Nayyar i Walia, 2003; Putnik-Delić et al., 2013).

2.2.8. Oksidativni stres. Reaktivna jedinjenja kiseonika (ROS) i sistem antioksidantne zaštite u uslovima suše

Reaktivna jedinjenja kiseonika (eng. Reactive Oxigen Species, ROS) predstavljaju grupu slobodnih radikala, reaktivnih molekula i jona koji su derivati kiseonika (O_2). Najčešća reaktivna kiseonična jedinjenja su slobodni radikali – superoksidni anjon ($O_2^{\cdot-}$) i hidroksilni radikal ($\cdot OH$), kao i neradikalni derivati kiseonika: singletni kiseonik (1O_2), vodonik peroksid (H_2O_2) i drugi (Sharma et al., 2012). Oni kontinuirano nastaju kao posledica aerobnog metabolizma u različitim ćelijskim organelama, naročito u hloroplastima, mitohondrijama i peroksisomima (Apel i Hirt, 2004; Sharma et al., 2012).

U zavisnosti od koncentracije ROS u biljnom tkivu, ova jedinjenja se mogu različito ponašati. Visoke koncentracije ROS uzrokuju oštećenja biomolekula dok u malim/umerenim koncentracijama, oni imaju ulogu sekundarnog glasnika u intraćelijskom signalingu (Sharma et al., 2012).

U uklanjanju ROS dominantnu ulogu ima antioksidantni sistem koga čine različiti enzimi i neenzimske komponente (Noctor i Foyer, 1998). Zahvaljujući ovom odbrambenom sistemu biljaka, štetan uticaj ROS na biljne ćelije se ne ispoljava, pod uslovom da postoji ravnoteža između njihovog stvaranja i uklanjanja (Gratao et al., 2005).

Međutim, ravnotežu između stvaranja i uklanjanja ROS mogu poremetiti različiti stresni činioci, među kojima je i suša. Tada nastupa oksidativni stres (Elstner, 1982; Jung, 2004). U takvim uslovima, suša podstiče naglo povećanje unutarćelijske koncentracije ROS. Kao posledica toga, dolazi do peroksidacije lipida, oksidacije proteina i amino-kiselina, i na kraju do oštećenja DNK i ćelijske smrti (Apel i Hirt, 2004; Foyer i Noctor, 2005; Hendry, 2005; Moller et al., 2007).

Uticaj suše na povećano stvaranje ROS u biljnom tkivu drvenastih vrsta, kao što su topole i hrastovi, bio je predmet mnogih istraživanja (Guerrier et al., 2000; Schwanz i Polle, 2001; Lei et al., 2006; Marron et al., 2006; Contran et al., 2013). Tsugane et al. (1999) su

zaključili da sposobnost genotipa da ukloni ROS i smanji njihov štetan uticaj može biti u korelaciji sa tolerancijom biljaka na sušu.

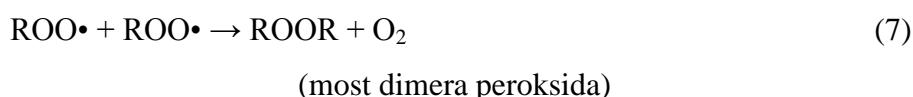
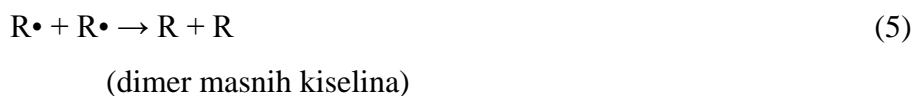
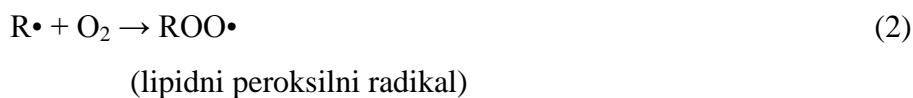
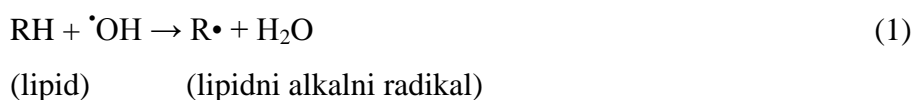
Lipidna peroksidacija ćelijskih membrana jedan je od najštetnijih procesa zapaženih tokom reakcije biljaka na sušu (Thankamani et al., 2003), jer dolazi do narušavanja njihove funkcionalnosti i selektivnosti pri transportu materija (Farooq et al., 2009; Rahdari i Hoseini, 2012). Prekursori za stvaranje produkata lipidne peroksidacije su polinezasićene masne kiseline, glavne komponente membranskih lipida. Mnogobrojne hemijske reakcije karakterišu lipidnu peroksidaciju kod biljaka (Slika 3, od 1-7). Početak ovog procesa mogu da podstaknu H_2O_2 i $O_2^{\cdot-}$. Lipidna peroksidacija započinje odvajanjem atoma vodonika od molekula prekursora u prisustvu $\cdot OH$ pri čemu nastaje organski radikal ($R\cdot$) i voda (Slika 3 (1)). U ovoj reakciji učestvuju kompleksi gvožđa (Fe) i bakra (Cu). U aerobnim uslovima, kiseonik vezuje lipidne radikale i stvara peroksilne radikale ($ROO\cdot$) (Slika 3(2)). Oni podstiču lančanu reakciju peroksidacije odvajanjem atoma vodonika od susednih organskih molekula formirajući druge organske radikale. Ova lančana reakcija je najštetnija od svih reakcija u kojima učestvuju ROS. Lipidni hidroperoksidi ($ROOH$) (Slika 3 (3)), nastali kao rezultat ove reakcije, mogu se u prisustvu jona Fe^{2+} razložiti na različite reaktivne vrste poput lipidnih alkoksilnih radikala ($RO\cdot$): epoksida, aldehida (na primer MDA) i alkohola (Slika 3 (4)). Međusobnom reakcijom nastalih radikala stvaraju se stabilni produkti koji dalje ne mogu nastaviti proces lančanih reakcija peroksidacije (Slika 3 (5-7)) (Antunović, 2013).

Malondialdehid (MDA) je jedan od krajnjih produkata lipidne peroksidacije koji se smatra pokazateljem oksidativnog oštećenja (Moller et al., 2007; Nair et al., 2008), a njegov sadržaj odražava stepen peroksidacije lipida membrane (Taulavuori et al., 2001). U ranijim istraživanjima ispitivan je uticaj suše na sadržaj MDA u različitim biljnim vrstama. Povećanje sadržaja MDA u biljnom tkivu kao reakcija na povećanje intenziteta suše opisano je kod masline (Sofa et al., 2004), suncokreta (Bailly et al., 1996), kafe (Queiroz et al., 1998), graška (Moran et al., 1994) i topole (*Populus przewalskii*) (Lei et al., 2007).

Xiao et al. (2009) su utvrdili da je četrdesetpetodnevni sušni tretman (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 25%) doveo do značajnog povećanja sadržaja MDA kod dve ispitivane populacije *Populus cathayana* u odnosu na kontrolu (poljski vodni kapacitet zemljišta 100%). Ovi autori su zaključili da je populacija suvog klimata pokazala niži sadržaj MDA nego populacija vlažnog klimata, što ukazuje da populacija suvog klimata ima sposobnost efikasnije kontrole prekomerne produkcije ROS, u odnosu na populaciju vlažnog klimata. U studiji Yao et al. (2012), niži sadržaj MDA nakon zalivanja, u poređenju sa

sušnim tretmanom, značio je niži stepen oštećenja membrane kod ispitivanih genotipova pšenice.

Sposobnost da se izbegne ili umanji oštećenje membrana tokom procesa dehidracije je od ključnog značaja za održavanje njihovog integriteta (Xiao et al., 2009). Podaci iz literature ukazuju da genotipovi koji su pokazali povećanje sadržaja MDA u manjoj meri u uslovima suše, poseduju bolju prilagođenost i veću tolerantnost prema vodnom deficitu (Yang i Miao, 2010).



Slika 3. Prikaz reakcija koje se dešavaju prilikom lipidne peroksidacije kod biljaka (Antunović, 2013)

Da bi se zaštitile od štetnog delovanja ROS u uslovima suše, odnosno od oksidativnog oštećenja koje se tada javlja, biljke su tokom evolucije razvile antioksidantne mehanizme kojima pomenuta oštećenja ublažavaju. Komponente antioksidantnog sistema dele se na enzimске i neenzimске antioksidante (Prochazkova et al., 2001; Apel i Hirt, 2004; Yin et al., 2009).

Enzimski antioksidanti obuhvataju superoksid dismutazu (SOD), katalazu (CAT), peroksidazu (POD), askorbat peroksidazu (APX), gvajakol peroksidazu (GPX), polienol oksidazu (PPO), glutation reduktazu (GR) i druge (Apel i Hirt, 2004; Reddy et al., 2004).

Njihova glavna uloga je uklanjanje ROS, a mogu funkcionisati i stvarajući neenzimske antioksidante (Anjum et al., 2011).

U neenzimske antioksidante spadaju askorbinska kiselina (AsA) i redukovani oblik glutationa (GSH), koji su rastvorljivi u vodi, kao i karotenoidi i tokoferoli koji su rastvorljivi u lipidima. Oni doprinose održavanju integriteta fotosintetičkih membrana u uslovima oksidativnog stresa (Noctor i Foyer, 1998; Smirnoff i Wheeler, 2000). U grupu neenzimskih antioksidanata spada i prolin, koji je osmolit, a jedna od uloga mu je i da učestvuje u uklanjanju ROS (uklanja $^1\text{O}_2$ i $\cdot\text{OH}$) (Ain-Lhout et al., 2001; Verslues et al., 2006; Verbruggen i Hermans, 2008).

Efikasnost antioksidantnog sistema kod drvenastih biljaka u uslovima suše bila je predmet mnogobrojnih istraživanja (Schwanz et al., 1996; Kronfub et al., 1998; Duan et al., 2005; Yin et al., 2005a). Yin et al. (2009) su utvrdili da su se aktivnosti antioksidantnih enzima APX, GPX i GR, kao i sadržaj askorbinske kiseline (AsA) u uslovima suše povećale kod dve vrste topole – *P. przewalskii* i *P. cathayana*. Međutim, u poređenju sa *P. cathayana*, aktivnost antioksidanata (izuzev AsA) kod *P. przewalskii* je bila održana na relativno višem nivou u uslovima suše. Stoga, rezultati pomenutih autora ukazuju da *P. przewalskii* poseduje veću efikasnost kada su u pitanju karakteristike antioksidanata, što može da obezbedi bolju zaštitu protiv oksidativnog stresa u listovima u uslovima suše, u poređenju sa *P. cathayana*. Slična zapažanja izneli su i Lei et al. (2006) takođe za *P. przewalskii*, ali za populaciju suvog klimata, Yang et al. (2009) za *P. kangdingensis* i Köşkeröğlu i Tuna (2010) za kukuruz (*Zea mays*).

Edjolo et al. (2001) su zaključili da klonovi topole koji su tolerantni na sušu imaju efikasniji sistem za uklanjanje ROS nego klonovi koji su osetljivi na sušu. Dakle, aktivnost antioksidantnih enzima u eliminaciji ROS, čime se njihov štetan efekat smanjuje, je u korelaciji sa biljnom otpornošću na sušu (Anjum et al., 2011).

2.3. Adaptacija biljaka na sušu

Biljke mogu da se prilagode uslovima suše tako što je izbegavaju ili razvijanjem mehanizama koji povećavaju otpornost prema vodnom deficitu (Levitt, 1980; Price et al., 2002). Mnogi autori otpornost biljaka na sušu sagledavaju kroz strategije odlaganja i tolerantnosti na dehidrataciju (sušu) (Levitt, 1972; Turner, 1986; Chaves et al., 2003). Međutim, pojedini autori pomenutim strategijama otpornosti dodaju i sposobnost oporavka

biljke nakon delovanja suše (Luo i Zhang, 2001; Luo, 2010). Blum (2005) navodi da je oporavak merilo tolerantnosti na sušu.

Biljke koje izbegavaju sušu imaju veoma kratak razvojni ciklus koji završavaju pre nego što dođe do značajnog nedostatka vode u zemljištu i biljci. Karakteriše ih plastičnost u fazi razvića (npr. period rastenja zavisi od stepena suše) i brz završetak fenološkog razvoja (rano cvetanje i sazrevanje plodova). Sušni period preživljavaju u stanju semena. Ovo je važno u sušnim područjima, gde native jednogodišnje biljke (efemere) mogu da kombinuju kratak životni ciklus sa visokom stopom rastenja i razmene gasova, koristeći maksimalno raspoložive resurse dok postoji adekvatna količina vlage u zemljištu (Mooney et al., 1987; Maroco et al., 2000).

Odlaganje dehidracije je sposobnost biljke da održi relativno visok vodni potencijal tkiva u uslovima suše. Pomenuta sposobnost je svojstvena jednogodišnjim i višegodišnjim biljkama, a karakterišu je procesi koji omogućavaju povećano usvajanje vode, njeno skladištenje u ćelijama i smanjenje gubitka vode (Barnabás et al., 2008). Odlaganje dehidracije se postiže održavanjem turgora kroz mnogobrojne morfološke promene. Neke od njih su razvoj ekstenzivnog korenovog sistema (Jackson et al., 2000; Price et al., 2002a), povećana hidraulička provodljivost, povećanje u odnosu koren-izdanak, redukovana epidermalna (stomatalna i kutikularna) provodljivost, smanjena lisna površina (Harb et al., 2010), redukovana apsorpcija zračenja uvrtnjem listova (Ehleringer i Cooper, 1992), formiranje gustog sloja trihoma na listovima što povećava refleksiju svetlosti (Larcher, 2000) i druge. Među biljkama koje odlažu dehidraciju razlikuju se one koje čuvaju vodu i one koje je obilato troše. Biljke koje čuvaju vodu koriste „konzervativnu“ strategiju korišćenja vode, dok biljke koje obilato troše vodu tokom razvojnog ciklusa koriste „rasipničku“ strategiju korišćenja vode (Taiz i Zeiger, 2002).

Tolerancija na sušu se definiše kao relativna sposobnost biljke da održi svoje funkcije pri niskom vodnom potencijalu tkiva (Ingram i Bartles, 1996). Postignuta je specifičnim fiziološkim, biohemijskim i molekularnim mehanizmima na nivou ćelije i tkiva, što uključuje ekspresiju određenih gena, osmotsko prilagođavanje, komponente antioksidantnog sistema i drugo (Liu et al., 2010). Tolerancija na sušu takođe može biti povezana i sa efikasnim uklanjanjem reaktivnih jedinjenja kiseonika (ROS) (Sairam i Saxena, 2000). Sadržaj abscisinske kiseline (ABA), prolina, rastvorljivih šećera, hlorofila, aktivnost enzima peroksidaze ili superoksid dismutaze su neki od parametara koji se koriste u određivanju stepena biljne tolerancije na sušu (Luo, 2010). Mnogi autori smatraju da se tolerancija na

sušu sreće u gotovo svim biljnim vrstama, ali da njene granice variraju od vrste do vrste (Chaitanya et al., 2003; Reddy et al., 2004a; Jaleel et al., 2009).

Oporavak od suše se odnosi na sposobnost oporavka biljke nakon perioda jake suše koja uzrokuje potpunu inhibiciju rastenja, gubitak turgora i isušivanje listova (Luo, 2010). Biljke koje pokazuju bolju sposobnost oporavka nakon stresa, imaju veću šansu za opstanak. Sposobnost oporavka je složena i u najvećoj meri zavisi od intenziteta suše i genotipa biljke (Fan et al., 2013).

Strategije otpornosti međusobno ne isključuju jedna drugu i, u praksi, biljke mogu da kombinuju više tipova odgovora (Ludlow, 1989). Odlaganje dehidracije (suše) je glavni činilac u postizanju otpornosti biljaka na sušu, a tolerancija na sušu predstavlja drugu liniju odbrane (Blum, 2005).

2.4. Sistematika vrsta korišćenih u ovom radu

2.4.1. Rod *Quercus* – Hrastovi

Rod *Quercus* obuhvata listopadno i zimzeleno drveće i žbunje; pripada porodici *Fagaceae*. Ovaj rod obuhvata više od 200 vrsta rasprostranjenih na severnoj hemisferi: Meksiko, Severna Amerika, Evropa, istočna Azija i Japan. U flori bivše Jugoslavije nalazi se 10 vrsta, od kojih su tri zimzelene (*Q. ilex*, *Q. coccifera*, i *Q. pseudosuber*), dok su ostale listopadne (*Q. cerris*, *Q. pubescens*, *Q. petraea*, *Q. macedonica*, *Q. farneto* i *Q. robur*) (Tatić i Blečić, 2002).

Rod *Quercus* predstavlja jednu od najinteresantnijih i najznačajnijih sistematskih grupa u dendroflori čitavog sveta. S jedne strane, bogatstvom vrsta koje su rasprostranjene na većini kontinenta, ovaj rod ukazuje na svoju složenu i interesantnu evoluciju, a sa druge strane, izgrađujući prostrane komplekse klimatogenih hrastovih šuma (pre svega u umerenoj i subtropskoj zoni), rod hrastova je značajan biogeografski i vegetacijski fenomen (Janković, 1973). Hrastovi imaju izuzetan ekonomski značaj. Mnoge vrste hrasta se koriste kao drvo za podove, nameštaj, za građu, gorivo itd. (Janković, 1971).

U odnosu na sistematiku i filogenezu roda *Quercus* Balkansko poluostrvo predstavlja jedno od najznačajnijih područja Evrope. Pod uticajem kserotermizacije klime na ovom prostoru od tercijera pa na ovamo, došlo je do sve veće tendencije ka stvaranju što kserofilnijih i kseromorfnijih oblika u rodu *Quercus*. Ova pojava se ogleda u: redukciji

veliĉine listova ili smanjenju transpiracione površine usecima (sve su izrazitiji reŹnjeviti listovi, nasuprot „celim“ listovima tercijernih vrsta), veĉoj dlakavosti listova i granĉica, brojnijim stomama, sve debljoj i moćnijoj kori na stablu i dr. Pomenute karakteristike su naroĉito izraŹene kod vrsta *Quercus cerris* (cer), *Quercus conferta* (sladun) i *Quercus pubescens* (medunac) (Janković, 1973).

Posledice globalnih promena klime na hrastove šume i danas su evidentne. Na osnovu istorijskih podataka i dendrohronoloških merenja, sušenje hrastovih šuma u centralnoj Evropi pripisuje se uticaju ekstremnih klimatskih dogaĉaja (mraz, suša), i drugih nepovoljnih ĉinilaca kao što su insekti, patogene gljive i dr. (Thomas et al., 2002). Mnogi literaturni podaci ukazuju na sušenje hrastovih šuma u Evropi krajem 20. veka (Oleksyn i Przybyl, 1987; Hartmann et al., 1989; Redfern et al., 1993; Gibbs i Greig, 1997; Müller-Edzards et al., 1997; Szepesi, 1997; Barklund i Wahlströem, 1998; Sonesson, 1999), dok Thomas et al. (2002) navodi da periodiĉno sušenje hrastovih šuma traje tokom poslednja tri veka.

Pojava sušenja hrasta luŹnjaka u Srbiji je problem koji je prisutan duŹi vremenski period. Naime, Manojlović, (1924) je ukazao na sušenje u periodu 1909. do 1924., dok Medarević et al., (2009) istiĉu pomenutu pojavu nakon 1950., u periodu od 1983 do 1986., kao i na intenzivno sušenje poslednjih decenija. Drekić et al. (2014) su vršili procenu stanja krošnji stabala hrasta luŹnjaka i kitnjaka višegodišnjim monitoringom. Pomenuti autori su utvrdili da se suša u 2011. i 2012. godini evidentno odrazila na zdravstveno stanje dela ocenjivanih stabala pomenutih vrsta hrastova i u narednim godinama, jer je u periodu od 2012. do 2014. zabeleŹeno i sušenje stabala.

Sve ovo navodi na zakljuĉak da je problem sušenja hrastova i danas aktuelan, što ukazuje na potrebu istraŹivanja usmerena na mere za poboljšanje sadašnjeg stanja.

2.4.1.1. *Quercus robur* L.– hrast luŹnjak

Hrast luŹnjak (Slika 4A) je listopadno drvo, visoko 30 do 40 m, ponekad ĉak i do 50 m, preĉnik stabla moŹe biti i preko 2,5 m, dostiŹe starost i do 2000 godina. Listovi su više ili manje grupisani ka vrhu granĉice, na dosta debelim, golim, polucilindriĉnim peteljka, dugim 2 do 10 mm. Liska je objajasta ili objajasto duguljasta, dugaĉka 8 do 15 (20) cm, široka 3 do 10 cm, u donjoj polovini ka osnovi izrazito suŹena, najšira u sredini ili u gornjoj polovini, na vrhu okruglasta, tupa ili ugnuta. Na osnovi je nesimetriĉna, okruglasta ili ušasta, retko klinasta, ĉesto sa izduŹnim ušima. Na obodu je perasto urezana, ponekad obodom

valovita. Lice liske je golo, naličje je takođe golo ili ponekad malo dlakavo (naročito kad je list mlad). Muški cvetovi su raspoređeni na osovini rese, a ženski na dugoj zajedničkoj peteljci. Žir je izduženo jajast do eliptičan, na vrhu zaoštren, na površini sa uzdužnim prugama, svetlosmeđ ili žućkast; iz kupole viri 1/2 do 2/3 ploda. Biljka cveta od aprila do maja, a plodonosi od septembra do oktobra meseca (Janković, 1970).

Hrast lužnjak je ekološki vrlo plastična i eurivalentna vrsta, koja je dobro prilagođena različitim klimatskim uslovima. Rasprostranjen u skoro celoj Evropi, od Atlanskog okeana do Urala, od Norveške do Italije, sa južnom granicom do Sicilije. Ne pojavljuje se u Grčkoj i Turskoj. Najveće površine zauzima u Francuskoj. Najrasprostranjeniji je u dolinama reka Dunava i Rajne (Rodriguez - Campos et al., 2010). U pogledu visinskog rasprostanjenja, to je nizijska vrsta, ali se u južnim delovima svog areala nalazi i na većim nadmorskim visinama (prema nekim podacima, u Pirinejima i centralnim Alpima se sreće do 1200 m nadmorske visine) (Janković, 1970). Ova heliofitna vrsta, koja podnosi visoke temperature za vreme žarkog kontinentalnog leta, sreće se u svetlim, čistim lužnjakovim šumama ili mešovitim lužnjakovo-grabovim, lužnjakovo-jasenovim i drugim. Sobzirom na ekologiju vrste, te šume se uglavnom nalaze u ravninama (nizijama) i dolinama većih reka (Stefanović et al., 1983; Stefanović, 1986; Pintarić, 2002).

U našoj zemlji, hrast lužnjak je široko rasprostranjena vrsta, posebno u Vojvodini, Mačvi i Pomoravlju (Janković, 1970). Od ukupnog broja lišćarskih vrsta u našim šumama, hrast lužnjak čini 2,5% ukupne zapremine (Banković et al., 2009). U Srbiji raste u dolinama reka Save i Dunava.

2.4.1.2. *Quercus cerris* L. – hrast cer

Hrast cer (Slika 4B) je listopadno drvo visoko do 35 m, prečnika stabla do preko 1 m i starosti do 200 godina. Za ovu vrstu su vrlo karakteristični zalisci koji opkoljavaju pupoljke pri njihovoj osnovi. Listovi su kožasti, na dlakavoj dršci dugoj 5 do 25 mm. Liska je duga 5 do 15 cm, a široka do 9 cm. Izdužena je do izduženo jajasta, pri osnovi zaokrugljena ili polusrcasta. Naličje liske je tamnozeleno, pomalo rapavo, golo ili posuto sitnim zvezdastim dlakama. Zreli listovi su često samo oko nerava dlakavi. Pri osnovi lisne peteljke trajno ostaju linearni zalisci. Muški cvetovi su pojedinačni, sedeći ili skoro sedeći, sakupljeni u rastresite cvasti na osovini dugačkoj 4 do 11 cm. Ženski cvetovi sreću se na ovogodišnjim grančicama, na zajedničkoj dlakavoj peteljci, a raspoređeni su pojedinačno ili u grupicama. Plod koji

sazreva druge godine u septembru ili oktobru je krupan, izduženo jajast na vrhu obično malo spljošten, uzduž je fino izbrazdan. Biljka cveta od maja do juna, uporedo sa olistavanjem, a plodonosi druge godine od septembra do oktobra (Janković, 1970).

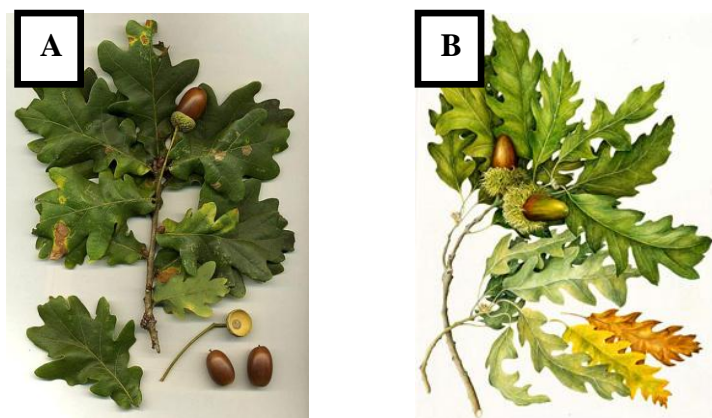
Hrast cer je termofilna i heliofitna vrsta, u znatnoj meri i kserotermna, prilagođena pre svega submediteranskoj i umereno kontinentalnoj klimi jugoistočne Evrope. Severna granica areala dolazi do južne Švajcarske i Austrije. Ovaj hrast zahteva toplu, slabokiselu podlogu bogatu mineralnim materijama, i zauzima srednja brdska područja u pojasu listopadnih termofilnih šuma (Janković, 1970).

Odlikuje se znatnom varijabilnošću, pre svega u pogledu dubine ureza između režnjeva na listovima. Mogu se razlikovati dva varijeteta: var. *haliphloeos* Lam. et DC, i var. *austriaca* (Willd.) Loud. Prvi ima perasto deljene listove, često usečene skoro do samog glavnog nerva. U vezi sa južno-balkanskim i maloazijskim oblicima cera, nesumnjivo je da var *haliphloeos* predstavlja rezultat prilagođavanja cera na sve veću kserotermizaciju klime, što se ogleda pre svega u smanjivanju transpiracione površine listova. Ovaj varijetet bolje podnosi sušu i visoku temperaturu od var. *austriaca*, pa je zastupljen na istaknutijim kserotermnijm staništima.

Varietet *austriaca* odlikuje se listovima sa plitko urezanim režnjevima, ili čak sa samo nazubljenim listovima. Karakterističan je za severne i zapadne delove Balkanskog poluostrva, i manje je prilagođen kserotermnim uslovima od prethodnog varijeteta.

Često se pomenuta dva varijeteta ne mogu lako međusobno razlikovati niti razdvojiti, tako da nisu retki slučajevi da se na istoj biljci mogu naći listovi različitog oblika, i tipa *austriaca* i tipa *haliphloeos* (Janković, 1973).

Cer spada u najzastupljenije lišćarske vrste naših šuma (u ukupnoj zapremini šuma Srbije zauzima 13%), odmah posle bukve koja dominira (40,5%). Gledano sa aspekta sastojinske pripadnosti šuma, udeo zastupljenosti šuma cera u našoj zemlji iznosi 15,3% (Banković et al., 2009).



Slika 4. Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) (http://en.wikipedia.org/wiki/Quercus_robur) (A); Hrast cer (*Quercus cerris* L.) (http://ville-saint-sylvain-anjou.fr/foret-enfants/Quercus_cerris_1.1.html) (B)

2.4.2. Rod *Populus* – Topole

Rod *Populus* (porodica *Salicaceae*) obuhvata oko 100 vrsta, uglavnom drveća. Javlja se u umerenim i hladnijim područjima severne hemisfere (Jovanović, 1967). Vrste ovog roda su široko rasprostranjene u Evropi, Severnoj Americi i Aziji (Ceulemans et al., 1988). Odlikuje ih krupno lišće, na granama spiralno raspoređeno. Po obodu obično nazubljeno, ređe je režnjevito usečeno. Lisna drška je obično dugačka, često bočno spljoštena, te je lišće lako pokretno. Grančice imaju manje-više petougao nu srž. Pupoljci su spiralno raspoređeni, pokriveni sa više ljuspi i dosta krupni, često smolasti i mirišljavi (Jovanović, 1967).

Sposobnost spontane i kontrolisane intra– i interspecijske hibridizacije omogućila je stvaranje velikog broja podvrsta i prelaznih formi u okviru ovog roda (Wyckoff i Zasada, 2003). To je dovelo do velike prirodne varijabilnosti, što je omogućilo topolama da naseljavaju različite oblasti. Topole su uglavnom nizijske vrste, koje se u području svog rasprostranjenja javljaju u vlažnim priobalnim – aluvijalnim šumama. Na brežuljcima i brdskim terenima do 600 m, topole se mogu javiti kao manje populacije ili češće kao usamljena stabla. U našoj zemlji, prirodno rastu bela topola, crna topola i siva topola (Jovanović, 1967).

Topole su brzorastuće vrste drveća koje se na našem prostoru odlikuju najvećom proizvodnošću. Pošto pripadaju svetloljubivima vrstama drveća, one reaguju na gustinu zasada, odnosno prostor za rast stabala. Ovo omogućava osnivanje zasada sa različitom

gustinom, što je veoma bitno obzirom na činjenicu da gustina zasada uslovljava namenu proizvodnje i ciljani sortiment, a time i količinu i kvalitet drvene zapremine, kao i dužinu oplodnje (Andrašev et al., 2011). Topole su u širokoj upotrebi za proizvodnju drvene građe, celuloze i papira, a imaju potencijal i kao izvor energije (Perry et al., 2001).

Topole su dugo bile proučavane kao model organizmi za razjašnjavanje bioloških funkcija jedinstvenih za drveće. S obzirom da je genom topole (*Populus trichocarpa*) danas potpuno sekvenciran i da su genomske alati dostupni (Tuskan et al., 2006; Jansson i Douglas, 2007), ove biljke se sve više koriste za istraživanje molekularnih metaboličkih mehanizama drvenastih biljnih vrsta i njihovog odgovora na stresne činioce (Reiger et al., 2009; Trudić et al., 2012).

Imajući u vidu negativne posledice povećanja koncentracije CO₂ u atmosferi, istraživanja koja se odnose na primenu topola kao potencijalnih potrošača ugljenika sve više dobijaju na značaju zahvaljujući njihovoj sposobnosti brzog formiranja biomase (Katanić et al., 2013).

2.4.2.1. *Populus nigra* L. – crna topola

Crna topola (Slika 5) je rasprostranjena široko u Evropi kao drvo ravnica i brežuljaka, obično na visinama do 300 m. Pretežno se nalazi u srednjoj i južnoj Evropi, a areal joj zahvata i Sibir. Na severnom Kavkazu i Zakavkazju nalaze se pojedinačna stabla, na ivicama sastojina, pored potoka na visinama do 1600 m. Crna topola je jedna od glavnih vrsta naših ritskih šuma, pored bele vrbe, hrasta lužnjaka i belog jasena. Raste na višim lokalitetima i terenima gde voda ne dolazi više puta godišnje.



Slika 5. Crna topola (*Populus nigra* L.)
(http://fr.wikipedia.org/wiki/Peuplier_noir)

Drvo prvog reda, može da naraste do 35 m visine i prečnika je oko 3 m. Pod povoljnim uslovima može da živi i preko 100 godina, a na nepovoljnim staništima ne živi duže od 50–60 godina. Koren joj je površinsko-srcast, sa nekoliko dubokih žila. Često se javljaju čvorovi na donjem delu debla, tzv. ikričavost, koja potiče od uraslih spavajućih pupoljaka. Kora crne topole u početku je glatka, pepeljasto siva zatim crnkasta sa krupnim

izduženim rebrima plute. Krošnja crne topole je najčešće razvijena, široka i vrlo granata, ali relativno retka. Grančice su okrugle, bez rebara od kore. Pupoljci su kupasto-zašiljeni sa sjajnom smolastom prevlakom. Topola lista u aprilu-maju, a listovi su pri osnovi klinasti, a po obodu nazubljeni. Rese su duge, 3–6 cm. Čaure su kupaste, gole, zelenkastosmeđe. Plodonosi svake godine obilno maja-juna. Kada se seme nađe u povoljnim uslovima počinje da klija već posle 10-24 časa. Mladica je sa dva zelena kotiledona, a posle nekoliko dana se pojavljuju prvi listovi. Može se razmnožavati i reznicama. Biljka raste brzo, u 40–50. godini postiže visinu od 20–25 m i ima veliku moć izbijanja izdanaka iz panja, od kojih kasnije ostaje svega nekoliko. Crna topola se danas malo upotrebljava za pošumljavanje, dok je sadnja euroameričkih topola dominantnija. Euroameričke topole rastu mnogo brže i deblo im je veće tehničke vrednosti, te su na mnogim mestima potisnule crnu topolu (Jovanović, 1967). U našim šumama, prema Nacionalnoj inventuri šuma Srbije, postoji 49 drvenastih biljnih vrsta od kojih klonovi euroameričkih topola čine 1,7% zapremine (Banković et al., 2009).

2.5. Prilagođenost hrastova i topola na uslove suše

Prilagođenost hrastova (rod *Quercus*) na sušu u velikoj meri varira među vrstama, s obzirom na činjenicu da su rasprostranjeni u širokom geografskom opsegu (Epron et al., 1993; Dickson i Tomlinson, 1996). Hrastovi se, generalno, smatraju vrstama otpornim na sušu (Abrams, 1990). Međutim, mnogobrojna istraživanja su potvrdila da ne postoji zajednička (uobičajena) strategija otpornosti koju hrastovi primenjuju u uslovima suše, nego u različitoj meri koriste mehanizme odlaganja dehidracije i/ili razvijaju toleranciju na nju (Pallardy i Rhoads, 1993; Dickson i Tomlinson, 1996; Thomas et al., 2002). Kao što je napred izneto, pomenuti mehanizmi su rezultat adaptacija biljaka na uslove sredine.

U velikom broju literaturnih navoda, vrste hrastova su svrstane u kategorije prema stepenu tolerancije na sušu, što je zavisilo od uslova staništa koje određena vrsta najčešće zauzima (Wuenscher i Kozlowski, 1971; Hinckley et al, 1978; Dickson i Tomlinson, 1996) (Tabela 2).

Tabela 2. Klasifikacija relativne tolerancije pojedinih vrsta iz roda *Quercus* prema vodnom deficitu baziranih na osnovu uslova staništa (Dickson i Tomlinson, 1996)

Latinski naziv vrste	Odnos vrste prema vodnom deficitu
<i>Q. rubra</i>	osetljiva na vodni deficit
<i>Q. shumardii</i>	osetljiva na vodni deficit
<i>Q. robur</i>	osetljiva na vodni deficit
<i>Q. petraea</i>	srednji nivo tolerancije na vodni deficit
<i>Q. velutina</i>	srednji nivo tolerancije na vodni deficit
<i>Q. coccinea</i>	srednji nivo tolerancije na vodni deficit
<i>Q. macrocarpa</i>	srednji nivo tolerancije na vodni deficit
<i>Q. muehlenbergii</i>	srednji nivo tolerancije na vodni deficit
<i>Q. marilandica</i>	dobro toleriše sušu
<i>Q. stellata</i>	dobro toleriše sušu
<i>Q. leavis</i>	dobro toleriše sušu
<i>Q. gambelii</i>	dobro toleriše sušu

Ekofiziološka istraživanja u kojima su poređene karakteristike hrastova i drugih biljnih vrsta na istom staništu bila su predmet velikog broja studija (Abrams i Knapp, 1986; Kubiske i Abrams, 1993), za razliku od istraživanja u kojima je upoređivana tolerantnost na sušu različitih vrsta iz roda *Quercus*. Pojedini autori su došli do zaključka da vrsta *Q. velutina* poseduje bolju efikasnost korišćenja vode nego vrste *Q. macrocarpa*, *Q. alba* i *Q. rubra* (Wuenscher i Kozlowski, 1971; Bahari et al, 1985), dok se *Q. prinus* pokazao tolerantnijim na sušu nego vrsta *Q. rubra* (Abrams et al, 1990; Kleiner et al, 1992). Mnogi istraživači (Becker i Lévy, 1982; Cochard et al., 1992; Vivin et al., 1993) su konstatovali veću otpornost hrasta kitnjaka (*Q. petraea*) u poređenju sa hrastom lužnjakom (*Q. robur*) u uslovima vodnog deficita, što je u skladu sa klasifikacijom koju su naveli Dickson i Tomlinson (1996) (Tabela 2). Razlog tome je veća efikasnost korišćenja vode uočena kod hrasta kitnjaka u pomenutim uslovima, odnosno njegovi manji zahtevi za vodom i nutrijentima. Međutim, kada vlažnost u zemljištu nije ograničavajući činilac, hrast lužnjak pokazuje bržu stopu rastenja, dok u uslovima suše pokazuje niži intenzitet fotosinteze i manju stomatalnu provodljivost u odnosu na hrast kitnjak (Stuedle i Meshcheryakov, 1996; Ponton et al., 2002; Gieger i Thomas, 2005). Struve et al. (2009) ističu da iako hrast lužnjak nije toliko otporan na sušu kao hrast kitnjak, njegov brži oporavak nakon suše smatra se adaptacijom koja omogućava veću toleranciju na sušu.

Fiziološki odgovor hrasta cera na sušu izučavan je u manjoj meri. Ovaj hrast se pokazao kao vrsta tolerantna na sušu (Nardini et al., 1999). Epron et al. (1993) su ispitivali istovremeni uticaj vodnog deficita i visokog intenziteta svetlosti na tri vrste hrasta (*Q.*

petraea, *Q. rubra* i *Q. cerris*). U navedenim uslovima, najveća fotohemijska efikasnost PSII utvrđena je kod hrasta cera u poređenju sa preostale dve vrste. S druge strane, u poređenju sezonskog korišćenja vode hrasta cera i hrasta medunca (*Q. pubescens*), Valentini et al. (1992) su utvrdili da je hrast medunac štedljivije trošio vodu tokom letnje suše nego hrast cer.

Topole su brzo-rastuće vrste drveća umerenih geografskih širina. Njihova visoka produktivnost je povezana sa velikim zahtevima za vodu (Ceulemans et al., 1988; Tschaplinski i Blake, 1989; Tschaplinski et al., 1994; Zsuffa et al., 1996).

Reakcije topola na sušu bile su predmet brojnih istraživanja (Tschaplinski et al., 1998; Brignolas et al., 2000; Johnson et al., 2002; Amlin i Rood, 2003; Siemens i Zwiazek, 2003; Li et al., 2004, Yin et al., 2005), posebno na nivou korena i lista (Yin et al., 2005a; Plomion et al., 2006; He et al., 2008). Imajući u vidu da ovi organi imaju značajnu ulogu prilikom usvajanja, transporta i odavanja vode, održavanje optimalnog vodnog režima biljaka u uslovima suše zavisi od mehanizama adaptacije koji omogućavaju opstanak biljaka.

Iako se topole ubrajaju u grupu najosetljivijih drvenastih vrsta na sušu, njihova tolerancija na vodni deficit veoma varira među vrstama, populacijama i klonovima (Ceulemans et al., 1978; Pallardy i Kozlowski, 1981; Gebre i Kuhns, 1991; Liu i Dickmann, 1996; Chen et al., 1997; Marron et al., 2002, 2003; Monclus et al., 2006; Zhang et al., 2004). Istraživanja Rončević et al. (2010) ukazuju da su hidrološke prilike staništa od izuzetnog značaja za preživljavanje sadnica topola. Ova varijabilnost se ogleda kroz brojne fiziološke i morfološke osobine uključujući rasteenje biljke i lisnu površinu (Souch i Stephens, 1998; Ren et al., 2007a), osetljivost stoma na sušu (Liu i Dickmann, 1992., Blake et al., 1996; Harvey i van den Driessche, 1997; Marron et al., 2002), potencijal za osmotsko prilagođavanje (Gebre et al., 1994; Marron et al., 2002), odnos koren-izdanak (Liu i Dickmann, 1992; Chen et al., 1997; Ibrahim et al., 1997; Tschaplinski et al., 1998; Marron et al., 2003) i dr.

Identifikacijom fizioloških osobina koje su posebno pogođene sušom stiče se bolji uvid u adaptivne mehanizame topola, što je važno za strategije uzgoja hibrida koje imaju za cilj da kombinuju visoku produktivnost genotipa, njegovu toleranciju na sušu i visok WUE. Braatne et al. (1992) su zaključili da selekcija onih genotipova topole koji kombinuju zadovoljavajuću produktivnost sa visokim WUE predstavlja značajnu prednost za rasteenje u umereno sušnim područjima. Veća tolerancija genotipa topole na sušu je od velike važnosti i za efikasnost ponovnog pošumljavanja (reforestaciju) (Ogata et al., 2009).

3. CILJ ISTRAŽIVANJA

Cilj ovog istraživanja bio je ispitivanje fizioloških aspekata otpornosti klonova crne topole (*Populus nigra* L.) i populacija hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) i cera (*Quercus cerris* L.) u uslovima suše, kao i ispitivanje sposobnosti njihovog oporavka nakon ponovnog uspostavljanja optimalnog vodnog režima. Reakcije pomenutih vrsta na navedene uslove praćene su kvantifikovanjem morfo-anatomskih, fizioloških i biohemijskih parametara. Klonove topole činile su ožiljenice u prvoj godini, a populacije hrastova jednogodišnji sejanci.

Rezultati dobijeni u ovom radu imaju za cilj da ukažu na potencijal genotipova crne topole i hrastova lužnjaka i cera za opstanak u promenljivim uslovima životne sredine, u skladu sa aktuelnim klimatskim promenama koje uključuju smanjenje količine padavina i ograničenu dostupnost vode. Na osnovu adaptivnih promena ovih vrsta, eksperimentalni podaci bi trebalo da daju smernice za identifikaciju genotipova tolerantnijih na sušu, i onih koji imaju visok potencijal za oporavak nakon uspostavljanja optimalnog snabdevanja biljaka vodom. Odabir i upotreba genotipova koji imaju navedene kvalitete od velike je važnosti za uspešno pošumljavanje sušnih staništa, kojih će biti sve više usled negativnog uticaja brojnih ekoloških činilaca.

4. MATERIJAL I METODE RADA

4.1. Biljni materijal

Eksperimentalna istraživanja su trajala dve godine (tokom 2011. i 2012.) u polu-kontrolisanim uslovima (staklari). U prvoj godini istraživanja, u eksperimentu je korišćeno pet klonova crne topole:

1. *Populus nigra* L. – klon VII/25 (Slika 6A)
2. *Populus nigra* L. – klon IX/30 (Slika 6B)
3. *Populus nigra* L. – klon X/32 (Slika 6C)
4. *Populus nigra* L. – klon XI/36 (Slika 6D)
5. *Populus nigra* L. – klon I/2 (Slika 6E).



Slika 6. Klonovi crne topole (*Populus nigra* L.) gajeni u polu-kontrolisanim uslovima: klon VII/25 (A); klon IX/30 (B); X/32 (C); XI/36 (D); I/2 (E)

Zrele reznice crne topole uzete su u periodu mirovanja vegetacije iz zbirke klonova Instituta za nizijsko šumarstvo i životnu sredinu u Novom Sadu, a zatim su povezane u snopove i čuvane u hladnjači. Svaka reznica je imala dužinu oko 20 cm i najmanje tri zdrava pupoljka. Pre upotrebe, reznice su dezinfikovane potapanjem u 2% rastvor bakar (II) sulfata (CuSO_4) u trajanju od 15 minuta. U aprilu mesecu, reznice su posađene u zemljišni supstrat, u Mičerlihove sudove za gajenje.

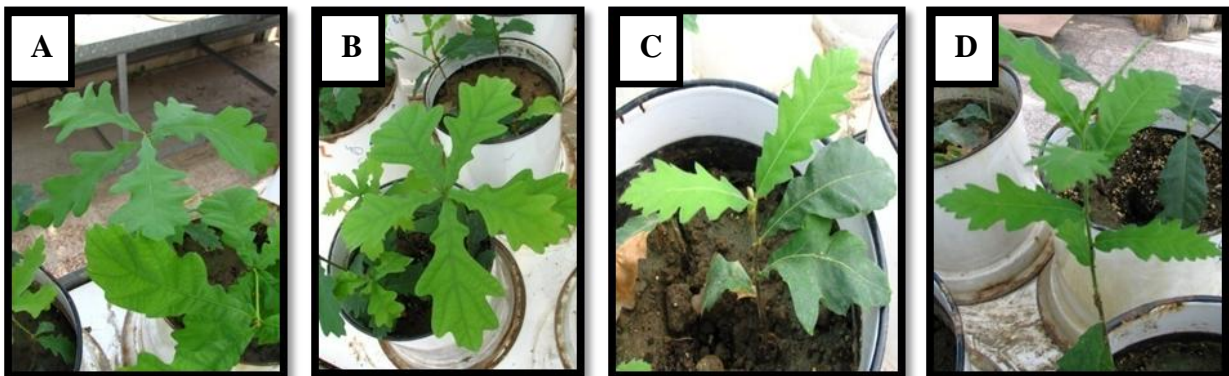
U drugoj godini istraživanja, u ogledu su korišćene četiri populacije hrasta (dve populacije hrasta lužnjaka i dve populacije hrasta cera), poreklom sa različitih lokaliteta:

populacije hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.):

1. populacija sa lokaliteta Morović (u daljem tekstu L1) (Slika 7A)
2. populacija sa lokaliteta Fruška gora, Ležimir (u daljem tekstu L2) (Slika 7B)

populacije hrasta cera (*Quercus cerris* L.):

1. populacija sa lokaliteta Fruška gora, Ležimir, Ravne 1 (u daljem tekstu C1) (Slika 7C)
2. populacija sa lokaliteta Fruška gora, Ležimir, Ravne 2 (u daljem tekstu C2) (Slika 7D)



Slika 7. Populacije hrasta gajene u polu-kontrolisanim uslovima: prva populacija hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) L1 (A); druga populacija hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) L2 (B); prva populacija hrasta cera (*Quercus cerris* L.) C1 (C); druga populacija hrasta cera (*Quercus cerris* L.) C2 (D)

Seme hrasta lužnjaka i cera dobijeno je iz Instituta za nizijsko šumarstvo i životnu sredinu u Novom Sadu. Sakupljeno je u jesen i odmah je stavljeno na naklijavanje u klima-

komoru, na pesku, pri temperaturi od 25 °C. Na taj način su dobijene sadnice hrasta koje su u aprilu naredne godine presađene u zemljišni supstrat, u Mičerlihove sudove za gajenje.

4.2. Eksperimentalni uslovi

Biljke su gajene u polu-kontrolisanim uslovima (staklari), u Mičerlihovim sudovima zapemine 5 l, metodom zemljišnih kultura (Slike 8 i 9). Temperatura u staklari je varirala između 25-35 °C, a osvetljenje je zavisilo od uslova spoljašnje sredine.



Slika 8. Klonovi crne topole gajeni metodom zemljišnih kultura u staklari



Slika 9. Populacije hrasta lužnjaka i cera gajene metodom zemljišnih kultura u staklari

Neposredno pre presađivanja biljnog materijala u Mičerlihove sudove, određena je momentalna vlažnost zemljišta (Mvz) direktnim gravimetrijskim metodom (Hadžić et al., 2004; Dobriyal et al., 2012; Romano, 2014). Masa zemljišta je merena u gramima, mobilnom tehničkom vagom. Zatim je zemljište u laboratoriji sušeno na 105°C do konstantne mase. Vlažnost zemljišta dobijena je kao odnos mase vode u zemljištu (m_{vode}) i mase suvog zemljišta ($m_{zemljišta}$) i izražena je u volumnim tj. zapreminskim procentima (% vol), po sledećoj formuli:

$$Mvz = \frac{m_{vode} * 100}{m_{zemljišta}}$$

Nakon određivanja Mvz, Mičerlihovi sudovi su napunjeni zemljom. Biljke su gajene 90 dana, u uslovima optimalnog snabdevanja vodom (zalivane su svaki drugi dan, pri čemu je Mvz održavan u rasponu od 29 do 38%vol). Dan pre početka primene tretmana, sve biljke u Mičerlihovim sudovima bile su navodnjene do maksimuma (sa po 2100 ml vode u prvom ogledu i sa po 1800 ml vode u drugom) i izmerena je masa svake posude pri maksimalnoj vlažnosti supstrata.

Biljke stare tri meseca podvrgnute su tretmanima. Prvi tretman je bio kontrolni (optimalna vlažnost zemljišta) (K), drugi je predstavljao sušu praćenu oporavkom nakon ponovnog uspostavljanja optimalne vlažnosti zemljišta (S1), a treći je bio tretman konstantne suše (S2). Vlažnost zemljišta održavana je u određenom rasponu koji je predstavljao nivo vlažnosti supstrata izražen u zapreminskim procentima (tzv. gornja i donja granica nivoa vlažnosti). Kada je merenjem mase Mičerlihovih sudova (Slika 10) utvrđeno da je vlaga u zemljištu pala na donju granicu tretmana, dolivena je ona količina vode koja je potrebna da bi se dostigla gornja granica vlažnost zemljišta predviđena za taj tretman.



Slika 10. Merenje mase Mičerlihovog suda u cilju određivanja vlažnosti zemljišnog supstrata

4.2.1. Prvi eksperiment

Reznice pet klonova crne topole bile su raspoređene u 30 Mičerlihovih sudova. U svakom sudu se nalazilo po 5 reznica. U svakom tretmanu (K, S1, S2) bilo je po dva suda za svaki klon, ukupno deset sudova po tretmanu. Primena tretmana trajala je tri sedmice. U Tabeli 3 je predstavljena momentalna vlažnost zemljišta po tretmanima u prvom eksperimentu.

Tabela 3. Momentalna vlažnost zemljišta (Mvz) po tretmanima u prvom eksperimentu

<i>Naziv tretmana</i>	<i>Gornja granica tretmana (%vol)</i>	<i>Donja granica tretmana (%vol)</i>
Kontrola (K)	38	29
Suša praćena oporavkom (S1)	38	17
Konstantna suša (S2)	21	17

4.2.2. Drugi eksperiment

Četiri populacije hrasta (L1, L2, C1, C2) raspoređene su u tri tretmana (K, S1, S2). U svakom tretmanu je bilo po osam Mičerlihovih sudova iz svake populacije. U svakom sudu su gajene po 3 biljke. Primena tretmana trajala je dve nedelje. U Tabeli 4 data je momentalna vlažnost zemljišta po tretmanima u drugom eksperimentu.

Tabela 4. Momentalna vlažnost zemljišta (Mvz) po tretmanima u drugom eksperimentu

<i>Naziv tretmana</i>	<i>Gornja granica tretmana (%vol)</i>	<i>Donja granica tretmana (%vol)</i>
Kontrola (K)	32	25
Suša praćena oporavkom (S1)	32	9
Konstantna suša (S2)	–	9

Na tretmanu S1 (suša praćena oporavkom) deo parametara (parametri razmene gasova, fluorescencija hlorofila i kvantni prinos, kao i i sadržaj prolina) je izmeren i pri

momentalnoj vlažnosti zemljišta 14-11% vol, dakle, pre dodavanja vode (32% vol) i dostizanja gornje granice tretmana.

4.3. Morfo-anatomska istraživanja

U cilju utvrđivanja uticaja suše na morfo-anatomske karakteristike ispitivanih biljnih vrsta u ovom radu, određivani su sledeći parametri (Tabela 5):

Tabela 5. Kvantifikovani morfo-anatomski parametri

<i>Naziv parametra</i>		<i>Jedinica</i>
Morfometrijski parametri	Relativna promena visine biljaka	%
	Apikalni rast	cm
	Relativna promena broja listova	%
	Relativni stepen rasteња	
	Indeks tolerancije na stres izračunat na osnovu visine biljke	%
Parametri koji se odnose na stome	Dužina stoma	μm
	Širina stoma	μm
	Površina stoma	μm^2
	Gustina stoma	broj stoma mm^{-2}
	Gustina epidermalnih ćelija	broj ep.ćel. mm^{-2}
	Indeks stoma	%

4.3.1. Morfometrijski parametri

U oba eksperimenta, merenja morfometrijskih parametara izvršena su na početku i na kraju primene tretmana. Visina biljaka merena je od baze izbojka kod reznica topole, i od početnog dela stabljike koji se vidi iznad površine supstrata kod sadnica hrastova, pa do vrha apikalnog meristema. Relativna promena visine biljaka na pojedinim tretmanima određena je proporcijom između visine biljaka izmerene na početku primene tretmana i na kraju eksperimenta. Apikalni rast je meren od tačke koja je bila postavljena na 3 cm od vrha biljke

na početku primene tretmana. Vrednosti dobijene za ovaj parametar predstavljaju visinu apikalnog dela biljke izmerenu na kraju primene tretmana, od obeležene tačke do vrha biljke. Broj listova predstavljao je ukupan broj listova (i mladih i starih) po reznici odnosno sadnici. Relativna promena broja listova po biljci na pojedinim tretmanima određena je proporcijom između broja listova zabeleženog na početku primene tretmana i na kraju eksperimenta. Merenja su vršena u 5 ponavljanja, na 5 biljaka po klonu topole i isto toliko po populaciji hrasta.

Relativni stepen rastenja (eng. Relative Growth Rate) bio je određen po formuli (Chen et al., 1997):

$$\text{Relative growth rate} = \frac{\ln H_2 - \ln H_1}{t_2 - t_1}$$

gde H_1 i H_2 predstavljaju visinu biljke izmerenu na početku i na kraju primene tretmana, a $t_2 - t_1$ je vremenski interval između pomenutih merenja.

Indeks tolerancije na stres izračunat na osnovu visine biljke (eng. Plant height stress tolerance index, PHSI) je određen je po formuli (Sammar Raza et al., 2012):

$$PHSI(\%) = \frac{\text{visina biljke koja je izložena tretmanu stresa}}{\text{visina biljke na kontrolnom tretmanu}} * 100$$

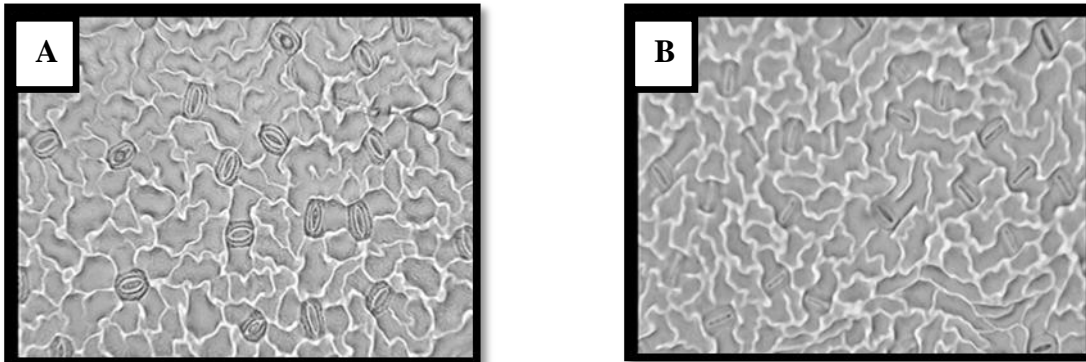
Vrednosti koje se odnose na visinu tretiranih biljaka izmerene su na tretmanu konstantne suše (S2), i to na kraju ogleda, što je bio slučaj i sa visinom kontrolnih biljaka.

4.3.2. Karakteristike stoma

Broj stoma i broj epidermalnih ćelija, kao i dimenzije stoma (dužina, širina i površina) na abaksijalnom epidermisu hrastova određeni su sa otisaka epidermisa koji su uzimani uz pomoć bezbojnog laka za nokte i selotejpa. Uzeto je 15 otisaka po populaciji (5 za svaki tretman).

Pod mikroskopom (pri uvećanju 40x) koji je bio povezan sa računarom, na svakom preparatu je utvrđen broj stoma i epidermalnih ćelija u pet slučajno izabranih vidnih polja, a izmerene su i dimenzije deset slučajno izabranih stoma. Površina vidnog polja je iznosila

0,089 mm². Merenja su izvedena korišćenjem računarskog programa Image Analyzing System Motic 2000 (Slika 11).



Slika 11. Mikroskopski snimak otisaka stoma sa naličja listova hrasta lužnjaka (A) i hrasta cera (B) (uvećanje 40x)

Rezultati predstavljaju prosečne vrednosti dimenzija stoma, a srednje vrednosti broja stoma i broja epidermalnih ćelija preračunate su po jedinici površine vidnog polja čime je dobijena gustina stoma i gustina epidermalnih ćelija. Indeks stoma (Ist) izračunat je po Salisbury (1927), uz pomoć formule:

$$Ist(\%) = \frac{\text{gustina stoma}}{\text{gustina stoma} + \text{gustina epidermalnih ćelija}} * 100$$

4.4. Fiziološka istraživanja

U cilju utvrđivanja uticaja suše na fiziološke procese ispitivanih biljnih vrsta u ovom radu, određivani su sledeći parametri (Tabela 6):

Tabela 6. Kvantifikovani fiziološki parametri

<i>Naziv parametra</i>	<i>Jedinica</i>
Intenzitet fotosinteze (A)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Intenzitet transpiracije (E)	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Stomatalna provodljivost (g_s)	$\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
InterCelularna koncentracija CO_2 (c_i)	$\mu\text{mol mol}^{-1}$
Trenutna efikasnost korišćenja vode (WUE)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
Unutrašnja efikasnost korišćenja vode (WUEi)	$\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$
Provodljivost mezofila (g_m)	$\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos (Fv/Fm)	
Koncentracija fotosintetičkih pigmenata	mg g^{-1} suve biljne materije

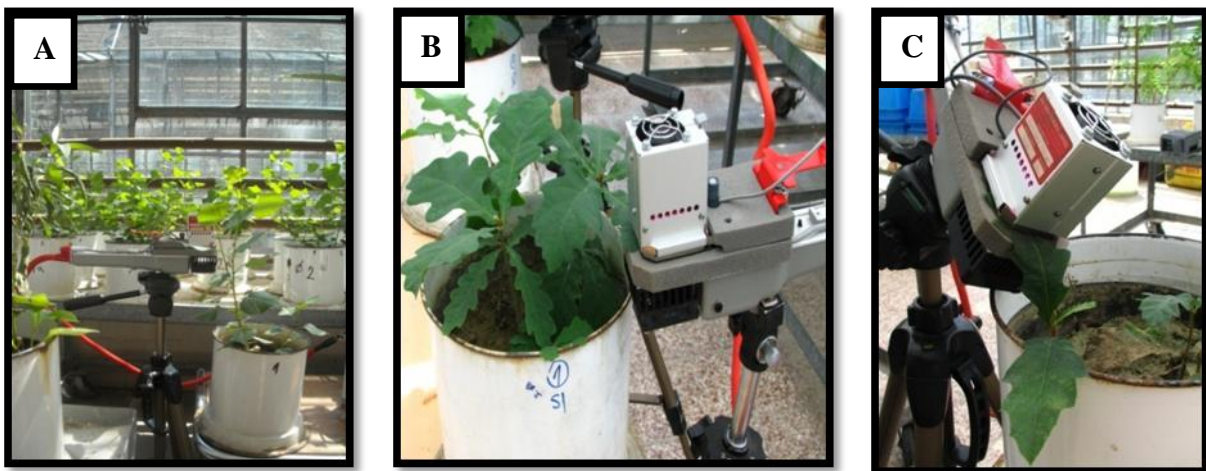
Analiza parametara razmene gasova (A, E, g_s , c_i , WUE, WUEi, g_m) vršena je u 9 ponavljanja na 3 biljke po klonu topole i isto toliko po populaciji hrasta. Merenje ostalih fizioloških parametara izvedeno je u 3 ponavljanja na 3 biljke po klonu topole i isto toliko po populaciji hrasta.

4.4.1. Parametri razmene gasova

Parametri razmene gasova (A, E, g_s , c_i) određeni su pomoću automatskog mobilnog sistema LCpro+, proizvođača ADC BioScientific, UK (Slika 12). Merenje pomenutih parametara vršeno je na intaktnim listovima ispitivanih biljaka, u vremenskom intervalu od 9-14h, po sunčanom vremenu.

Kroz ulazni vod uređaja, radom pumpe, u komoru sa listom 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 tri kolone u kojima se nalaze određene supstance (granule Ca(OH)_2 , KOH, i NaOH, granule

bezvodnog CaSO_4 , kao i $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$) pomoću kojih se kontroliše koncentracija CO_2 i vodene pare u vazduhu koji se uvlači iz atmosfere. Željene koncentracije vodene pare i CO_2 regulišu se ventilom. Vazduh sa podešenim koncentracijama CO_2 i vodene pare ulazi u detektor gde se registruju promene gasova zbog fotosintetičke aktivnosti. Vazduh se potom usmerava u lisnu komoru sa listom koji je osvetljen fotosintetički aktivnom radijacijom (FAR) (Pajević et al., 2014). Svetlosna jedinica aparata je emitovala fotosintetički aktivnu radijaciju (FAR) podešenu na $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ fotona. Protok okolnog vazduha u komoru lista bio je na konstantnom nivou $100 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$. Vlažnost vazduha je bila podešena na 10 mBar parcijalnog vodenog pritiska. Temperatura i koncentracija CO_2 su bile na nivou spoljašnje sredine.



Slika 12. Određivanje parametara razmene gasova pomoću automatskog mobilnog sistema LCpro+ na listovima biljaka crne topole (A), hrasta lužnjaka (B) i hrasta cera (C)

Fotosintetičkom aktivnošću osvetljenog lista, koncentracija CO_2 u vazduhu komore sa listom se smanjuje, a koncentracija vodene pare se povećava. Vazduh iz komore se tokom merenja ponovo usmerava u detektor kako bi se registrovale promene u koncentracijama CO_2 i vodene pare nastale u procesu fotosinteze u listu. Na osnovu razlika između ulaznog i izlaznog vazduha, koje se detektuju u kratkim intervalima, softver aparata automatski računa intenzitet fotosinteze (A) i transpiracije (E) u odnosu na površinu lista koja je poznata (Pajević et al., 2014). Stomatalna provodljivost (g_s) i intercelularna koncentracija CO_2 (c_i) su takođe izračunate automatski. Trenutna efikasnost korišćenja vode (WUE) je određena kao odnos intenziteta fotosinteze ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) i intenziteta transpiracije ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), te je izračunata po formuli A/E (Farquhar et al., 1989). Unutrašnja efikasnost korišćenja

vode (WUEi) izračunata je po formuli A/g_s (Farquhar et al., 1989), a provodljivost mezofila (g_m) je određena po obrascu A/c_i (Kubota i Hamid, 1992).

U prvom eksperimentu, parametri razmene gasova na sva tri tretmana (K, S1, S2) mereni su neposredno nakon uspostavljanja optimalnog snabdevanja biljaka vodom nakon perioda suše (u daljem tekstu oporavak) kao i nakon oporavka. Oporavak je izveden jedanaestog dana od početka primene tretmana, a merenje nakon oporavka petnaestog dana od početka primene tretmana. Na tretmanu S1 (suša praćena oporavkom) parametri razmene gasova su pored pomenutih merenja, određeni i tri puta pre oporavka (na početku primene tretmana, treći i osmi dan od početka primene tretmana). Dinamika merenja ovih parametara po tretmanima data je u Tabeli 7.

Tabela 7. Dinamika merenja parametara razmene gasova u prvom eksperimentu po tretmanima (K - kontrola; S1 - suša praćena oporavkom; S2 - konstantna suša)

početak primene tretmana	broj dana od početka primene tretmana			
	treći dan	osmi dan	jedanaesti dan – oporavak (svi tretmani na gornjim granicama)	petnaesti dan – nakon oporavka (sušni tretmani oko donjih granica)
			K=38-29% vol S1=38-17% vol S2=21-17% vol	K=38-29% vol S1=38-17% vol S2=21-17% vol
S1=42% vol	S1=25% vol	S1=17% vol	S1=38% vol	S1=25% vol

U drugom eksperimentu, rezultati merenja parametara razmene gasova prikazani su na kontroli (K), na prvom tretmanu suše pre i neposredno nakon oporavka (S1), kao i na tretmanu konstantne suše (S2). Dinamika merenja ovih parametara po tretmanima prikazan je u Tabeli 8.

Tabela 8. Dinamika merenja parametara razmene gasova u drugom ogledu po tretmanima (K - kontrola; S1 - suša praćena oporavkom; S2 - konstantna suša)

početak primene tretmana	broj dana od početka primene tretmana		
	deveti dan – tretman S1 pre oporavka	dvanaesti dan – oporavak na tretmanu S1 (tretman na gornjoj granici)	dvanaesti dan
K=32-25% vol	S1=14-11% vol	S1=32-9% vol	S2=9% vol

4.4.2. Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos

Fluorescencija hlorofila merena je na adaksijalnoj površini listova pomoću PSM fluorimetra (model Biomonitor AB) (Öquist i Wass, 1988; Pajević, 1996). Ovaj uređaj ima široku primenu u kvantifikovanju efekta stresa izazvanog nedostatkom vode na inhibiciju transporta elektrona kroz PSII.

PSM hlorofil fluorimetar može da beleži parametre i brze i spore faze u toku indukcije fluorescencije sa listova koji se prethodno adaptiraju na uslove mraka. Uz pomoć crnih kiveta koje su postavljene kao lake štipaljke zamračeni su delovi liski na kojima je kasnije merena kinetika indukcije fluorescencije (Slika 13). Adaptacija na uslove mraka trajala je ~ 20 minuta što je dovoljno da svi reakcioni centri u PSII budu otvoreni. Kivete za zamračivanje imaju otvor u koji se pred početak osvetljavanja i merenja ubacuje svetlosni vodič skidanjem čepa, tako da dnevna svetlost ne može dopreti do površine adaptiranih listova. Aktinska (pobuđujuća) svetlost obezbeđena je halogenom lampom koja uz pomoć filtera daje svetlost spektra od 330-660 nm, sa pikom $\lambda=500$ nm. Svetlost (drugog stepena (postoji 4) koja odgovara kvantu svetlosti magnetnog polja od $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) je dovodena do kivete na površini liske svetlosnim vodičem. Istovremeno, drugo optičko vlakno vodilo je svetlost poreklom od fluorescencije hlorofila do fotodetektora koji je povezan sa strujnim pojačivačem. Aparat je snabdeven mikroprocesorskom jedinicom, tako da su na displeju odmah očitani osnovni parametri izračunati iz krivih indukcije fluorescencije: F_0 , F_m , F_v ($F_m - F_0$), F_v/F_m i $t_{1/2}$ (polovina vremena potrebnog za dostizanje F_m).



Slika 13. Određivanje fluorescencije hlorofila pomoću PSM fluorimetra na listovima biljaka crne topole (A); kiveta za zamračivanje listova (B)

Iako su merenjem dobijeni svi gore pomenuti parametri krivih indukcije fluorescencije, parametar F_v/F_m je izdvojen za tumačenje dobijenih rezultata, jer je proporcionalan fotohemijskoj efikasnosti PSII i u korelaciji je sa kvantnim prinosom. To je najčešće korišćen parametar u proceni vitalnosti biljke i ranom utvrđivanju stresa *in situ* (Meinander et al. 1996).

U ogledu sa klonovima topole, fluorescencija hlorofila je merena prilikom oporavka (svi tretmani na gornjim granicama) i nakon njega (sušni tretmani oko donjih granica) (videti Tabelu 7). U eksperimentu sa hrastovima, rezultati merenja fluorescencije hlorofila prikazani su na kontroli (K), na prvom tretmanu suše pre i neposredno nakon oporavka (S1), kao i na tretmanu konstante suše (S2). Raspored merenja fluorescencije hlorofila po tretmanima je isti kao iz Tabele 8.

4.4.3. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata

Uzorci su uzeti sa intaktnih listova ispitivanih biljnih vrsta, poslednji dan eksperimenta. Određivanje koncentracije pigmenata hloroplasta vršeno je merenjem apsorbance svetlosti na spektrofotometru (model DU-65, Beckman) pri odgovarajućim talasnim dužinama (662, 644 i 440 nm) (Wellburn, 1994) u acetonskom ekstraktu. Svakoj vrsti pigmenata u acetonskom ekstraktu odgovaraju specifični molarni apsorpcioni koeficijenti (Holm, 1954; Wettstein, 1975).

Koncentracije pigmenata su određene na osnovu sledećih obrazaca:

- koncentracije pigmenata u acetonskom rastvoru (mg/l):

$$C_a = 9.784 \cdot A_{662} - 0.990 \cdot A_{644}$$

$$C_b = 21.426 \cdot A_{644} - 4.650 \cdot A_{662}$$

$$C_{kar} = 4.695 \cdot A_{440} - 0.268 \cdot (C_a + C_b)$$

$$C_{a+b} = 5.134 \cdot A_{662} + 20.436 \cdot A_{644}$$

A=očitanje apsorbance na spektrofotometru; 9.784, 0.990, 21.426.....=molarni apsorpcioni koeficijent (Holm, 1954)

- koncentracija pigmenata ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ mase lista):

$$C = \frac{C_x \times V \times R}{m \times 100}$$

C - koncentracija pigmenta u listu; C_x (HI_a, HI_b, kar) - koncentracija pigmenta u ekstraktu (mg dm^{-3}); V - zapremina ekstrakta (25 ml); R - faktor razblaženja (ukoliko je ekstrakt razblažen pre očitavanja apsorbance); m - masa uzorka u g, 1000 - faktor za prevođenje g u mg.

4.5. Biohemijska istraživanja

U cilju utvrđivanja uticaja suše na biohemijske procese ispitivanih biljnih vrsta u ovom radu, određivani su sledeći parametri (Tabela 9):

Tabela 9. Kvantifikovani biohemijski parametri

<i>Naziv parametra</i>	<i>Jedinica</i>
Sadržaj prolina	$\mu\text{g g}^{-1}$ sveže biljne mase
Aktivnost nitat-reduktaze (ANR)	$\mu\text{M NO}_2^- \text{g}^{-1} \text{h}^{-1}$
Sadržaj malondialdehida (MDA)	nmol MDA g^{-1} sveže biljne mase
Sadržaj rastvorljivih proteina	$\text{mg proteina g}^{-1}$ sveže materije
Aktivnost gvajakol peroksidaze (GPX)	$\mu\text{mol gvajakol min}^{-1} \text{mg}^{-1}$ proteina

Kvantifikovanjem navedenih parametara, stiče se uvid na koji način biohemijski odgovori biljaka u uslovima suše utiču na njihovu zaštitu od štetnog uticaja vodnog deficita, jer se na taj način smanjuje nakupljanje reaktivnih jedinjenja kiseonika (ROS) u biljnom tkivu (Antunović, 2013).

Sve analize biohemijskih parametara vršene su u 3 ili 4 ponavljanja na 3 biljke po klonu topole i isto toliko po populaciji hrasta. Uzorci su uzimani na kraju oba ogleda, dakle, nakon oporavka. Izuzetak je sadržaj prolina u eksperimentu sprovedenom na hrastovima jer je određen i pre oporavka (pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 14-11% vol, devetog dana od početka primene tretmana).

4.5.1. Sadržaj prolina

Sadržaj amino-kiseline prolin određen je metodom po Bates et al. (1973). 1 g mladih listova isitnjen je i suspendovan u 10 ml 3% sulfosalicilne kiseline, čime je izvršeno taloženje

proteina. Centrifugiranjem (10 minuta na 3000 o min^{-1}) su odstranjeni proteini i ostaci ćelija. U svaku epruvetu je odmereno po 2 ml bistrog rastvora prolina iz supernatanta, kiselog ninhidrinskog reagensa i glacijalne sirćetne kiseline. Epruvete su potom inkubirane 15 minuta u vodenom kupatilu na $100 \text{ }^\circ\text{C}$, pri čemu je nastalo jedinjenje prolina i ninhidrina crvene boje – Ruhemann-ov ljubičasti kompleks. Nakon inkubacije, epruvete su premeštene na led da bi se zaustavila dalja reakcija. Formirani bojeni kompleks ninhidrina i prolina je ekstrahovan dodavanjem 4 ml toluola u ohlađene uzorke. Apsorbanca toluolskog ekstrakta prolina očitana je na UV-VIS spektrofotometru (model DU-65, Beckman) na talasnoj dužini od 520 nm. Koncentracija slobodnog prolina je izražena u $\mu\text{g g}^{-1}$ sveže biljne mase.

4.5.2. Aktivnost nitrat-reduktaze (ANR)

Aktivnost nitrat-reduktaze određena je *in vivo* metodom po Hageman i Reed (1980). Sveži listovi su usitnjeni na segmente dužine između 3 i 5 mm, a zatim je po 0,2 g biljnog materijala dodato u epruvete u kojima je bilo 5 ml fosfatnog pufera $0,25 \text{ mol L}^{-1} \text{ KH}_2\text{PO}_4$. Svaka epruveta je mućkana 15 sekundi da bi se isečci listova homogeno rasporedili u puferu. Epruvete su inkubirane 75 minuta na $36 \text{ }^\circ\text{C}$ u vodenom kupatilu. Nakon inkubacije, 0,8 ml uzorka iz vodenog kupatila je preneto u drugu epruvetu u kojoj je bilo 2 ml destilovane vode, 0,6 ml 0,1% N-(1-naftil)-etilendiaminhlorida i 0,6 ml sulfanilamida. Rastvori su ostavljeni 30 minuta na sobnoj temperaturi da bi se razvila boja. Apsorbanca je očitana na UV-VIS spektrofotometru (model DU-65, Beckman) na talasnoj dužini od 540 nm. Aktivnost nitrat-reduktaze je izražena u $\mu\text{M NO}_2^- \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

4.5.3. Sadržaj malondialdehida (MDA)

Sadržaj malondialdehida (MDA) određen je metodom koju su opisali Placer et al. (1966). Tkivo lista (0,5 g) je bilo homogenizovano sa 4,5 ml rastvora za ekstrakciju koji je sadržavao 10 ml 10% HClO_4 zasićene sa tiobarbiturinskom kiselinom (TBA) i sa 30 ml 20% trihlorosirćetne kiseline. Smeša je bila zagrevana u vodenom kuptilu 20 minuta i nakon toga je brzo ohlađena u ledenom kupatilu. Apsorbanca supernatanta na 532 nm je određena uz pomoć UV-VIS spektrofotometra (model DU-65, Beckman) nakon centrifugiranja na $3500 \times \text{g}$ u vremenu od 10 minuta. Produkcija MDA je izražena u nmol MDA g^{-1} sveže biljne mase.

4.5.4. Sadržaj rastvorljivih proteina

Sadržaj rastvorljivih proteina određen je na osnovu reakcije tirozinskih i cisteinskih ostataka proteina sa Folin-fenolnim reagensom. Apsorbancija nastalog kompleksa merena je spektrofotometrijski na 500 nm (Lowry et al., 1951). Sadržaj rastvorljivih proteina određen je u radnim probama u odnosu na slepu probu.

U 1 ml proteinskog reagensa (1 ml 0,5% $\text{CuSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ u 1% $\text{NaKC}_4\text{H}_4\text{O}_6$ pomeša se sa 50 ml 2% Na_2CO_3 u 0,1 mol l^{-1} NaOH) dodat je 0,1 ml supernatanta. Nakon 10 minuta uzorku je dodat 0,1 ml Folin-Ciocalteu reagensa (razblažen pre upotrebe destilovanom vodom u odnosu 1:2). Nakon 30 minuta merena je apsorbancija. U slepu probu, umesto ekstrakta proteina dodat je 0,1 ml 0,1 mol l^{-1} fosfatnog pufera pH 7.0. Sadržaj rastvorljivih proteina izražen je u mg proteina po gramu sveže materije.

4.5.5. Aktivnost gvajakol peroksidaze (GPX)

Aktivnost enzima peroksidaze određena je na osnovu transformacije gvajakola u tetragvajakol u toku 1 minuta (Simon et al., 1974). Promena apsorbance merena je spektrofotometrijski na $\lambda=436$ nm.

Enzim gvajakol peroksidaza je ekstrahovan iz 1 g svežeg biljnog materijala koji je homogenizovan u fosfatnom puferu pH 7.0. Homogenat je centrifugiran 10 minuta na 10000 g. 0,1 ml supernatanta dodat je u reakcioni medium koji je sadržavao 3,0 ml 0,1 mol l^{-1} fosfatnog-KOH pufera pH 7.0, 0,05 ml rastvora gvajakola (0,22 ml gvajakola do 100 ml destilovane vode) i 0,03 ml 12,3 mmol l^{-1} rastvora H_2O_2 . U slepu probu nije dodat ekstrakt enzima.

Aktivnost peroksidaze izražena je brojem U („unit“) po gramu sveže materije. Jedinica aktivnosti peroksidaze je ona količina enzima koja izaziva transformaciju 1 μmol gvajakola u toku 1 min. na 25 °C (Simon et al., 1974).

4.6. Statistička obrada podataka

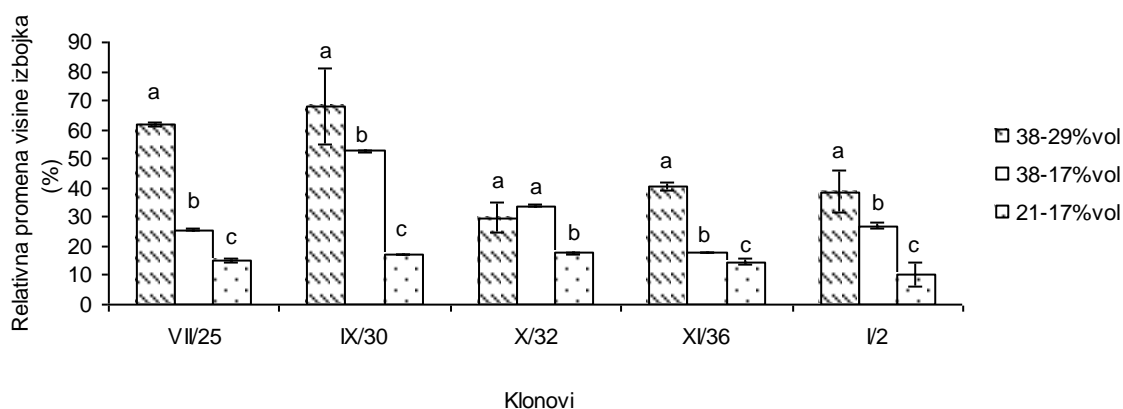
Dobijeni podaci obrađeni su pomoću programa Microsoft Excel i Statistika za Windows verzija 10.10. Statistička obrada podataka vršena je metodom analize varijanse (ANOVA) faktorijalnog ogleda. Poređenje srednjih vrednosti ispitivanih parametara (genotip, tretman) vršeno je putem Dankanovog testa (Duncan's multiple range test) za nivo značajnosti $p < 0.05$, ili t-testa. Rezultati su prikazani tabelarno i grafički. U opisu tabele, odnosno grafika, za svaki analizirani parametar data je najmanja zajednička razlika (NZR). Vrednosti tretmana koje su u tabelama ili graphicima označene istim slovom ne razlikuju se značajno za primenjeni stepen značajnosti. Najveća vrednost označena je slovom „a“, zatim vrednosti opadaju po abecednom nizu. Vrednosti su prikazane kao prosečna vrednost \pm standardna devijacija. Faktori korelacija su određeni između različitih parametara korišćenjem srednjih vrednosti u programu Statistika za Windows.

5. REZULTATI ISTRAŽIVANJA

5.1. Prvi eksperiment

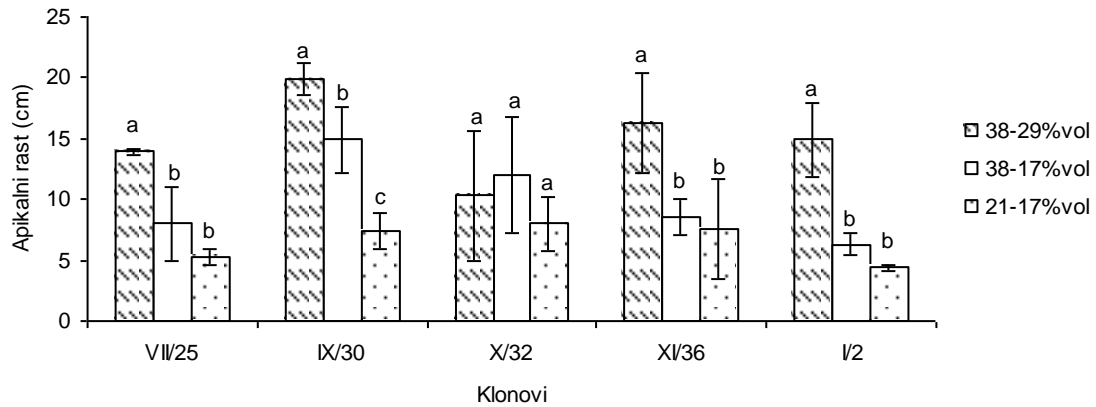
5.1.1. Morfometrijski parametri

Pod uticajem tretmana konstantne suše (21-17%vol), došlo je do značajne redukcije relativne visine izbojka kod svih klonova topole u poređenju sa kontrolom (38-29%vol) (Slika 14). Tretman suše praćene oporavkom (38-17%vol) takođe je uslovio značajno smanjenje relativne visine izbojka u odnosu na kontrolu kod većine klonova, ali u manjoj meri nego tretman S2 (9%vol). Izuzetak je klon X/32, kod koga su na tretmanu S1 (38-17%vol) utvrđene slične vrednosti kao na kontroli.



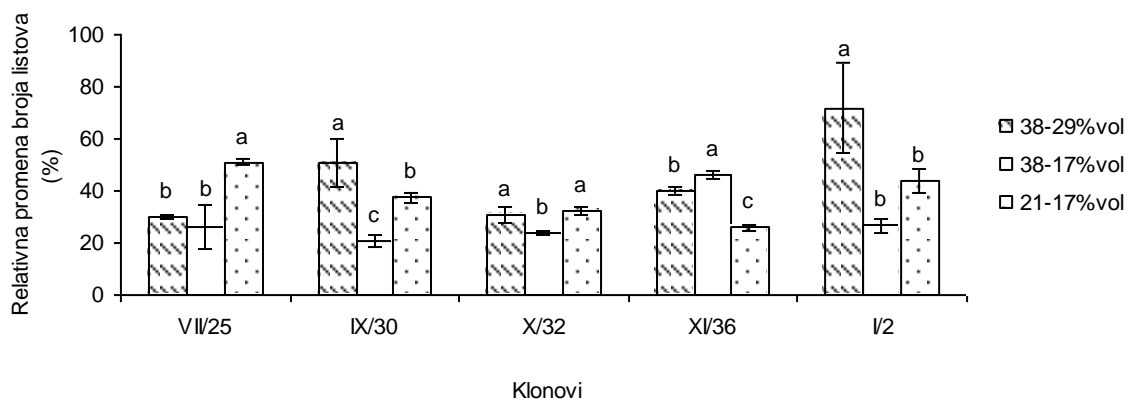
Slika 14. Relativna promena visine izbojka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 0,968; 12,044; 4,974; 1,651; 7,790)

U poređenju sa kontrolom (38-29%vol), apikalni rast je bio značajno redukovano na oba sušna tretmana (38-17%vol i 21-17%vol) kod svih klonova, izuzev kod klona X/32 gde među dobijenim vrednostima nisu utvrđene statistički značajne razlike (Slika 15). Tretman konstantne suše (21-17%vol) doveo je do smanjenja apikalnog rasta za oko 70% kod klona I/2 u poređenju sa kontrolom, dok je kod ostalih klonova zabeležen manji procenat redukcije. Statistički značajnih razlika u vrednostima ovog parametra između sušnih tretmana nije bilo, izuzev kod klona IX/30.



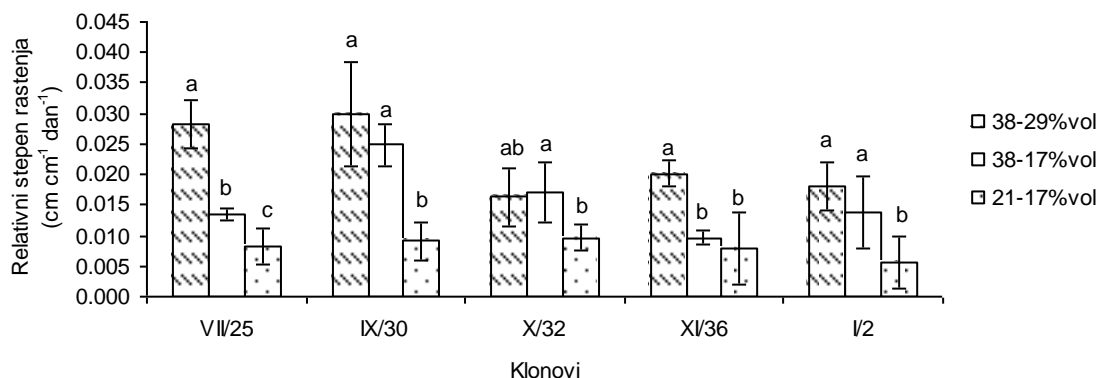
Slika 15. Apikalni rast u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta
(NZR redom po klonovima: 2,917; 3,043; 6,896; 5,540; 2,927)

Pod uticajem sušnih tretmana (38-17%vol i 21-17%vol) relativni broj listova je bio značajno smanjen kod klonova IX/30 i I/2 (Slika 16). Kod ostalih genotipova su uočena neujednačena variranja vrednosti ovog parametra na pomenutim tretmanima. Kod genotipova VII/25 i X/32, broj listova na tretmanu konstantne suše (21-17%vol) bio je sličan ili veći od broja listova na kontroli. Na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol) najveća vrednost ovog parametra uočena je kod genotipa XI/36.



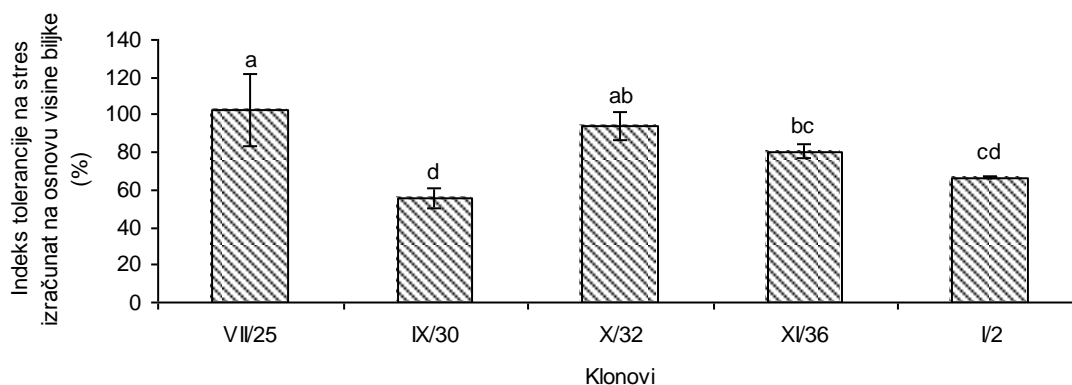
Slika 16. Relativna promena broja listova u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 7,688; 8,840; 3,178; 2,182; 16,630)

Vodni deficit na tretmanu konstantne suše (21-17%vol) uslovio je značajno smanjenje relativnog stepena rasteanja kod svih klonova, u poređenju sa kontrolom (38-29%vol) (Slika 17). Izuzetak je bio klon X/32, kod koga razlike u vrednostima ovog parametra na pomenuta dva tretmana nisu pokazale statističku značajnost.



Slika 17. Relativni stepen rasteanja u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 0,005; 0,009; 0,007; 0,006; 0,008)

Dobijene vrednosti indeksa tolerancije na stres izračunatog na osnovu visine biljke (eng. Plant height stress tolerance index, PHSI) ukazuju na specifična variranja među ispitivanim genotipovima (Slika 18). Najveća vrednost ovog indeksa je uočena kod klona VII/25, i bila je skoro duplo veća od one kod klona IX/30, koji je pokazao najmanji PHSI.



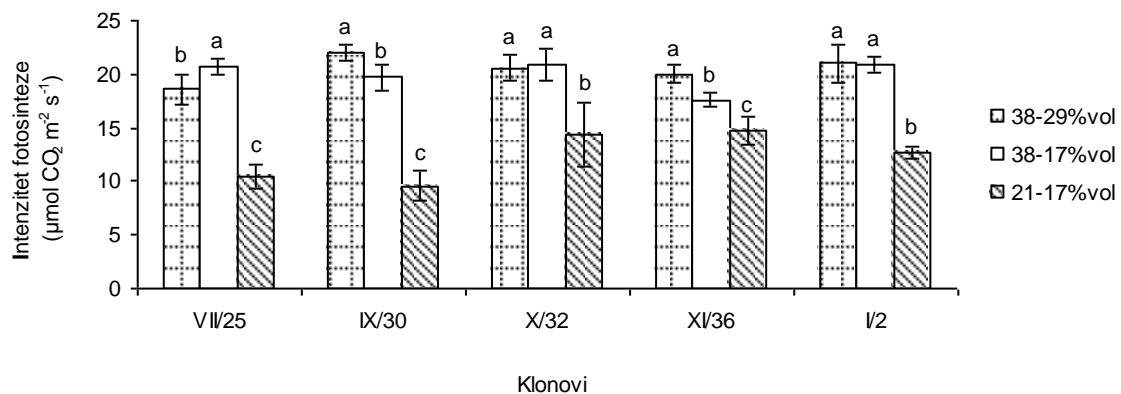
Slika 18. Indeks tolerancije na na stres izračunat na osnovu visine biljke kod ispitivanih klonova topole (NZR: 14,607)

5.1.2. Parametri razmene gasova

Parametri razmene gasova na tretmanima K (38-29%vol), S1 (38-17%vol) i S2 (21-17%vol) kvantifikovani prilikom oporavka i nakon njega

Parametri razmene gasova na tretmanima K, S1 i S2 mereni su neposredno posle uspostavljanja optimalnog snabdevanja biljaka vodom, čime su dobijeni podaci za oporavak (jedanaesti dan od početka primene tretmana). Takođe, merenja su vršena i četvrta dan nakon oporavka (petnaesti dan od početka primene tretmana). Pri oba merenja, ovi parametri varirali su u zavisnosti od tretmana i genotipa.

Rezultati merenja parametara razmene gasova pri oporavku prikazani su na Slikama 19-25. Intenzitet fotosinteze na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol) bio je kod većine klonova veći ili bez statistički značajnih razlika u odnosu na intenzitet fotosinteze kontrolnih biljaka (38-29%vol) (izuzeci su klonovi IX/30 i XI/36) (Slika 19). Na tretmanu konstantne suše (21-17%vol) intenzitet fotosinteze je značajno opao kod svih klonova. Klonovi X/32 i XI/36 su imali najveći intenzitet fotosinteze na pomenutom tretmanu u poređenju sa ostalim klonovima.

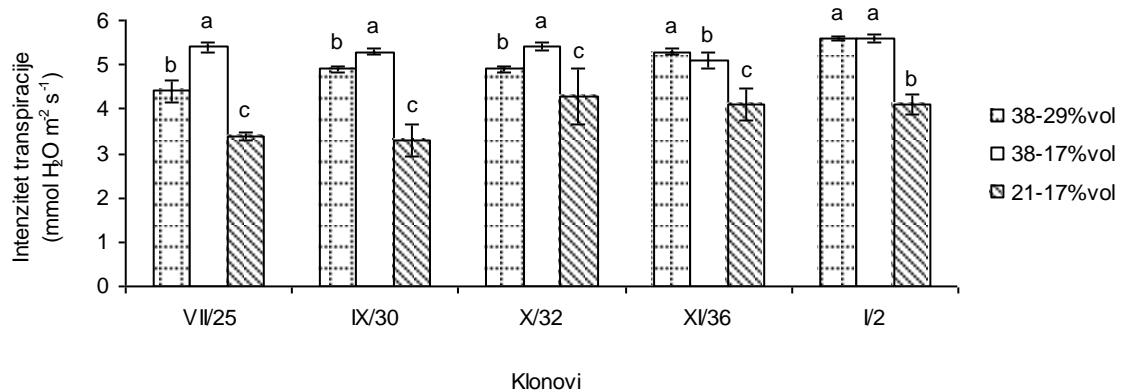


Slika 19. Intenzitet fotosinteze prilikom oporavka

(NZR redom po klonovima: 1,097; 1,133; 1,994; 0,938; 1,099)

Intenzitet transpiracije je pokazao isti trend promena kao i intenzitet fotosinteze i bio je najveći pri tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol), pokazujući veće ili slične vrednosti intenzitetu transpiracije kontrolnih biljaka (38-29%vol) (Slika 20). Jedino je kod genotipa XI/36 zabeležen značajno manji intenzitet transpiracije na tretmanu S1 (38-17%vol) u poređenju sa kontrolom. Pod uticajem tretmana konstantne suše (21-17%vol), kod svih

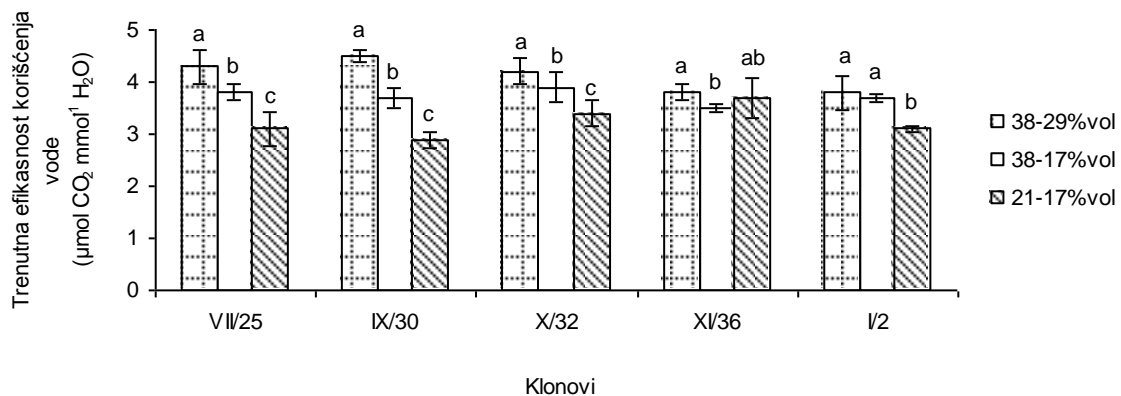
klonova je došlo do značajnog opadanja vrednosti pomenutog parametra, a najveće vrednosti su utvrđene kod klonova X/32, XI/36 i I/2.



Slika 20. Intenzitet transpiracije prilikom oporavka

(NZR redom po klonovima: 0,153; 0,215; 0,364; 0,234; 0,143)

U poređenju sa kontrolom (38-29%vol), vrednosti trenutne efikasnosti korišćenja vode su značajno opale na tretmanima suše (38-17%vol, 21-17%vol) kod većine klonova (Slika 21). Izuzeci su bili klon XI/36 koji je najefikasnije koristio vodu na tretmanu konstantne suše (21-17%vol), i klon I/2 kod koga nije bilo značajne razlike u vrednostima ovog parametra između kontrole (38-29%vol) i tretmana suše praćene oporavkom (38-17%vol). Uticaj tretmana konstantne suše (21-17%vol) doveo je do najveće redukcije trenutne efikasnosti korišćenja vode kod svih klonova, osim kod klona XI/36.

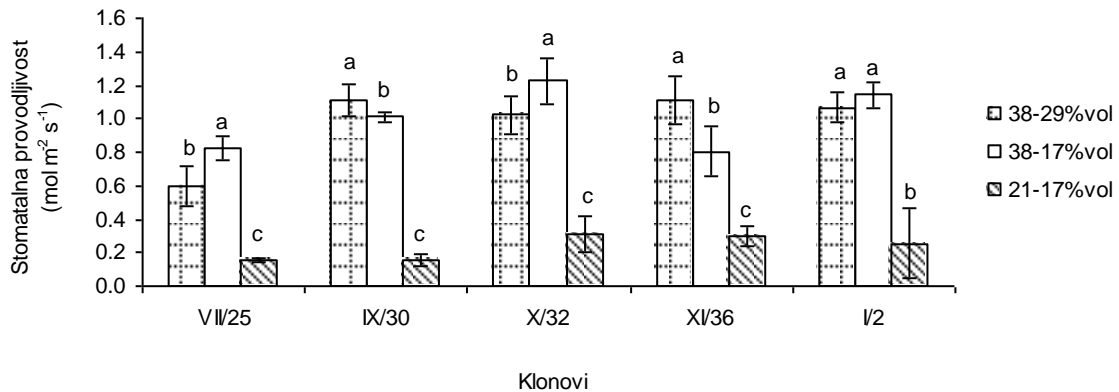


Slika 21. Trenutna efikasnost korišćenja vode prilikom oporavka

(NZR redom po klonovima: 0,271; 0,155; 0,263; 0,241; 0,196)

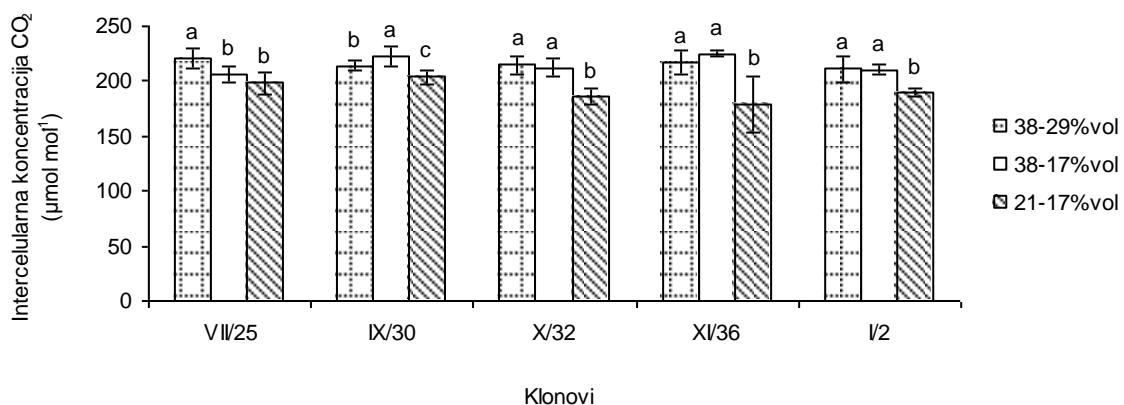
Pod uticajem tretmana konstantne suše (21-17%vol) kod svih klonova je došlo do značajnog opadanja stomatalne provodljivosti (Slika 22). Klonovi VII/25 i IX/30 su na

pomenutom tretmanu imali nižu vrednost ovog parametra u odnosu na ostale klonove, što je bilo utvrđeno i pri merenju intenziteta fotosinteze i transpiracije (Slike 19 i 20). U poređenju sa kontrolom, oporavak na tretmanu S1 (38-17%vol) doveo je do značajnog povećanja stomatalne provodljivost kod klonova VII/25 i X/32, dok kod klona I/2 nije bilo značajnih promena. Međutim, kod genotipova IX/30 i XI/36, vrednosti ovog parametra na tretmanu S1 (38-17%vol) su bile signifikantno niže u odnosu na kontrolu.



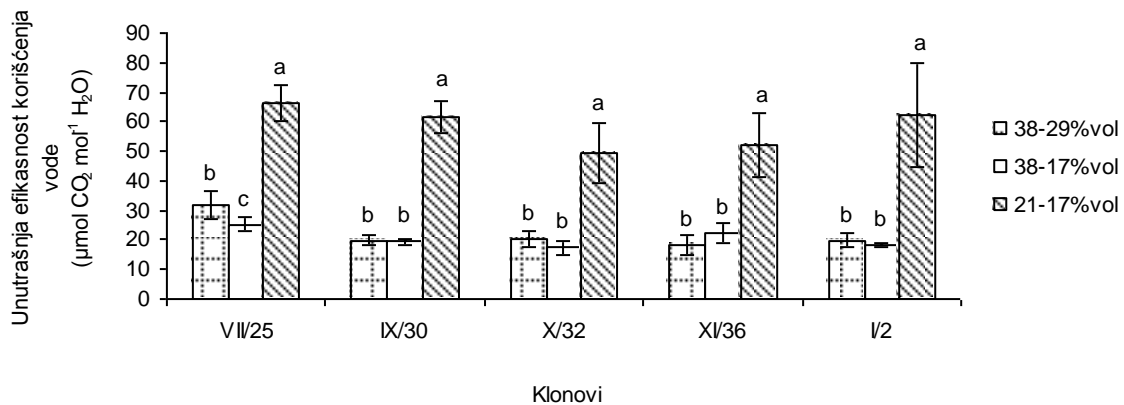
Slika 22. Stomatalna provodljivost prilikom oporavka
(NZR redom po klonovima: 0,078; 0,061; 0,115; 0,121; 0,132)

Tretman konstantne suše (21-17%vol) uslovio je značajnu redukciju intercelularne koncentracije CO₂ kod svih klonova u poređenju sa kontrolom (38-29%vol) (Slika 23). Statistički značajnih razlika u intercelularnoj koncentraciji CO₂ između kontrolnih i biljaka na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol) nije bilo kod većine klonova (izuzeci su klonovi VII/25 i IX/30).



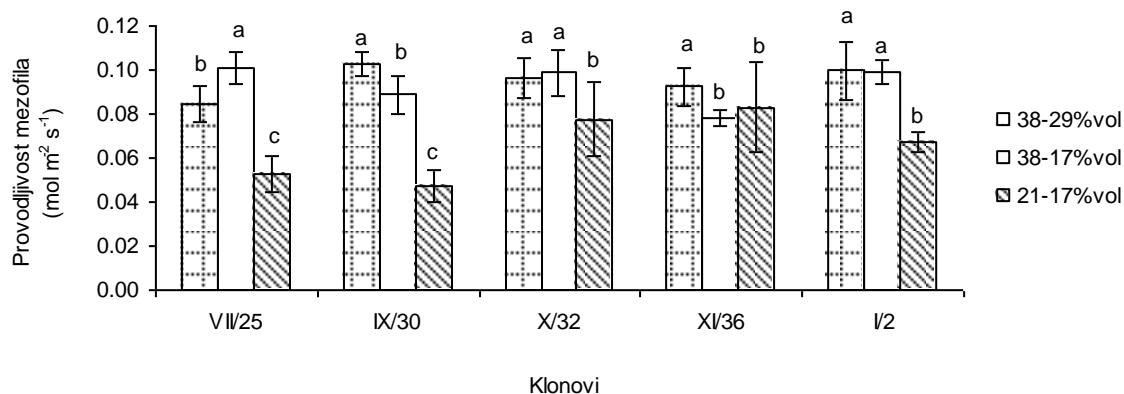
Slika 23. Intercelularna koncentracija CO₂ prilikom oporavka
(NZR redom po klonovima: 8,533; 6,430; 7,734; 10,586; 7,655)

Vodni deficit na tretmanu konstantne suše (21-17%vol) doveo je do statistički značajnog povećanja unutrašnje efikasnosti korišćenja vode kod svih klonova (Slika 24). Najveća vrednost ovog parametra na pomenutom tretmanu utvrđena je kod klona VII/25. Uticaj kontrole (38-29%vol) i suše praćene oporavkom (38-17%vol) međusobno se značajno razlikovao takođe kod genotipa VII/25.



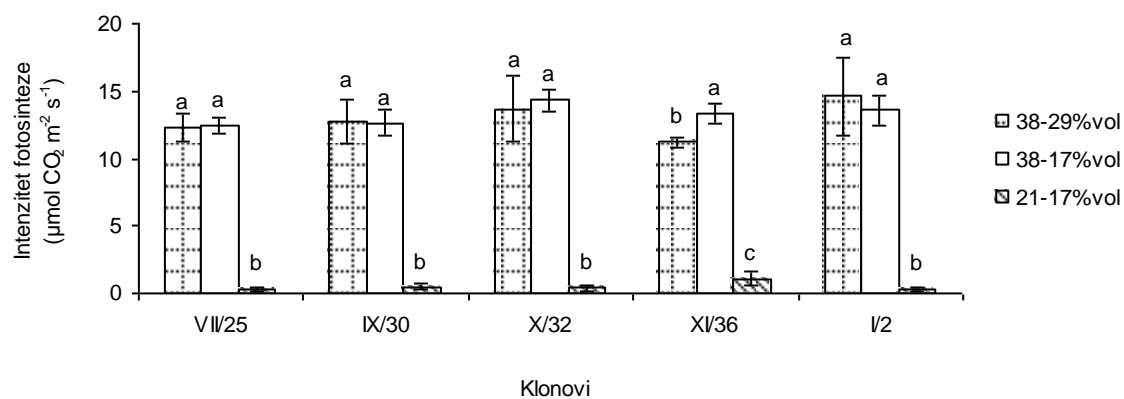
Slika 24. Unutrašnja efikasnost korišćenja vode prilikom oporavka (NZR redom po klonovima: 4,610; 3,139; 6,044; 6,641; 10,065)

U odnosu na kontrolu (38-29%vol), provodljivost mezofila se značajno smanjila pod uticajem tretmana konstantne suše (21-17%vol) kod svih ispitivanih klonova (Slika 25). Klonovi X/32 i XI/36 su na tretmanu S2 (21-17%vol) imali najveće vrednosti ovog parametra, što je utvrđeno i pri merenju intenziteta fotosinteze (Slika 19). Za razliku od njih, kod klonova VII/25 i IX/30 su uočene najmanje vrednosti provodljivosti mezofila na pomenutom tretmanu, koje su bile oko dva puta manje u poređenju sa vrednostima ovog parametra na kontroli (38-29%vol) i na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol).



Slika 25. Provodljivost mezofila prilikom oporavka
(NZR redom po klonovima: 0,008; 0,007; 0,012; 0,007; 0,008)

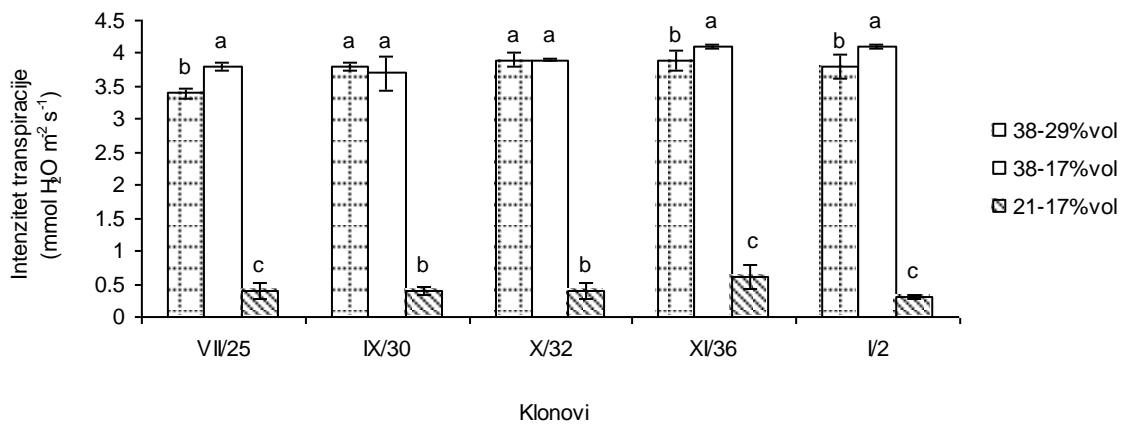
Rezultati merenja parametara razmene gasova nakon oporavka prikazani su na Slikama 26-32. Intenzitet fotosinteze je bio značajno redukovan pod uticajem tretmana konstantne suše (21-17%vol) kod svih klonova (Slika 26). Pomenuto smanjenje je kod većine klonova iznosilo u proseku 97% u poređenju sa kontrolom (38-29%vol). Nešto manju redukciju (90%) ovog parametra pokazao je klon XI/36. Razlika u intenzitetu fotosinteze koja je utvrđena između kontrole (38-29%vol) i suše praćene oporavkom (38-17%vol) bila je statistički značajna samo kod klona XI/36.



Slika 26. Intenzitet fotosinteze nakon oporavka
(NZR redom po klonovima: 0,670; 1,071; 1,473; 0,573; 1,756)

Intenzitet transpiracije bio je naročito visok pri tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol), u tolikoj meri da je bio veći ili bez statistički značajnih razlika u odnosu na intenzitet transpiracije kontrolnih biljaka (38-29%vol) (Slika 27). Značajno opadanje vrednosti pomenutog parametra uočeno je na tretmanu konstantne suše (21-17%vol) kod svih

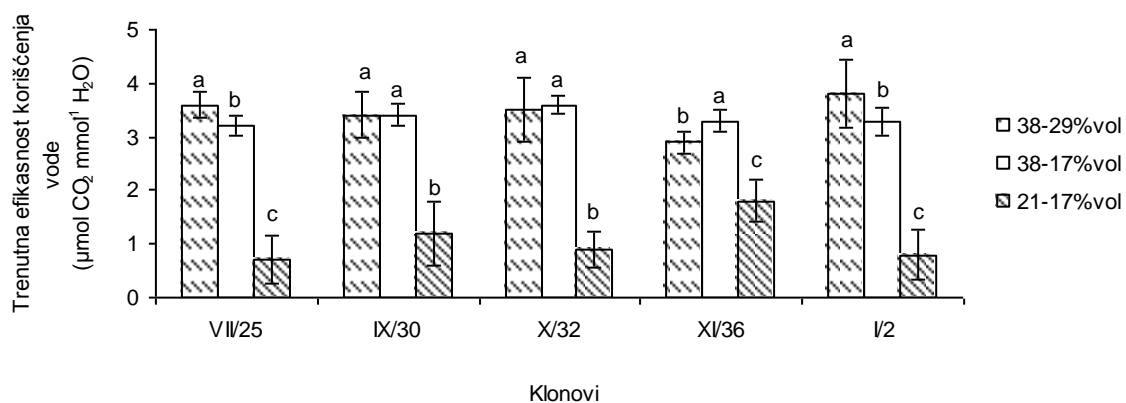
klonova. Najveći intenzitet transpiracije na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol) imali su klonovi XI/36 i I/2, a na tretmanu konstantne suše (21-17%vol) klon XI/36.



Slika 27. Intenzitet transpiracije nakon oporavka

(NZR redom po klonovima: 0,091; 0,154; 0,092; 0,131; 1,105)

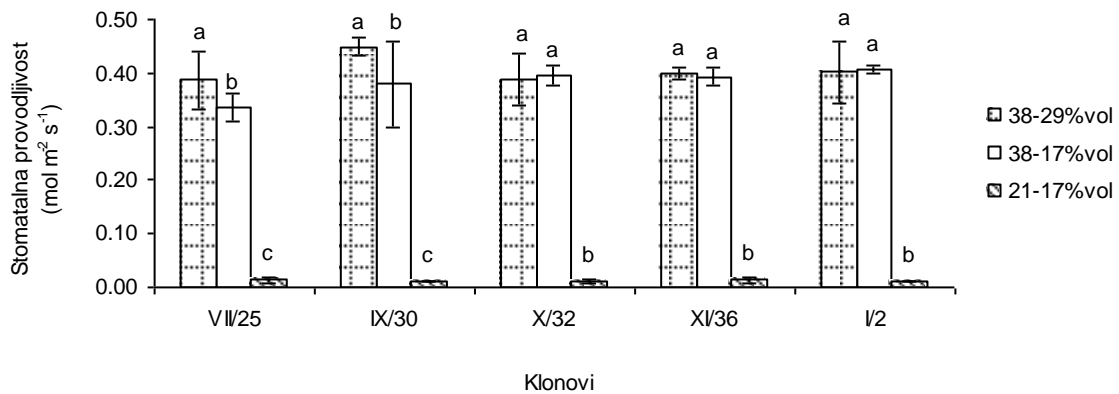
Trenutna efikasnost korišćenja vode na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol) je kod većine klonova bila bez statistički značajnih razlika ili veća u odnosu na trenutnu efikasnost korišćenja vode kontrolnih biljaka (38-29%vol) (Slika 28). Izuzetak su bili klonovi VII/25 i I/2, kod kojih je utvrđena značajno niža vrednost ovog parametra na tretmanu S1 (38-17%vol) u poređenju sa kontrolom. Pod uticajem tretmana konstantne suše (21-17%vol) došlo je do signifikantne redukcije WUE kod svih klonova. Najefikasniji po pitanju korišćenja vode na ovom tretmanu (21-17%vol) bio je klon XI/36.



Slika 28. Trenutna efikasnost korišćenja vode nakon oporavka

(NZR redom po klonovima: 0,309; 0,427; 0,401; 0,269; 0,457)

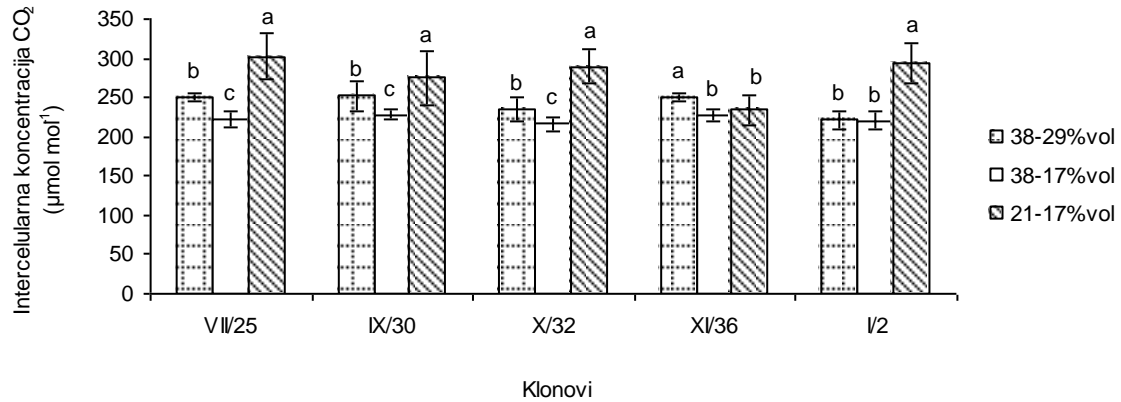
Stomatalna provodljivost na tretmanu konstantne suše (21-17%vol) bila je značajno smanjena kod svih klonova u poređenju sa kontrolom (38-29%vol) i tretmanom suše praćene oporavkom (38-17%vol) (Slika 29). Pomenuto smanjenje je u odnosu na kontrolu u proseku iznosilo 98%. Signifikantne razlike u vrednostima ovog parametra između kontrolnog (38-29%vol) i tretmana suše praćene oporavkom (38-17%vol) utvrđene su kod klonova VII/25 i IX/30.



Slika 29. Stomatalna provodljivost nakon oporavka

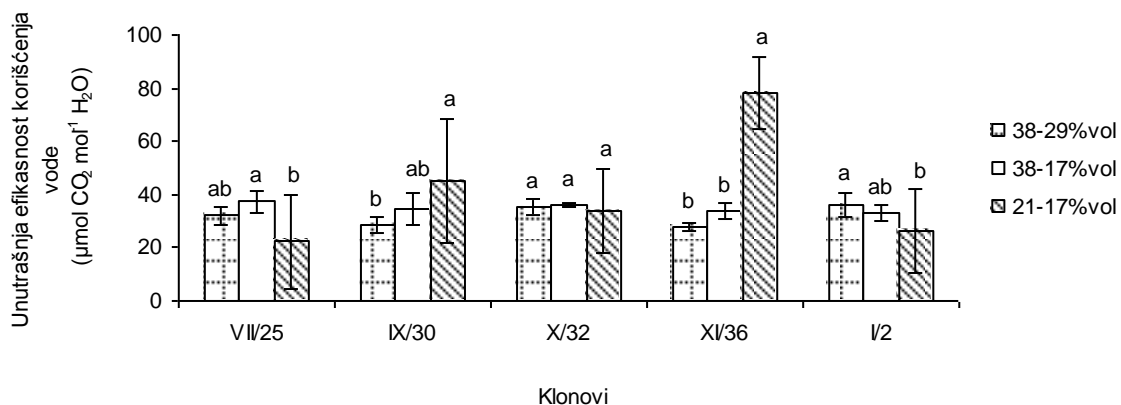
(NZR redom po klonovima: 0,034; 0,046; 0,030; 0,012; 0,032)

U poređenju sa kontrolom (38-29%vol), tretman konstantne suše (21-17%vol) uslovio je značajno povećanje intercelularne koncentracije CO₂ kod svih klonova, osim kod klona XI/36 (Slika 30). Između dobijenih vrednosti ovog parametra na kontroli i tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol) značajne razlike nisu bile uočene jedino kod klona I/2, dok je u ostalim slučajevima vrednost na tretmanu S1 (38-17%vol) bila signifikantno niža od kontrolne (38-29%vol).



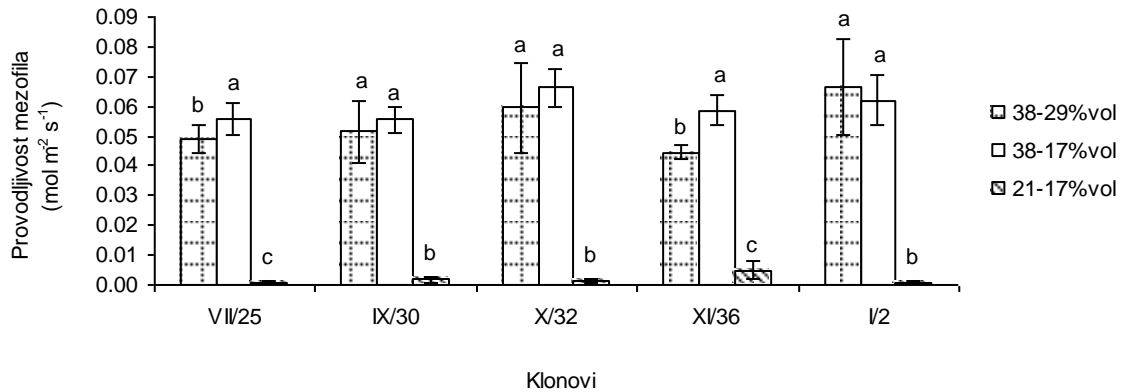
Slika 30. Intercelularna koncentracija CO₂ nakon oporavka
(NZR redom po klonovima: 17,657; 22,007; 15,633; 12,538; 17,310)

Pod uticajem tretmana konstantne suše (21-17%vol), unutrašnja efikasnost korišćenja vode neujednačeno je varirala kod ispitivanih klonova (Slika 31). Naime, klonovi VII/25, X/32 i I/2 su pokazali tendenciju smanjenja vrednosti ovog parametra na tretmanu S2 (21-17%vol) u poređenju sa kontrolom (38-29%vol). Razlike u dobijenim vrednostima između pomenuta dva tretmana bile su značajne samo kod klona I/2. S druge strane, kod klonova IX/30 i XI/36 je uočeno značajno povećanje vrednosti ovog parametra na tretmanu S2 (21-17%vol) u odnosu na kontrolu. U pomenutim uslovima, klon XI/36 je pokazao najveću vrednost ovog parametra, što je bio slučaj i sa intenzitetom fotosinteze, intenzitetom transpiracije i WUE (Slike 26, 27 i 28).



Slika 31. Unutrašnja efikasnost korišćenja vode nakon oporavka
(NZR redom po klonovima: 10,219; 13,540; 9,108; 7,726; 9,264)

Tretman konstantne suše (21-17%vol) je doveo do značajnog smanjenja provodljivosti mezofila kod svih klonova (Slika 32). U odnosu na kontrolu (38-29%vol), redukcija na tretmanu S2 (21-17%vol) iznosila je u proseku 96%. Među ispitivanim genotipovima, najveću provodljivost mezofila na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol) imao je klon X/32, a na tretmanu konstantne suše (21-17%vol) klon XI/36.



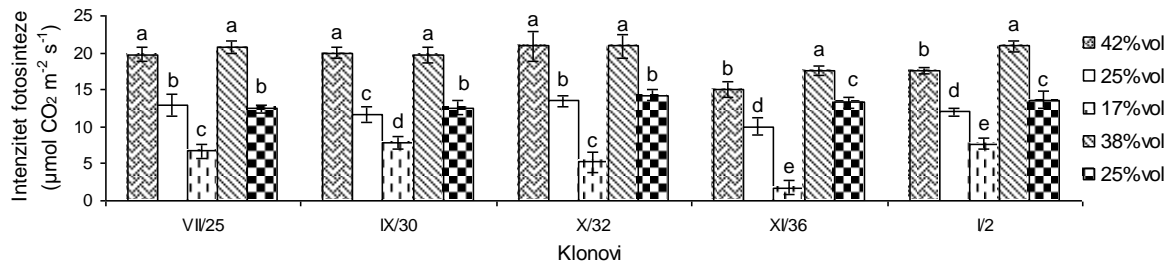
Slika 32. Provodljivost mezofila nakon oporavka
(NZR redom po klonovima: 0,004; 0,006; 0,009; 0,004; 0,010)

Parametri razmene gasova na tretmanu suše praćene oporavkom (S1) pri različitim nivoima momentalne vlažnosti zemljišta

Tokom eksperimenta, parametri razmene gasova na tretmanu suše praćene oporavkom (S1) mereni su pet puta, pri različitim nivoima momentalne vlažnosti zemljišta: na početku primene tretmana (42%vol), pre oporavka (25%vol, 17%vol), prilikom oporavka (38%vol) i nakon oporavka (25%vol). Pomenuti parametri varirali su u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta i genotipa (Slike 33-39).

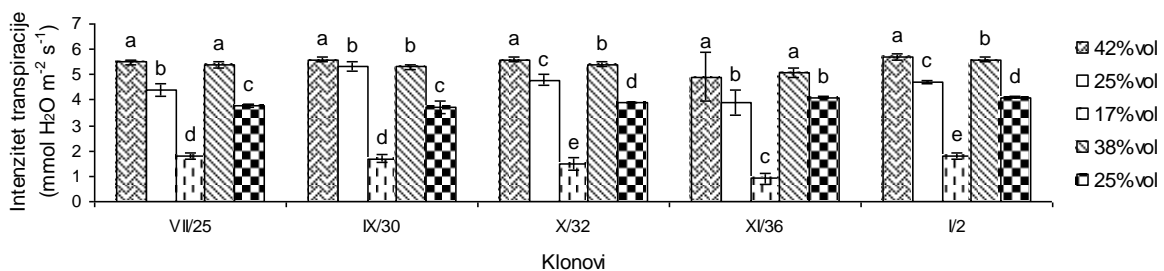
Pod uticajem suše nastale usled niske momentalne vlažnosti zemljišta pre dodavanja vode (25%vol, 17%vol), došlo je do statistički značajnog opadanja intenziteta fotosinteze kod svih klonova (Slika 33). Ovakva tendencija je naročito bila izražena pri nižoj momentalnoj vlažnosti zemljišta (17%vol). U takvim uslovima, klon XI/36 je pokazao najmanju vrednost ovog parametra, a klonovi IX/30 i I/2 najveću. Oporavak (38%vol) je imao stimulatívni efekat na intenzitet fotosinteze kod svih genotipova, jer su tada vrednosti pomenutog parametra bile veće ili bez statistički značajnih razlika u odnosu na početne vrednosti (Mvz 42%vol). Klon XI/36 je imao najmanju vrednost intenziteta fotosinteze pod uticajem opravka, a klonovi X/32 i I/2 najveću. Najbolji oporavak fotosinteze se ipak može pripisati

klonu I/2, koji je pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 38%vol pokazao značajno veću vrednost ovog parametra u poređenju sa vrednosti pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42%vol. Nakon oporavka, kada je Mvz opala na 25%vol, došlo je do značajnog smanjenja intenziteta fotosinteze kod svih klonova u poređenju sa oporavkom (38%vol).



Slika 33. Intenzitet fotosinteze na tretmanu S1 u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 0,992; 0,925; 1,298; 0,868; 0,706)

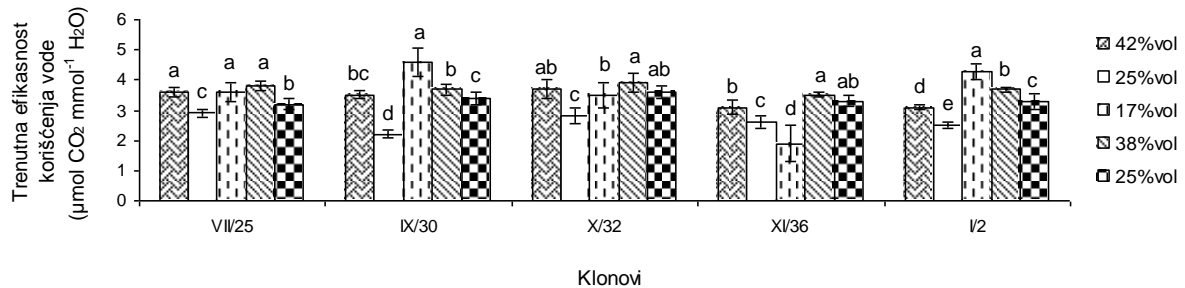
Dinamika promene intenziteta transpiracije pokazala je isti trend kao i intenzitet fotosinteze: smanjenje pre oporavka, povećanje pri oporavku i ponovo smanjenje sa opadanjem nivoa momentalne vlažnosti zemljišta (Slika 34). Takođe, pod uticajem vodnog deficita neposredno pre oporavka (17%vol), vrednosti ovog parametra su kod svih klonova bile u najvećoj meri redukovane. Stimulativni efekat oporavka (38%vol) se najbolje ogledao kod klona XI/36, koji se izdvojio kao jedini genotip kod koga je vrednost intenziteta transpiracije pri oporavku bila veća od vrednosti ovog parametra pri Mvz 42%vol.



Slika 34. Intenzitet transpiracije na tretmanu S1 u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 0,132; 0,156; 0,152; 0,254; 0,074)

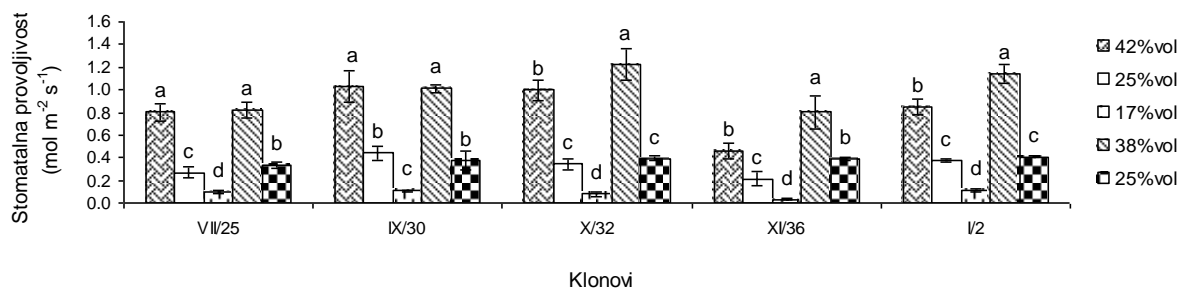
U uslovima vodnog deficita pre oporavka, pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17%vol, trenutna efikasnost korišćenja vode je bila veća ili bez statistički značajnih razlika u odnosu na trenutnu efikasnost korišćenja vode biljaka pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42%vol (Slika 35). Izuzetak je bio klon XI/36, sa značajno nižim WUE u pomenutim

uslovima dok su se klonovi IX/30 i I/2 tada pokazali najefikasnijim u korišćenju vode. Oporavak (38%vol) je takođe imao stimulativni efekat na WUE, jer su vrednosti ovog parametra bile slične ili veće u poređenju sa vrednostima pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42%vol. Umeren vodni deficit nakon oporavka, pri Mvz 25%vol, uslovio je prilično visoke vrednosti ovog parametra koje se kod većine genotipova nisu značajno razlikovale ili su bile veće u odnosu na vrednosti pri Mvz 42%vol (izuzetak je bio klon VII/25 kod koga su utvrđene signifikantno niže vrednosti od početnih).



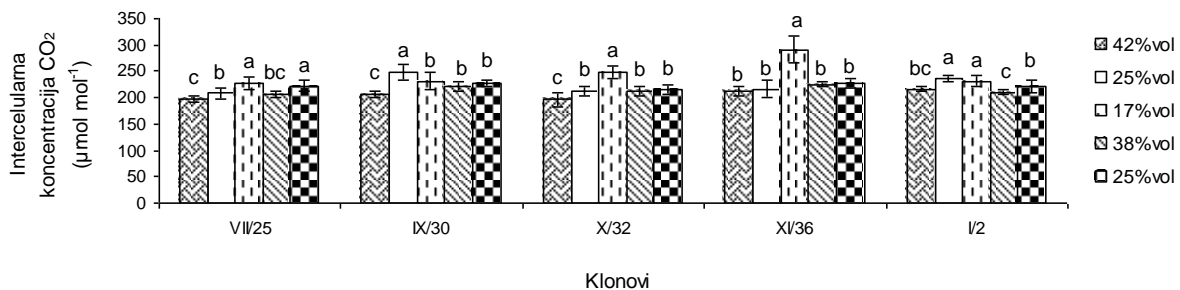
Slika 35. Trenutna efikasnost korišćenja vode na tretmanu S1 u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 0,226; 0,255; 0,272; 0,296; 0,171)

Stomatalna provodljivost je kod svih klonova bila najznačajnije redukovana pri jakom vodnom deficitu pre oporavka (17%vol) (Slika 36). Ponovno uspostavljanje optimalnog snabdevanja biljaka vodom – oporavak (38%vol) dovelo je do povećanja stomatalne provodljivosti kod svih genotipova, do te mere da je ona bila veća ili bez statistički značajnih razlika u odnosu na stomatalnu provodljivost pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42%vol. U poređenju sa početnim vrednostima (pri Mvz 42%vol), povećanje stomatalne provodljivosti pri oporavku (38%vol) bilo je najveće kod klona I/2. Vodni deficit nakon oporavka (25%vol) uslovio je značajnu redukciju stomatalne provodljivosti kod svih genotipova.



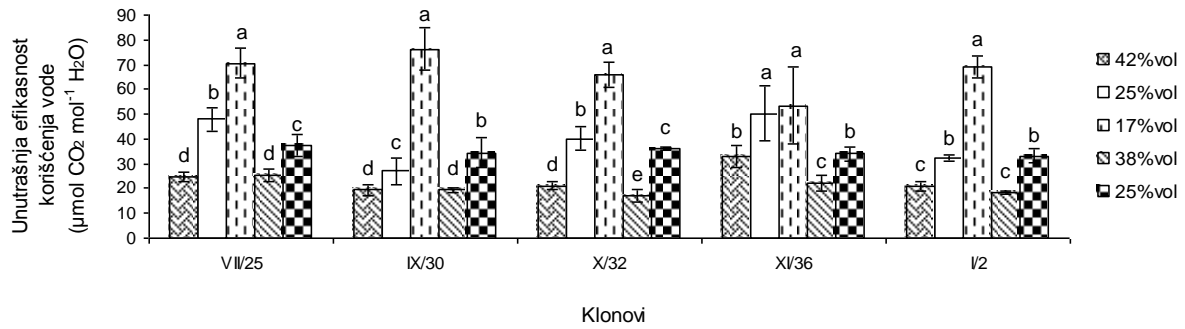
Slika 36. Stomatalna provodljivost na tretmanu S1 u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 0,050; 0,075; 0,074; 0,074; 0,047)

Sa opadanjem nivoa momentalne vlažnosti zemljišta (42%vol, 25%vol, 17%vol), intercelularna koncentracija CO₂ pokazala je trend povećanja kod svih genotipova (Slika 37). Kod klonova VII/25, X/32 i XI/36 najznačajnije povećanje ovog parametra je utvrđeno u uslovima vodnog deficita neposredno pre oporavka (17%vol). Kod preostala dva klona (IX/30 i I/2) najveće vrednosti ovog parametra uočene su takođe pre oporavka, ali pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 25%vol. Prilikom oporavka (38%vol), vrednosti intercelularne koncentracije CO₂ su kod svih klonova bile veće ili bez statistički značajnih razlika u odnosu na vrednosti pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42%vol, što je bio slučaj i sa vrednostima nakon oporavka (Mvz 25%vol). Klon XI/36 se izdvojio kao genotip koji je imao najviše vrednosti ovog parametra neposredno pre oporavka (17%vol), kao i tokom oporavka (38%vol).



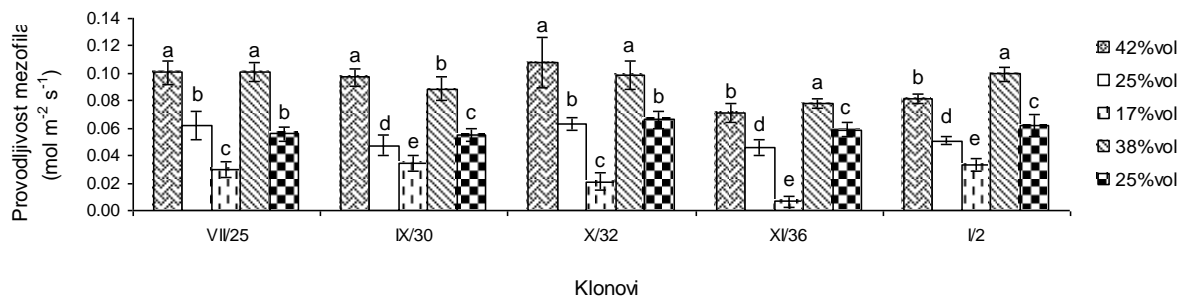
Slika 37. Intercelularna koncentracija CO₂ na tretmanu S1 u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 9,278; 10,942; 10,152; 14,023; 7,334)

Sa povećanjem vodnog deficita u zemljištu (42%vol, 25%vol, 17%vol), unutrašnja efikasnost korišćenja vode imala je tendenciju povećanja kod svih klonova (Slika 38). Najznačajnije povećanje ovog parametra uočeno je pri najnižem nivou momentalne vlažnosti zemljišta (17%vol), dok su najniže vrednosti zabeležene u uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (42%vol, 38%vol). Najveću unutrašnju efikasnost korišćenja vode pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17%vol imao je klon IX/30. Suša nakon oporavka (25%) takođe je dovela do značajnog povećanja ovog parametra u odnosu na početne vrednosti (42%vol) (izuzetak je bio klon XI/36 gde se dobijena vrednost nije značajno razlikovala od početne).



Slika 38. Unutrašnja efikasnost korišćenja vode na tretmanu S1 u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 3,923; 5,024; 3,203; 8,587; 2,521)

Provodljivost mezofila se menjala slično kao i intenzitet fotosinteze. Vrednosti ovog parametra su bile najveće u uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (42%vol, 38%vol), sa tendencijom opadanja kako se momentalna vlažnost zemljišta snižavala (Slika 39). Klonovi VII/25, IX/30 i I/2 su se izdvojili kao genotipovi sa najvećom provodljivošću mezofila u uslovima suše neposredno pre oporavka (17%vol), što je bilo utvrđeno i pri merenju intenziteta fotosinteze (Slika 33).



Slika 39. Provodljivost mezofila na tretmanu S1 u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 0,007; 0,006; 0,001; 0,005; 0,005)

5.1.3. Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos

U odnosu na kontrolu (38-29%vol), sušni tretmani (38-17%vol i 21-17%vol) nisu ispoljili negativan uticaj na parametar Fv/Fm kod ispitivanih klonova topole prilikom oporavka, kao i nakon njega (Tabela 10). Jedini izuzetak dogodio se kod klona VII/25 u merenju prilikom oporavka, kada su pomenuti tretmani doveli do značajnog opadanja

vrednosti parametra Fv/Fm. Pomenuta redukcija se može smatrati indikativnom za potvrđivanje narušavanja fotohemijske efikasnosti PSII.

Tabela 10. Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos prilikom oporavka i nakon njega u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Klon	Mvz (%vol)	Fv/Fm	
		prilikom oporavka	nakon oporavka
VII/25	38-29	0,82 ± 0,00 a	0,80 ± 0,01 a
	38-17	0,82 ± 0,00 b	0,77 ± 0,01 a
	21-17	0,81 ± 0,00 b	0,80 ± 0,02 a
NZR:		0,006	0,020
IX/30	38-29	0,78 ± 0,05 a	0,78 ± 0,02 a
	38-17	0,80 ± 0,01 a	0,79 ± 0,02 a
	21-17	0,82 ± 0,01 a	0,79 ± 0,01 a
NZR:		0,044	0,026
X/32	38-29	0,81 ± 0,02 ab	0,77 ± 0,03 a
	38-17	0,80 ± 0,01 b	0,79 ± 0,01 a
	21-17	0,82 ± 0,01 a	0,80 ± 0,01 a
NZR:		0,022	0,030
XI/36	38-29	0,80 ± 0,00 b	0,77 ± 0,01 b
	38-17	0,80 ± 0,01 b	0,81 ± 0,02 a
	21-17	0,82 ± 0,01 a	0,81 ± 0,01 a
NZR:		0,009	0,024
I/2	38-29	0,81 ± 0,02 a	0,79 ± 0,01 b
	38-17	0,81 ± 0,01 a	0,81 ± 0,01 a
	21-17	0,82 ± 0,00 a	0,80 ± 0,01 ab
NZR:		0,020	0,015

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

5.1.4. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata

Koncentracija pigmenata u listovima ispitivanih klonova nije značajno opala pod uticajem sušnih tretmana (38-17%vol i 21-17%vol) (Tabela 11). Sadržaj hlorofila i karotenoida je na tretmanima suše bio veći ili bez statistički značajnih razlika u odnosu na vrednosti na kontroli (38-29%vol). Uticaj dva sušna tretmana međusobno se značajno razlikovao kod klonova: VII/25 (sadržaj hlorofila b), IX/30, X/32 (sadržaj hlorofila a i sadržaj hlorofila a+b) i I/2 (sadržaj hlorofila a). U navedenim slučajevima, najveća koncentracija pomenutih pigmenata bila je utvrđena na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol), sa izuzetkom kod klona VII/25, kada je u pitanju sadržaj hlorofila b. Na

tretmanu konstantne suše (21-17%vol), klon I/2 je imao najveće vrednosti svih fotosintetičkih pigmenata u poređenju sa ostalim klonovima.

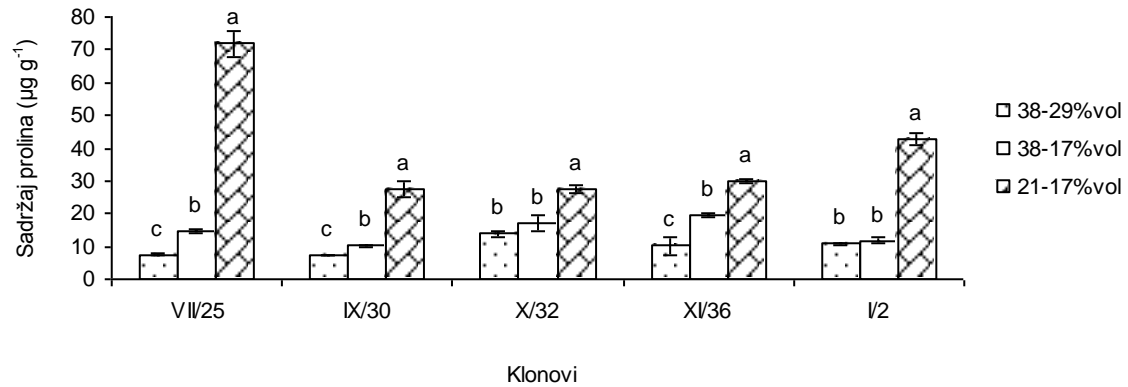
Tabela 11. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Klon	Mvz (%vol)	Hlorofil a	Hlorofil b mg g ⁻¹ suve materije	Hlorofil a+b	Karotenoidi
VII/25	38-29	6,49 ± 0,94 b	1,93 ± 0,16 c	8,42 ± 1,07 b	1,93 ± 0,22 b
	38-17	10,84 ± 0,02 a	2,89 ± 0,04 b	13,73 ± 0,03 a	3,04 ± 0,01 a
	21-17	10,72 ± 0,02 a	3,35 ± 0,03 a	14,07 ± 0,03 a	3,21 ± 0,01 a
NZR:		1,085	0,199	1,237	0,259
IX/30	38-29	8,19 ± 0,30 c	3,20 ± 1,16 a	11,39 ± 1,40 ab	3,04 ± 0,96 a
	38-17	10,01 ± 0,07 a	3,00 ± 0,09 a	13,01 ± 0,02 a	3,04 ± 0,08 a
	21-17	8,61 ± 0,10 b	2,64 ± 0,24 a	11,25 ± 0,34 b	2,50 ± 0,02 a
NZR:		0,375	1,366	1,657	1,114
X/32	38-29	5,55 ± 0,46 c	2,53 ± 0,53 a	8,08 ± 0,35 c	1,54 ± 0,29 b
	38-17	9,61 ± 0,36 a	3,35 ± 0,66 a	12,96 ± 1,01 a	2,87 ± 0,06 a
	21-17	8,67 ± 0,01 b	2,46 ± 0,13 a	11,14 ± 0,13 b	2,65 ± 0,05 a
NZR:		0,674	0,984	1,239	0,349
XI/36	38-29	8,84 ± 0,93 b	3,21 ± 0,34 a	12,05 ± 1,09 b	2,64 ± 0,22 b
	38-17	10,54 ± 0,01 a	2,99 ± 0,12 a	13,52 ± 0,13 a	3,21 ± 0,02 a
	21-17	11,01 ± 0,01 a	3,14 ± 0,03 a	14,15 ± 0,04 a	3,39 ± 0,01 a
NZR:		1,076	0,420	1,265	0,255
I/2	38-29	6,59 ± 0,48 c	2,36 ± 0,14 b	8,95 ± 0,59 b	2,02 ± 0,15 b
	38-17	15,03 ± 0,04 a	4,86 ± 0,21 a	19,89 ± 0,17 a	4,40 ± 0,02 a
	21-17	13,88 ± 0,46 b	4,95 ± 0,72 a	18,83 ± 1,17 a	3,60 ± 0,81 a
NZR:		0,773	0,878	1,527	0,949

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

5.1.5. Sadržaj prolina

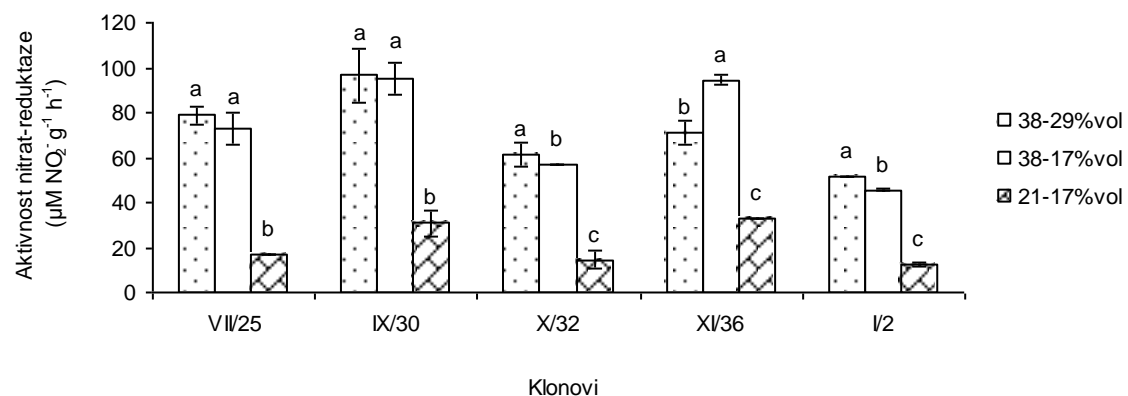
Sadržaj prolina u listovima ispitivanih klonova se povećavao sa jačinom vodnog deficita (Slika 40). Na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol), sadržaj prolina je kod klonova X/32 i I/2 bio bez statistički značajnih razlika u odnosu na sadržaj prolina kontrolnih biljaka, dok su kod preostala tri klona (VII/25, IX/30 i XI/36) uočene signifikantno veće vrednosti. Pod uticajem tretmana konstantne suše (21-17%vol) sadržaj prolina se značajno povećao kod svih klonova, a najveće povećanje je utvrđeno kod klonova VII/25 (devet puta veće u odnosu na kontrolu) i I/2 (četiri puta veće u odnosu na kontrolu).



Slika 40. Sadržaj prolina u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 4,665; 2,711; 3,449; 3,005; 2,285)

5.1.6. Aktivnost nitrat-reduktaze (ANR)

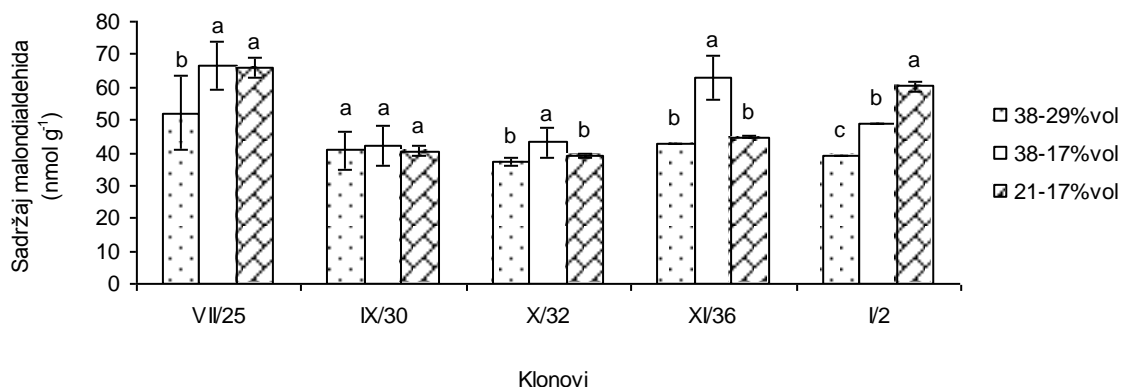
Tretman konstantne suše (21-17%vol) je uticao na značajno smanjenje aktivnosti nitrat-reduktaze u listovima kod svih klonova topole (Slika 41). U poređenju sa kontrolom (38-29%vol), vrednost ovog parametra na tretmanu konstantne suše se najviše redukovala kod klona VII/25 (skoro 5 puta), a najmanje kod klona XI/36 (2 puta). Dobijene vrednosti ovog parametra na tretmanu suše praćene oporavkom (38-17%vol) bile su signifikantno niže od onih na kontroli kod genotipova X/32 i I/2, dok su kod preostla tri klona (VII/25, IX/30, XI/36) one bile slične ili veće u odnosu na kontrolu. Najveću aktivnost ovog enzima na pomenuta dva tretmana (38-29%vol i 38-17%vol) pokazao je klon IX/30.



Slika 41. Aktivnost nitrat-reduktaze u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 9,594; 17,547; 3,249; 6,685; 1,142)

5.1.7. Sadržaj malondialdehida (MDA)

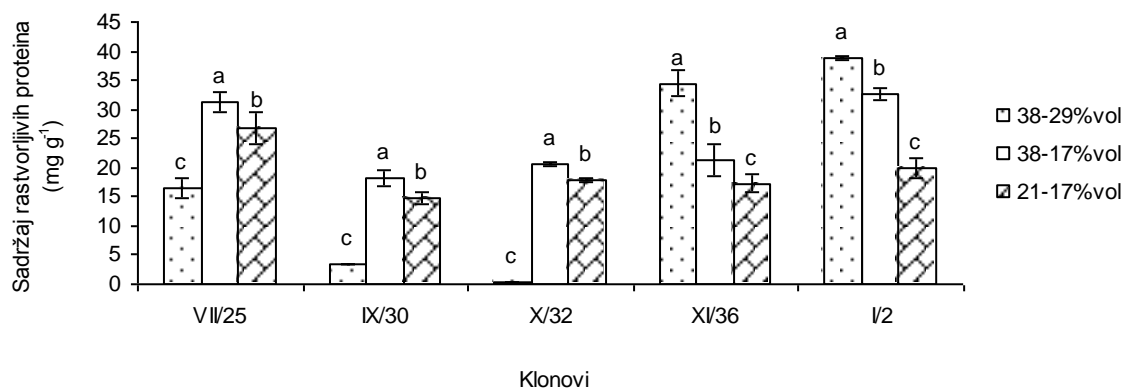
Pod uticajem sušnih tretmana (38-17% vol i 21-17% vol) sadržaj malondialdehida se povećao kod svih klonova topole (Slika 42). Jedino je kod genotipa IX/30 na tretmanu konstantne suše (21-17% vol) uočena niža vrednost u poređenju sa kontrolom (38-29% vol), ali se nije statistički značajno razlikovala od nje. Kod klonova IX/30, X/32, XI/36 sadržaj MDA se na tretmanu S2 (21-17% vol) nije značajno razlikovao od vrednosti na kontroli, dok je kod preostala dva klona (VII/25 i I/2) on bio signifikantno veći u poređenju sa kontrolom. Među sušnim tretmanima nije bilo statistički značajnih razlika u vrednostim ovog parametra kod klonova VII/25 i IX/30, dok je kod klonova X/32 i XI/36 vrednost bila značajno veća na tretmanu S1 (38-17% vol). Jedino je genotip I/2 pokazao postepeno povećanje sadržaja MDA sa napredovanjem vodnog deficita na primenjenim tretmanima.



Slika 42. Sadržaj malondialdehida u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR redom po klonovima: 10,306; 6,377; 3,554; 4,926; 1,259)

5.1.8. Sadržaj rastvorljivih proteina

Sadržaj rastvorljivih proteina se pod uticajem momentalne vlažnosti zemljišta menjao specifično u zavisnosti od genotipa (Slika 43). Sušni tretmani (38-17% vol i 21-17% vol) su doveli do značajnog povećanja sadržaja rastvorljivih proteina u odnosu na kontrolu (38-29% vol) kod klonova VII/25, IX/30 i X/32. Međutim, kod klonova XI/36 i I/2 vrednosti ovog parametra su pokazale opadanje sa povećanjem vodnog deficita, te su na tretmanu konstantne suše (21-17% vol) uočene značajno manje vrednosti u poređenju sa ostalim tretmanima.



Slika 43. Sadržaj rastvorljivih proteina u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta
(NZR redom po klonovima: 3,387; 1,598; 0,565; 3,565; 1,885)

5.1.9. Aktivnost gvajakol peroksidaze (GPX)

Variranja u aktivnosti gvajakol peroksidaze pod uticajem sušnih tretmana (38-17% vol i 21-17%vol) bila su genotipski specifična (Tabela 12). U odnosu na kontrolu (38-29%vol), sušni tretmani su uticali na značajnu redukciju ovog enzima kod klonova VII/25, IX/30 i X/32. Međutim, kod klona XI/36 vrednosti ovog parametra na sušnim tretmanima su bile slične kontrolnim vrednostima, dok su kod klona I/2 bile statistički veće u odnosu na njih.

Tabela 12. Aktivnost gvajakol peroksidaze u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Klon	Mvz (%vol)	Aktivnost gvajakol peroksidaze (μ mol gvajakol min^{-1} mg^{-1} proteina)
VII/25	38-29	0,040 \pm 0,000 a
	38-17	0,001 \pm 0,000 c
	21-17	0,004 \pm 0,001 b
NZR:		0,001
IX/30	38-29	0,118 \pm 0,005 a
	38-17	0,001 \pm 0,000 b
	21-17	0,012 \pm 0,014 b
NZR:		0,014
X/32	38-29	0,688 \pm 0,145 a
	38-17	0,004 \pm 0,000 b
	21-17	0,006 \pm 0,003 b
NZR:		0,134
XI/36	38-29	0,003 \pm 0,000 ab
	38-17	0,002 \pm 0,001 b
	21-17	0,004 \pm 0,001 a
NZR:		0,001
I/2	38-29	0,003 \pm 0,000 c
	38-17	0,015 \pm 0,000 a
	21-17	0,004 \pm 0,000 b
NZR:		0,001

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

5.1.10. Korelacije

Pomoću programa Statistika za Windows urađena je analiza dobijenih podataka za svaki klon pojedinačno, na tretmanu S1. Korelacije između parametara razmene gasova na pomenutom tretmanu prikazane su u Tabelama 13-17.

Značajna pozitivna korelacija je kod svih klonova utvrđena između:

- intenziteta fotosinteze (A) i intenziteta transpiracije (E) (izuzetak je klon IX/30),
- intenziteta fotosinteze (A) i stomatalne provodljivosti (g_s),
- intenziteta fotosinteze (A) i provodljivosti mezofila (g_m),
- intenziteta transpiracije (E) i provodljivosti mezofila (g_m) (izuzeci su klonovi IX/30 i I/2),
- stomatalne provodljivosti (g_s) i provodljivosti mezofila (g_m).

Značajna negativna korelacija je kod većine klonova konstatovana između:

- intenziteta fotosinteze (A) i unutrašnje efikasnosti korišćenja vode (WUEi) (izuzetak je klon IX/30),
- intenziteta transpiracije (E) i unutrašnje efikasnosti korišćenja vode (WUEi) (izuzetak je klon XI/36),
- intercelularne koncentracije CO_2 (c_i) i provodljivosti mezofila (g_m) (izuzeci su klonovi IX/30 i XI/36).

Tabela 13. Korelacije između parametara razmene gasova na tretmanu S1 kod klona VII/25

	A	E	WUE	g_s	c_i	WUEi	g_m
A	1,00	0,96*	0,28	0,98*	-0,88*	-0,95*	1,00*
E	0,96*	1,00	0,00	0,89*	-0,91*	-0,94*	0,96*
WUE	0,28	0,00	1,00	0,45	-0,07	-0,12	0,28
g_s	0,98*	0,89*	0,45	1,00	-0,83	-0,91*	0,98*
c_i	-0,88*	-0,91*	-0,07	-0,83	1,00	0,77	-0,91*
WUEi	-0,95*	-0,94*	-0,12	-0,91*	0,77	1,00	-0,93*
g_m	1,00*	0,96*	0,28	0,98*	-0,91*	-0,93*	1,00

*Označene korelacije su značajne na nivou značajnosti $p < 0,05$

Tabela 14. Korelacije između parametara razmene gasova na tretmanu S1 kod klona IX/30

	A	E	WUE	g_s	c_i	WUEi	g_m
A	1,00	0,80	-0,13	0,99*	-0,72	-0,83	0,99*
E	0,80	1,00	-0,69	0,83	-0,25	-0,97*	0,75
WUE	-0,13	-0,69	1,00	-0,17	-0,43	0,65	-0,06
g_s	0,99*	0,83	-0,17	1,00	-0,68	-0,82	0,98*
c_i	-0,72	-0,25	-0,43	-0,68	1,00	0,30	-0,80
WUEi	-0,83	-0,97*	0,65	-0,82	0,30	1,00	-0,77
g_m	0,99*	0,75	-0,06	0,98*	-0,80	-0,77	1,00

*Označene korelacije su značajne na nivou značajnosti $p < 0,05$

Tabela 15. Korelacije između parametara razmene gasova na tretmanu S1 kod klona X/32

	A	E	WUE	g_s	c_i	WUEi	g_m
A	1,00	0,95*	0,42	0,93*	-0,91*	-1,00*	1,00*
E	0,95*	1,00	0,11	0,81	-0,96*	-0,95*	0,95*
WUE	0,42	0,11	1,00	0,61	-0,11	-0,41	0,41
g_s	0,93*	0,81	0,61	1,00	-0,72	-0,92*	0,92*
c_i	-0,91*	-0,96*	-0,11	-0,72	1,00	0,90*	-0,93*
WUEi	-1,00*	-0,95*	-0,41	-0,92*	0,90*	1,00	-0,98*
g_m	1,00*	0,95*	0,41	0,92*	-0,93*	-0,98*	1,00

*Označene korelacije su značajne na nivou značajnosti $p < 0,05$

Tabela 16. Korelacije između parametara razmene gasova na tretmanu S1 kod klona XI/36

	A	E	WUE	g_s	c_i	WUEi	g_m
A	1,00	0,98*	0,97*	0,92*	-0,85	-0,91*	1,00*
E	0,98*	1,00	0,92*	0,83	-0,94*	-0,80	0,99*
WUE	0,97*	0,92*	1,00	0,91*	-0,77	-0,93*	0,96*
g_s	0,92*	0,83	0,91*	1,00	-0,60	-0,97*	0,90*
c_i	-0,85	-0,94*	-0,77	-0,60	1,00	0,55	-0,87
WUEi	-0,91*	-0,80	-0,93*	-0,97*	0,55	1,00	-0,89*
g_m	1,00*	0,99*	0,96*	0,90*	-0,87	-0,89*	1,00

*Označene korelacije su značajne na nivou značajnosti $p < 0,05$

Tabela 17. Korelacije između parametara razmene gasova na tretmanu S1 kod klona I/2

	A	E	WUE	g_s	c_i	WUEi	g_m
A	1,00	0,89*	-0,20	0,99*	-0,87	-0,90*	1,00*
E	0,89*	1,00	-0,61	0,85	-0,61	-0,99*	0,86
WUE	-0,20	-0,61	1,00	-0,12	-0,19	0,60	-0,14
g_s	0,99*	0,85	-0,12	1,00	-0,86	-0,84	0,99*
c_i	-0,87	-0,61	-0,19	-0,86	1,00	0,65	-0,90*
WUEi	-0,90*	-0,99*	0,60	-0,84	0,65	1,00	-0,88
g_m	1,00*	0,86	-0,14	0,99*	-0,90*	-0,88	1,00

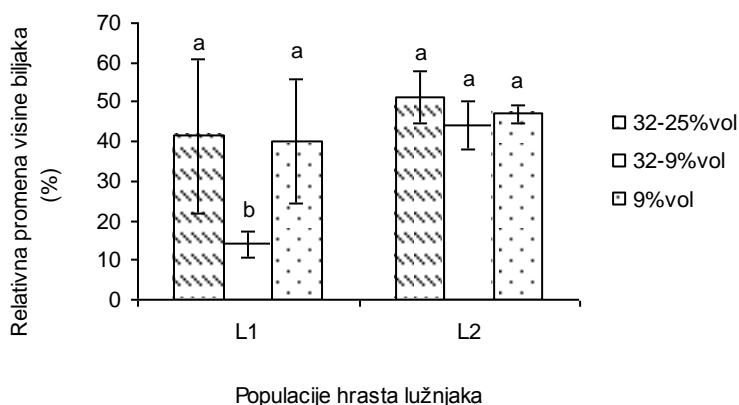
*Označene korelacije su značajne na nivou značajnosti $p < 0,05$

5.2. Drugi eksperiment

5.2.1. Morfometrijski parametri

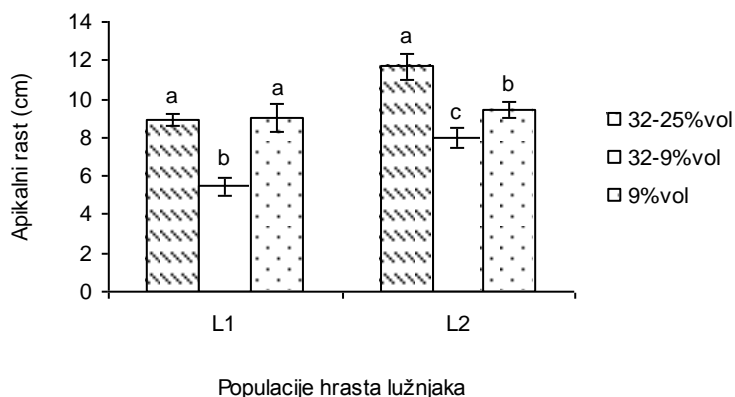
Populacije hrasta lužnjaka

Kod obe populacije hrasta lužnjaka, tretman konstantne suše (9%vol) nije uslovio značajnu promenu relativne visine biljaka u odnosu na kontrolu (32-25% vol) (Slika 44). Kod populacije L1, tretman suše praćene oporavkom (32-9%vol) doveo je do značajne redukcije relativne visine biljaka, dok kod populacije L2 nisu uočene statistički značajne razlike u poređenju sa kontrolom (32-25% vol).



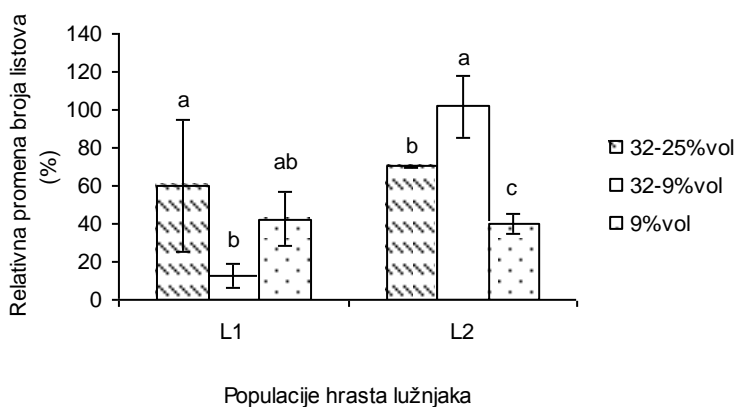
Slika 44. Relativna promena visine biljaka kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 23,355; NZR za L2: 8,487)

Tretman suše praćene oporavkom (32-9%vol) doveo je do značajne redukcije apikalnog rasta kod obe populacije hrasta lužnjaka u poređenju sa kontrolom (32-25% vol) (Slika 45). Jak vodni deficit na tretmanu konstantne suše (9%vol) nije do te mere uslovio smanjenje apikalnog rasta, ali je redukcija ipak bila značajna kod populacije L2 u odnosu na kontrolu, dok kod populacije L1 to nije bio slučaj.



Slika 45. Apikalni rast kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 0,835; NZR za L2: 0,884)

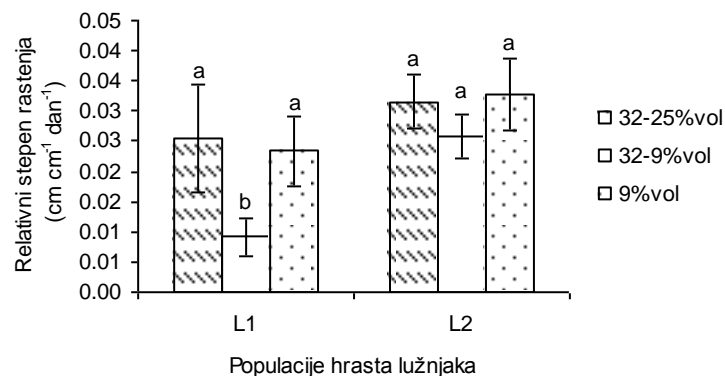
Obe populacije hrasta lužnjaka pokazale su tendenciju smanjenja relativnog broja listova na tretmanu konstantne suše (Slika 46). U poređenju sa kontrolom (32-25%vol), pomenuto smanjenje je bilo statistički značajno samo kod populacije L2. Na tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol), populacija L1 je pokazala značajno manju vrednost ovog parametra u poređenju sa kontrolom, dok je kod populacije L2 zabeležena značajno veća vrednost nego na ostalim tretmanima.



Slika 46. Relativna promena broja listova kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 34,944; NZR za L2: 15,973)

Relativni stepen rastenja bio je veoma visok na tretmanu konstantne suše (9%vol) kod obe populacije hrasta lužnjaka (Slika 47). Vrednosti ovog parametra na pomenutom tretmanu se nisu signifikantno razlikovale od onih na kontroli (32-25%vol). Kod populacije L1 je primećena signifikantno niža vrednost relativnog stepena rastenja na tretmanu suše praćene

oporavkom (32-9%vol) u poređenju sa prostala dva tretmana (K, S2), dok kod populacije L2 variranje pomenutog parametra nije bilo značajno među primenjenim tretmanima.



Slika 47. Relativni stepen rasteња kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 0,010; NZR za L2: 0,008)

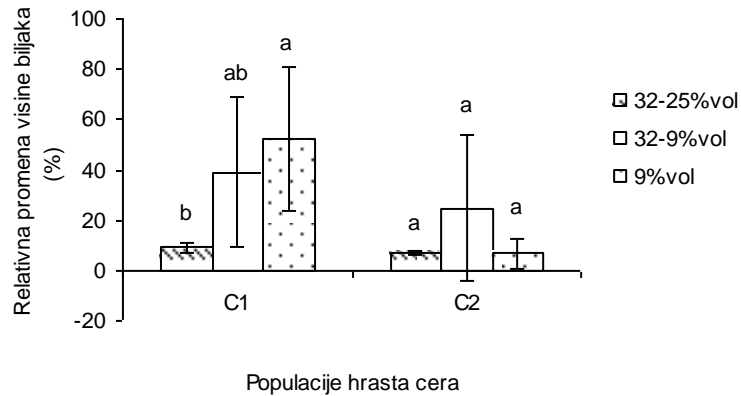
Indeks tolerancije na stres izračunat na osnovu visine biljke (eng. Plant height stress tolerance index, PHSI) bio je značajno veći kod populacije L1 (PHSI=97,88%) nego kod populacije L2 (PHSI=73,25%) (Tabela 18).

Tabela 18. Indeks tolerancije na stres izračunat na osnovu visine biljke (PHSI)

Naziv populacije		PHSI (%)
populacije hrasta lužnjaka	populacija L1	97,88 ± 1,93
	populacija L2	73,25 ± 6,93 ***
p-vrednost:		< 0,001

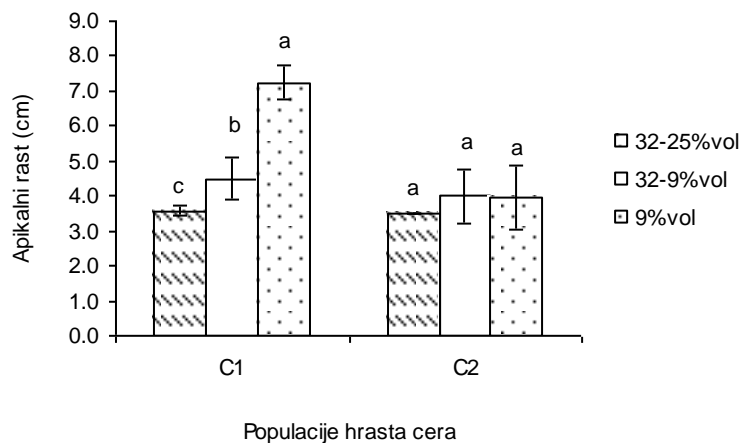
Populacije hrasta cera

Tretman konstantne suše (9%vol) nije imao negativan uticaj na relativnu visinu biljaka kod populacija hrasta cera (Slika 48). Naime, kod populacije C1, vrednost ovog parametra je na pomenutom tretmanu bila blizu 6 puta veća od vrednosti na kontroli (32-25%vol), dok se kod populacije C2 nije značajno razlikovala od kontrolne vrednosti. Na tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol), relativna promena visine biljaka se ni kod jedne populacije nije signifikantno razlikovala u poređenju sa vrednostima na kontroli.



Slika 48. Relativna promena visine biljaka kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 38,181; NZR za C2: 27,624)

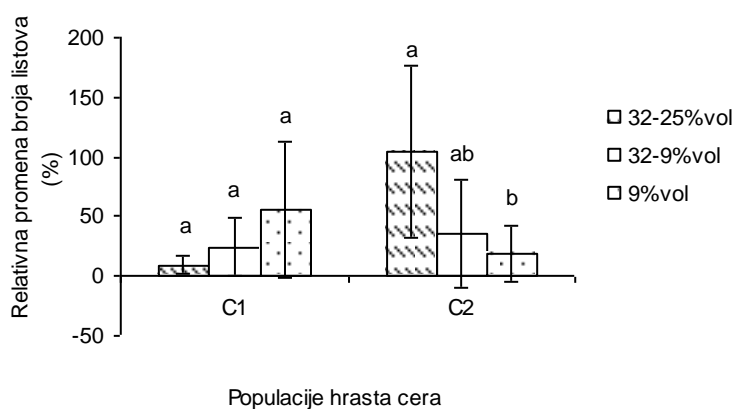
Uticaj sušnih tretmana (32-9%vol i 9%vol) na apikalni rast varirao je specifično u zavisnosti od populacije (Slika 49). Kod populacije C1, vrednosti ovog parametra na pomenutim tretmanima su bile signifikantno veće u poređenju sa kontrolom (32-25%vol). Naime, najveći apikalni rast je zabeležen na tretmanu konstantne suše (9%vol) i bio je 2 puta veći nego na kontroli. S druge strane, kod populacije C2 nisu utvrđena značajna variranja u vrednostima apikalnog rasta među primenjenim tretmanima.



Slika 49. Apikalni rast kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 0,719; NZR za C2: 1,090)

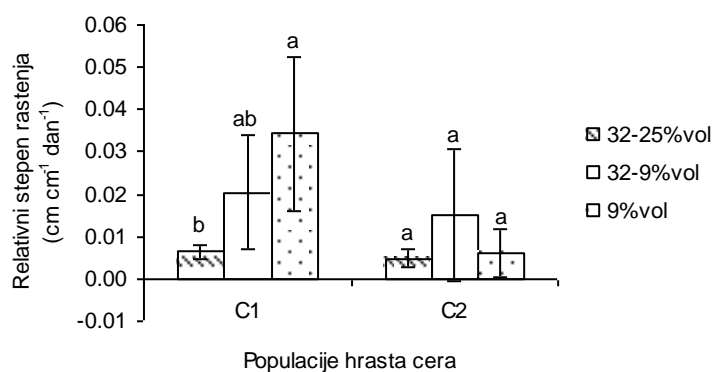
Sušni tretmani (32-9%vol i 9%vol) su takođe uslovili populacijski-specifično variranje i kada je u pitanju relativni broj listova (Slika 50). Kod populacije C2, vrednosti ovog parametra imale su tendenciju opadanja, a kod populacije C1 tendenciju povećanja, sa smanjenjem momentalne vlažnosti zemljišta. Dobijene vrednosti na sušnim tretmanima (32-

25%vol i 32-9%vol) se nisu značajno razlikovale u odnosu na kontrolu kod populacije C1. Međutim, kod populacije C2, relativan broj listova je na tretmanu konstantne suše (9%vol) bio značajno manji nego na kontroli.



Slika 50. Relativna promena broja listova kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 57,333; NZR za C2: 81,656)

U poređenju sa kontrolom (32-25%vol), relativni stepen rasteња na tretmanu konstantne suše (9%vol) bio je značajno veći kod populacije C1, dok se kod populacije C2 nije značajno razlikovao od kontrolnih vrednosti (Slika 51). Kod obe populacije, vrednosti ovog parametra na tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol) nisu značajno varirale u odnosu na kontrolu.



Slika 51. Relativni stepen rasteња kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 0,021; NZR za C2: 0,016)

Populacija C1 je imala značajno veći indeks tolerancije na stres izračunat na osnovu visine biljke (PHSI=126,00%) u poređenju sa populacijom C2 (PHSI=81,63%) (Tabela 19).

Tabela 19. Indeks tolerancije na stres izračunat na osnovu visine biljke (PHSI)

Naziv populacije		PHSI (%)
populacije hrasta cera	populacija C1	126,00 ± 1,15
	populacija C2	81,63 ± 1,89 ***
p-vrednost:		< 0,001

5.2.2. Karakteristike stoma

Populacije hrasta lužnjaka

Sušni tretmani (32-9%vol i 9%vol) su kod obe populacije hrasta lužnjaka doveli do redukcije dimenzija stoma u odnosu na kontrolu (izuzetak je dužina stoma kod populacije L1 na tretmanu S1) (Tabela 20). Kod populacije L1, pomenuto smanjenje je bilo značajno jedino kod širine stoma pri tretmanu konstantne suše (9%vol). S druge strane, kod populacije L2, dimenzije stoma su se signifikantno smanjile na oba sušna tretmana, pri čemu je redukcija bila veća na suši jačeg intenziteta (9%vol).

Tabela 20. Dimenzije stoma kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Populacije hrasta lužnjaka	Mvz (%vol)	Dužina stoma (μm)	Širina stoma (μm)	Površina stoma (μm^2)
L1	32-25	23,74 ± 1,11 ab	18,29 ± 0,65 a	390,63 ± 25,68 a
	32-9	23,93 ± 0,63 a	17,68 ± 0,77 ab	389,97 ± 20,51 a
	9	22,92 ± 1,10 b	16,95 ± 0,78 b	375,52 ± 31,80 a
NZR:		0,797	0,752	14,993
L2	32-25	25,85 ± 1,31 a	19,23 ± 1,15 a	439,55 ± 27,80 a
	32-9	24,47 ± 0,82 b	17,60 ± 0,72 b	384,60 ± 16,93 b
	9	22,60 ± 0,76 c	16,86 ± 0,70 c	336,17 ± 23,34 c
NZR:		0,702	0,696	12,258

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

Primenjeni tretmani nisu značajno uticali na promenu gustine stoma i gustine epidermalnih ćelija kod populacije L1 (Tabela 21). Međutim, kod populacije L2 je pod uticajem tretmana konstantne suše (9%vol) došlo do značajnog povećanja gustine stoma i gustine epidermalnih ćelija u poređenju sa kontrolom (32-25%vol). Indeks stoma nije bio značajno promenjen pod uticajem primenjenih tretmana kod obe populacije.

Tabela 21. Gustina stoma, gustina epidermalnih ćelija i indeks stoma kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Populacije hrasta lužnjaka	Mvz (%vol)	Gustina stoma (broj mm ⁻²)	Gustina epidermalnih ćelija (broj mm ⁻²)	Indeks stoma (%)
L1	32-25	215,05 ± 38,01 a	974,26 ± 108,94 a	18,05 ± 1,96 a
	32-9	214,60 ± 23,66 a	925,57 ± 53,02 a	18,85 ± 2,33 a
	9	202,43 ± 32,21 a	1006,27 ± 136,38 a	16,73 ± 1,24 a
NZR:		43,882	145,136	2,613
L2	32-25	174,92 ± 33,50 b	894,91 ± 66,98 b	16,24 ± 1,64 a
	32-9	178,08 ± 22,71 b	940,45 ± 91,53 ab	15,95 ± 1,77 a
	9	239,39 ± 41,15 a	1063,07 ± 139,65 a	18,41 ± 2,33 a
NZR:		45,916	143,130	2,672

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

Populacije hrasta cera

Kod populacija hrasta cera, dimenzije stoma su pod uticajem sušnih tretmana (32-9%vol i 9%vol) varirale specifično u zavisnosti od populacije (Tabela 22). Kod populacije C1, dužina i površina stoma se nisu značajno menjale pod uticajem tretmana S1 i S2 u poređenju sa kontrolom (32-25%vol). Međutim, širina stoma je bila značajno manja na tretmanu konstantne suše (9%vol) u odnosu na tretman S1. Kod populacije C2, dimenzije stoma su se značajno redukovale na oba sušna tretmana, pri čemu je redukcija bila veća na tretmanu suše jačeg intenziteta (9%vol). Jedino se na tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol), dužina stoma kod ove populacije nije značajno razlikovala od kontrolne vrednosti.

Tabela 22. Dimenzije stoma kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Populacije hrasta cera	Mvz (%vol)	Dužina stoma (µm)	Širina stoma (µm)	Površina stoma (µm ²)
C1	32-25	23,56 ± 1,53 a	17,27 ± 0,82 ab	379,32 ± 44,23 a
	32-9	24,21 ± 0,71 a	17,82 ± 1,49 a	393,93 ± 30,14 a
	9	23,49 ± 1,13 a	16,92 ± 1,13 b	379,08 ± 30,88 a
NZR:		0,786	0,742	16,208
C2	32-25	25,93 ± 1,21 a	18,81 ± 1,34 a	448,25 ± 27,53 a
	32-9	25,21 ± 1,49 a	17,75 ± 1,33 b	415,72 ± 48,07 b
	9	22,17 ± 0,81 b	16,38 ± 0,92 c	345,77 ± 14,72 c
NZR:		0,900	0,776	16,612

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

Kod obe populacije hrasta cera, nije bilo statistički značajnih razlika u gustini stoma, gustini epidermalnih ćelija i indeksu stoma između primenjenih tretmana (Tabela 23). Izuzetak je gustina epidermalnih ćelija pri tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol) kod populacije C1, koja je bila značajno manja u poređenju sa vrednosti na kontroli (32-25%vol) i na tretmanu konstantne suše (9%vol).

Tabela 23. Gustina stoma, gustina epidermalnih ćelija i indeks stoma kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

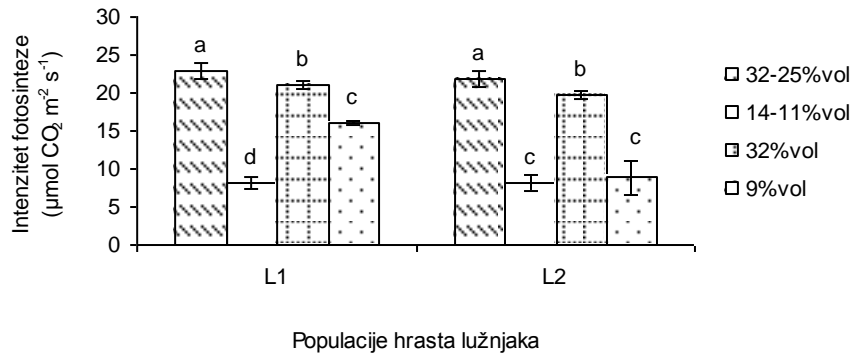
Populacije hrasta cera	Mvz (%vol)	Gustina stoma (broj mm ⁻²)	Gustina epidermalnih ćelija (broj mm ⁻²)	Indeks stoma (%)
C1	32-25	223,16 ± 9,83 a	1190,66 ± 43,52 a	15,80 ± 0,84 a
	32-9	192,51 ± 24,93 a	1041,43 ± 107,10 b	15,58 ± 0,62 a
	9	201,52 ± 32,38 a	1181,19 ± 70,19 a	14,51 ± 1,34 a
NZR:		33,436	107,600	1,350
C2	32-25	201,98 ± 14,92 a	1055,86 ± 82,94 a	16,10 ± 1,44 a
	32-9	207,39 ± 34,52 a	1034,22 ± 109,57 a	16,74 ± 2,79 a
	9	209,19 ± 28,66 a	1076,60 ± 101,12 a	16,25 ± 1,23 a
NZR:		37,619	135,741	2,679

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

5.2.3. Parametri razmene gasova

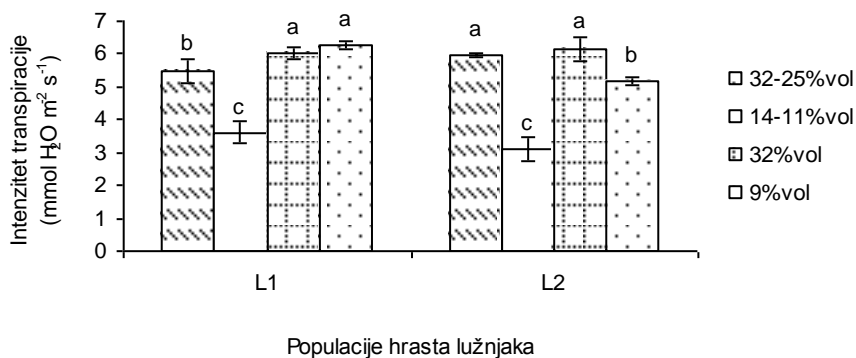
Populacije hrasta lužnjaka

Nedostatak vode u zemljištu pre oporavka (14-11%vol), kao i na tretmanu konstantne suše (9%vol), doveo je do značajnog opadanja intenziteta fotosinteze u poređenju sa uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom pri kontroli i oporavku (32-25%vol, 32%vol) (Slika 52). Kod populacije L1, vrednosti ovog parametra su na tretmanu konstantne suše (9%vol) bile signifikantno veće u poređenju sa vrednostima pri vodnom deficitu pre oporavka (14-11%vol), dok kod populacije L2 među njima nije bilo značajne razlike.



Slika 52. Intenzitet fotosinteze kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 0,894; NZR za L2: 1,593)

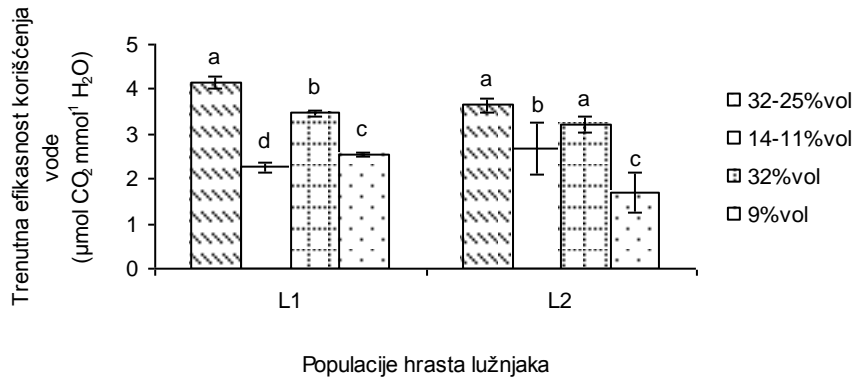
Kod obe populacije hrasta lužnjaka, intenzitet transpiracije je u većoj meri bio redukovano pri suši slabijeg intenziteta, tj. pre oporavka (12-11%vol) nego na tretmanu konstantne suše (9%vol) (Slika 53). Naime, u uslovima jakog vodnog deficita (9%vol) vrednosti ovog parametra su kod populacije L1 bile signifikantno veće od kontrolnih (32-25%vol), dok kod populacije L2 to nije bio slučaj. Prilikom oporavka (32%vol), intenzitet transpiracije je kod obe populacije bio statistički veći ili sličan vrednostima na kontroli.



Slika 53. Intenzitet transpiracije kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 0,329; NZR za L2: 0,320)

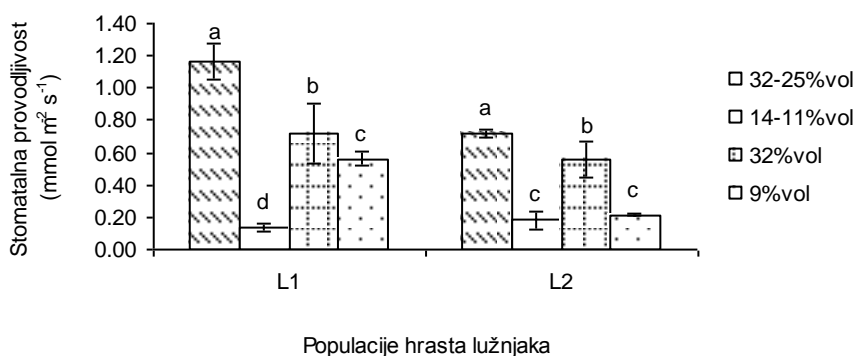
Značajno veća trenutna efikasnost korišćenja vode postignuta je u uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (32-25%vol, 32%vol) nego u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol), kod obe populacije (Slika 54). Populacija L1 je efikasnije koristila vodu pri suši jačeg intenziteta (9%vol), dok je u uslovima blaže suše (14-11%vol) efikasnija bila populacija L2. Vrednosti ovog parametra pri oporavku (32%vol) bile su signifikantno niže u

poređenju sa kontrolom (32-25%vol) kod populacije L1, dok su kod populacije L2 bile slične kontrolnim vrednostima.



Slika 54. Trenutna efikasnost korišćenja vode kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 0,120; NZR za L2: 0,456)

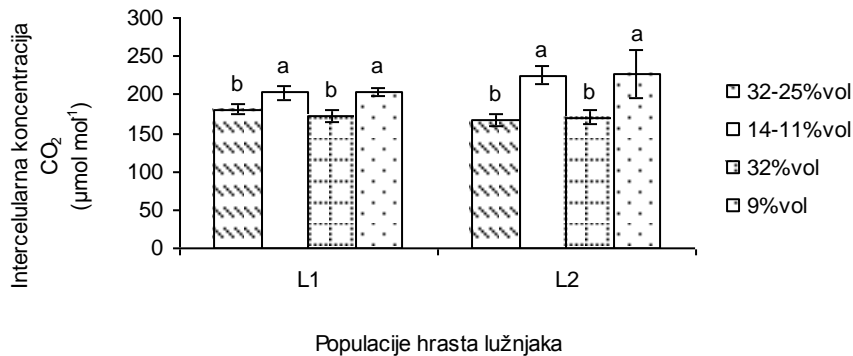
Dinamika promene stomatalne provodljivosti imala je isti obrazac pod uticajem primenjenih tretmana kao i intenzitet fotosinteze (Slika 55). Kod obe populacije, pod uticajem vodnog deficita (14-11%vol, 9%vol) ona je značajno opala, dok je pod uticajem kontrolnog tretmana (32-25%vol) i oporavka (32%vol) došlo do značajnog povećanja vrednosti ovog parametra. Kod populacije L1, značajno veća stomatalna provodljivost uočena je na tretmanu konstantne suše (9%) nego u uslovima vodnog deficita pre oporavka (14-11%vol). Kod populacije L2, nije bilo signifikantne razlike u vrednostima ovog parametra u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol).



Slika 55. Stomatalna provodljivost kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 0,134; NZR za L2: 0,077)

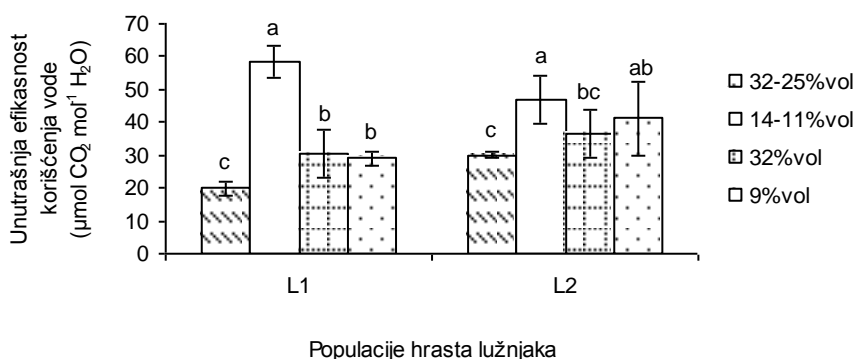
Pod uticajem suše (14-11%vol, 9%vol), kod obe populacije je došlo do značajnog povećanja intercelularne koncentracije ugljen-dioksida u listovima (Slika 56). Vrednosti ovog

parametra u pomenutim uslovima se nisu statistički značajno razlikovale. Intercelularna koncentracija ugljen-dioksida u listovima na kontroli (32% vol) i pri oporavku (32%) bila je značajno niža nego u uslovima suše, ali ni između ovih vrednosti nije bilo signifikantnog variranja.



Slika 56. Intercelularna koncentracija CO₂ kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 8,935; NZR za L2: 21,421)

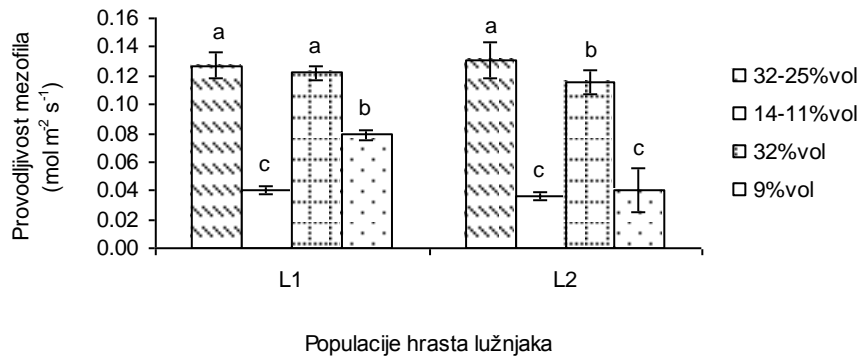
Unutrašnja efikasnost korišćenja vode je kod obe populacije bila najveća u uslovima umerene suše pre oporavka (14-11%vol) (Slika 57). Na tretmanu konstantne suše (9%vol), vrednosti ovog parametra su kod populacije L1 bile značajno niže od onih pre oporavka (14-11%vol), dok kod populacije L2 među njima nije bilo značajnih razlika. U poređenju sa kontrolom (32-25%vol), unutrašnja efikasnost korišćenja vode pri oporavku (32%vol) bila je značajno veća kod populacije L1, dok je kod populacije L2 bila slična kontrolnoj vrednosti.



Slika 57. Unutrašnja efikasnost korišćenja vode kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 5,583; NZR za L2: 9,274)

Provodljivost mezofila se kod obe populacije značajno smanjila pod uticajem vodnog deficita (14-11%vol, 9%vol), dok su u uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (32-

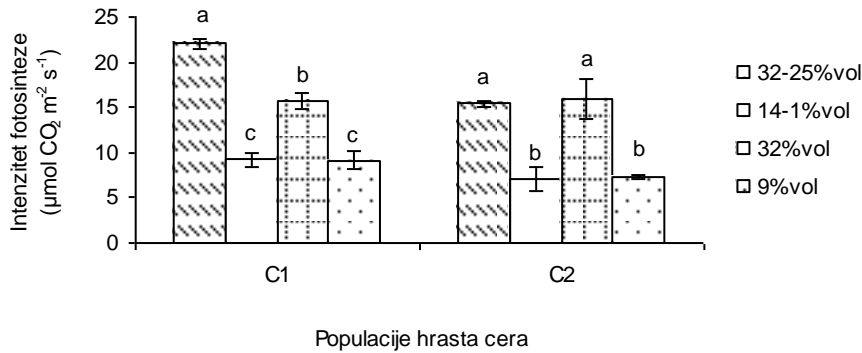
25%vol, 32%vol) uočene najveće vrednosti ovog parametra (Slika 58). Na tretmanu konstantne suše (9%vol), populacija L1 je pokazala veću provodljivost mezofila, što je značilo i veći intenzitet fotosinteze (Slika 52), u poređenju sa populacijom L2. Vrednost ovog parametra pri oporavku (32%vol) se nije značajno razlikovala od vrednosti na kontroli (32-25%vol) kod populacije L1, dok je kod populacije L2 ona bila signifikantno niža od kontrolne vrednosti.



Slika 58. Provodljivost mezofila kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 0,007; NZR za L2: 0,013)

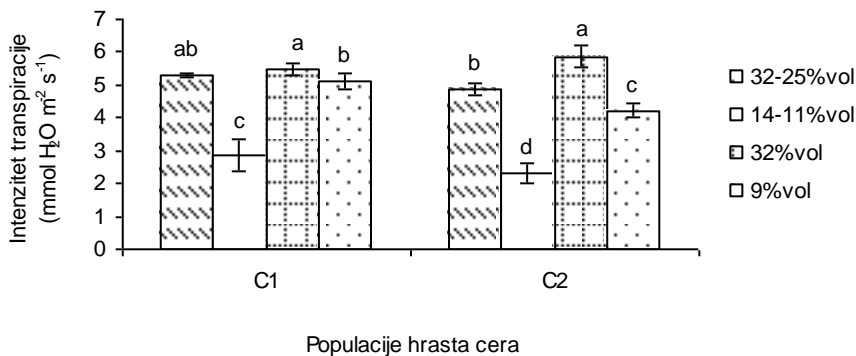
Populacije hrasta cera

Pod uticajem vodnog deficita (14-11%vol, 9%vol) intenzitet fotosinteze se signifikantno smanjio kod obe populacije hrasta cera (Slika 59). Vrednosti ovog parametra u pomenutim uslovima se nisu značajno razlikovale unutar svake populacije. Ponovno uspostavljanje optimalnog snabdevanja biljaka vodom pri oporavku (32%vol) dovelo je do značajnog povećanja vrednosti ovog parametra kod obe populacije u poređenju sa uslovima suše (14-11%vol, 9%vol). Kod populacije C1, intenzitet fotosinteze pri oporavku je bio značajno manji u odnosu na kontrolu (32-25%vol), dok kod populacije C2 nisu uočene signifikantne razlike u poređenju sa kontrolom.



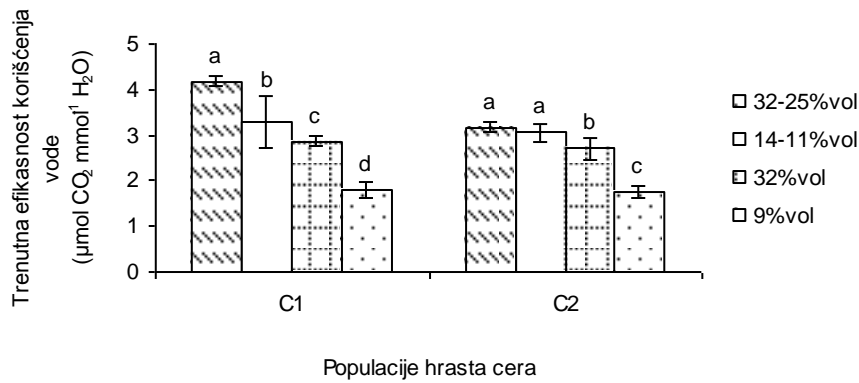
Slika 59. Intenzitet fotosinteze kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 1,000; NZR za C2: 1,608)

Najznačajnije smanjenje intenziteta transpiracije kod obe populacije bilo je u uslovima vodnog deficita pre oporavka (14-11%vol) (Slika 60). Tretman konstantne suše (9%vol) je u manjoj meri redukovao vrednosti ovog parametra. Naime, kod populacije C1, intenzitet transpiracije na pomenutom tretmanu se nije značajno razlikovao od intenziteta transpiracije kontrolnih biljaka, dok su kod populacije C2 vrednosti bile signifikantno manje od kontrolnih. Biljke iz obe populacije su najbolje transpirisale prilikom oporavka (32%vol).



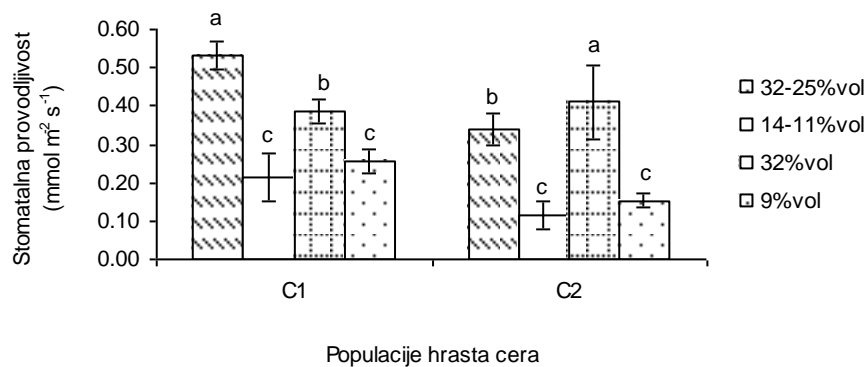
Slika 60. Intenzitet transpiracije kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 0,340; NZR za C2: 0,327)

Kod obe populacije, trenutna efikasnost korišćenja vode bila je u najvećoj meri redukovana na tretmanu konstantne suše (9%vol) (Slika 61). U uslovima suše slabijeg intenziteta (14-11%vol), biljke iz obe populacije su efikasnije koristile vodu nego pri oporavku (32%vol). U odnosu na kontrolu (32-25%vol), vrednosti ovog parametra pre oporavka (14-11%vol) su bile značajno manje kod populacije C1, dok kod populacije C2 nisu utvrđene signifikantne razlike u poređenju sa kontrolom.



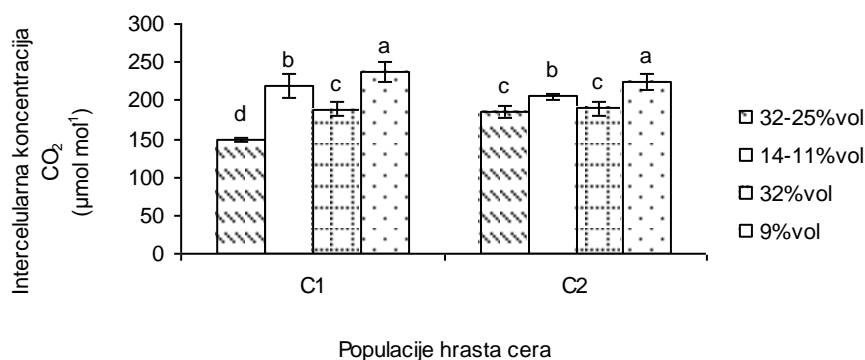
Slika 61. Trenutna efikasnost korišćenja vode kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 0,374; NZR za C2: 0,214)

Vodni deficit pre oporavka (14-11%vol) i na tretmanu konstantne suše (9%vol) uslovio je značajno smanjenje stomatalne provodljivosti kod obe populacije hrasta cera (Slika 62). Ponovno uspostavljanje optimalnog snabdevanja biljaka vodom pri oporavku (32%vol) dovelo je do značajnog povećanja vrednosti ovog parametra u poređenju sa uslovima suše (14-11%vol, 9%vol). Prilikom oporavka (32%vol), stomatalna provodljivost je kod populacije C1 bila značajno niža od stomatalne provodljivosti kontrolnih biljaka, a kod populacije C2 je bila signifikantno veća nego na kontroli.



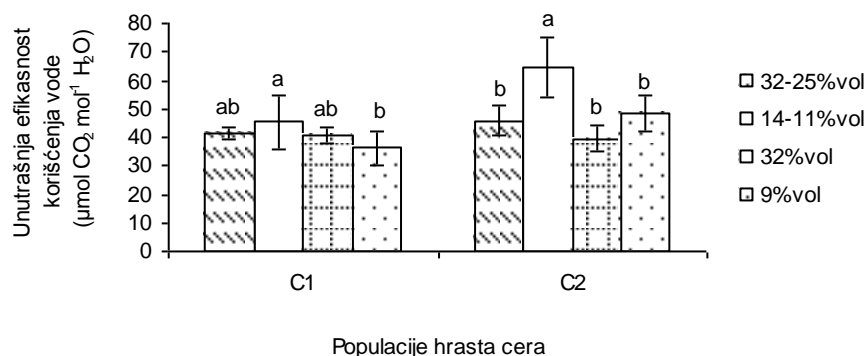
Slika 62. Stomatalna provodljivost kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 0,067; NZR za C2: 0,052)

Značajno povećanje intercelularne koncentracije ugljen-dioksida je kod obe populacije uočeno u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol) (Slika 63). Prilikom oporavka (32%vol), vrednosti ovog parametra su bile značajno manje od kontrolnih (32-25%vol) kod populacije C1, dok kod populacije C2 među njima nije bilo značajne razlike.



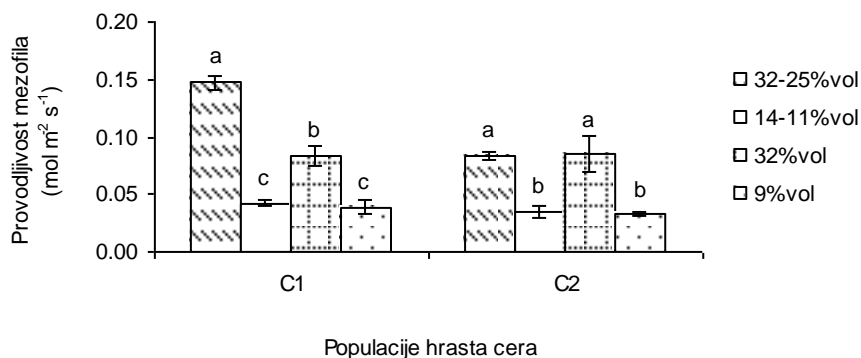
Slika 63. Intercelularna koncentracija CO₂ kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 13,401; NZR za C2: 9,441)

Unutrašnja efikasnost korišćenja vode je kod obe populacije bila najveća u uslovima vodnog deficita pre oporavka (14-11%vol) (Slika 64). Pored toga, vrednosti ovog parametra pri oporavku (32%vol) i na tretmanu konstantne suše (9%vol) nisu se značajno razlikovale od vrednosti na kontroli (32-25%vol).



Slika 64. Unutrašnja efikasnost korišćenja vode kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 6,978; NZR za C2: 8,446)

Pod uticajem vodnog deficita (14-11%vol, 9%vol), provodljivost mezofila je značajno opala kod obe populacije hrasta cera u poređenju sa uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (32-25%vol, 32%vol) (Slika 65). Vrednosti ovog parametra zabeležene pri oporavku (32%vol) bile su značajno manje od vrednosti na kontroli (32-25%vol) kod populacije C1, dok kod populacije C2 nisu uočene signifikantne razlike u poređenju sa kontrolom.



Slika 65. Provodljivost mezofila kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 0,007; NZR za C2: 0,010)

5.2.4. Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos

Populacije hrasta lužnjaka

Kod obe populacije hrasta lužnjaka parametar Fv/Fm nije značajno varirao pod uticajem primenjenih tretmana (Tabela 24).

Tabela 24. Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Vrsta hrasta	Populacija	Mvz (%vol)	Fv/Fm
lužnjak	L1	32-25	0,79 ± 0,00 a
		14-11	0,79 ± 0,01 a
		32	0,78 ± 0,02 a
		9	0,78 ± 0,01 a
NZR:			0,016
lužnjak	L2	32-25	0,79 ± 0,02 a
		14-11	0,79 ± 0,00 a
		32	0,75 ± 0,09 a
		9	0,74 ± 0,09 a
NZR:			0,098

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

Populacije hrasta cera

Kod obe populacije hrasta cera parametar Fv/Fm takođe nije značajno varirao pod uticajem primenjenih tretmana (Tabela 25). Izuzetak je tretman konstantne suše (9%vol) koji je doveo do značajnog opadanja ovog parametra u poređenju sa kontrolom (32-25%vol) kod populacije C2. Dobijena vrednost ukazuje da je usled vodnog deficita došlo do narušavanja fotohemijske efikasnosti fotosistema II (PSII).

Tabela 25. Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Vrsta hrasta	Populacija	Mvz (%vol)	Fv/Fm
cer	C1	32-25	0,78 ± 0,04 a
		14-11	0,77 ± 0,01 a
		32	0,79 ± 0,01 a
		9	0,79 ± 0,02 a
NZR:			0,016
cer	C2	32-25	0,80 ± 0,01 a
		14-11	0,80 ± 0,00 a
		32	0,79 ± 0,01 ab
		9	0,73 ± 0,07 b
NZR:			0,098

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

5.2.5. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata

Populacije hrasta lužnjaka

Kod populacije L1, tretman konstantne suše (9%vol) je stimulatивно delovao na sintezu pigmenata, ali nisu dokazane signifikantne razlike u odnosu na kontrolu (32-25%vol) (Tabela 26). Međutim, primenom tretmana suše praćene oporavkom (32-9%vol), utvrđeno je značajno povećanje nivoa hlorofila u odnosu na preostala dva tretmana (K, S2). Sadržaj karotenoida se na tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol) nije statistički značajno razlikovao od vrednosti na tretmanu konstantne suše (9%vol), ali je bio signifikantno veći u poređenju sa kontrolom. Kod populacije L2 nije bilo značajnog odstupanja u vrednostima sadržaja fotosintetičkih pigmenata na sva tri primenjena tretmana.

Tabela 26. Koncentracija fotosintetičkih pigmenata kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Populacije hrasta lužnjaka	Mvz (%vol)	mg g ⁻¹ suve materije			
		Hlorofil a	Hlorofil b	Hlorofil a+b	Karotenoidi
L1	32-25	9,66 ± 0,31 b	3,23 ± 0,14 b	12,88 ± 0,44 b	2,70 ± 0,02 b
	32-9	13,77 ± 0,42 a	4,36 ± 0,10 a	18,13 ± 0,45 a	4,03 ± 0,71 a
	9	11,41 ± 1,63 b	3,57 ± 0,53 b	14,98 ± 2,16 b	3,29 ± 0,82 ab
NZR:		1,973	0,644	2,591	1,249
L2	32-25	13,49 ± 1,20 a	4,59 ± 0,35 a	18,08 ± 1,50 a	3,49 ± 0,37 a
	32-9	12,06 ± 0,61 a	4,25 ± 0,13 a	16,30 ± 0,48 a	3,20 ± 0,21 a
	9	13,01 ± 0,27 a	4,48 ± 0,48 a	17,48 ± 0,75 a	3,51 ± 0,08 a
NZR:		1,582	0,703	2,015	0,496

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

Populacije hrasta cera

Kod populacije C1, tretman konstantne suše (9%vol) nije doveo do statistički značajnog smanjenja koncentracije hlorofila u poređenju sa kontrolom (32-25%vol), dok je sadržaj karotenoida bio signifikantno niži u pomenutim uslovima (Tabela 27). Tretman suše praćene oporavkom (32-9%vol) značajno je smanjio koncentraciju pigmenata kod pomenute populacije u odnosu na kontrolu, sa izuzetkom sadržaja hlorofila b koji je bio sličan kontrolnoj vrednosti. Kod populacije C2, tretman konstantne suše (9%vol) imao je stimulatívno delovanje na sintezu pigmenata jer su vrednosti na tom tretmanu bile statistički veće ili se nisu statistički značajno razlikovale u odnosu na vrednosti na kontroli (32-25%vol). Međutim, na tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol) sadržaj hlorofila je bio signifikantno veći nego na ostalim tretmanima. Sadržaj karotenoida na pomenutom tretmanu (S1) takođe je bio značajno veći u poređenju sa kontrolom.

Tabela 27. Koncentracija fotosintetičkih pigmenta kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

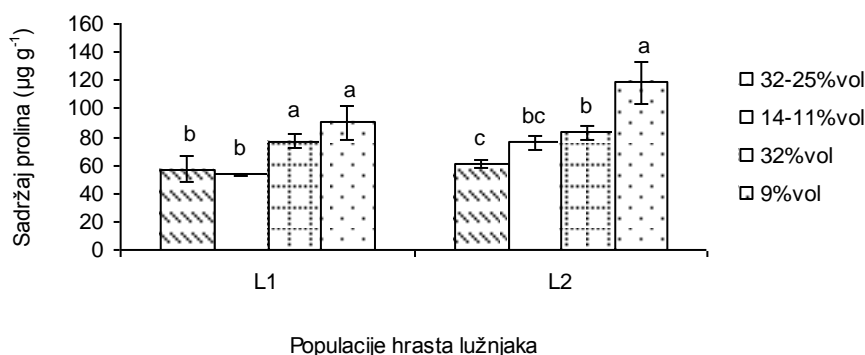
Populacije hrasta cera	Mvz (%vol)	mg g ⁻¹ suve materije			
		Hlorofil a	Hlorofil b	Hlorofil a+b	Karotenoidi
C1	32-25	11,10 ± 0,34 a	3,73 ± 0,38 a	14,83 ± 0,71 a	3,01 ± 0,14 a
	32-9	9,88 ± 0,00 b	3,40 ± 0,30 a	13,27 ± 0,31 b	2,49 ± 0,04 c
	9	10,56 ± 0,40 a	3,32 ± 0,15 a	13,87 ± 0,53 ab	2,80 ± 0,10 b
NZR:		0,605	0,588	1,076	0,201
C2	32-25	6,08 ± 0,12 c	1,99 ± 0,10 b	8,07 ± 0,05 c	1,56 ± 0,10 b
	32-9	8,55 ± 0,66 a	3,11 ± 0,50 a	11,66 ± 1,11 a	2,54 ± 0,42 a
	9	7,70 ± 0,30 b	2,53 ± 0,10 ab	10,23 ± 0,37 b	2,04 ± 0,11 ab
NZR:		0,849	0,601	1,349	0,513

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

5.2.6. Sadržaj prolina

Populacije hrasta lužnjaka

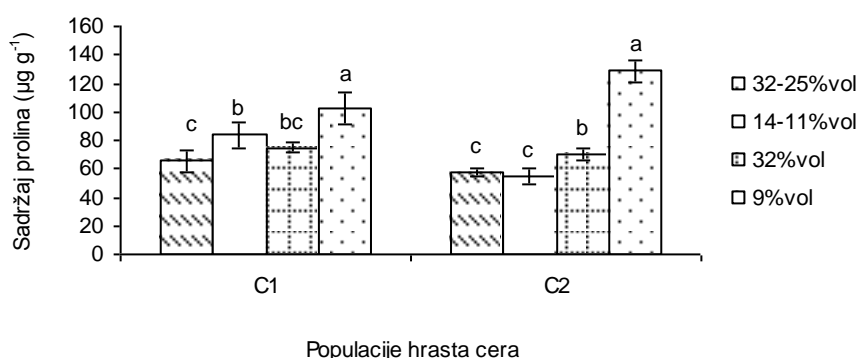
Kod obe populacije hrasta lužnjaka, najveće povećanje sadržaja prolina u listovima ovih biljaka zabeleženo je pod dejstvom tretmana konstantne suše (9%vol) (Slika 66). Kod populacije L2, vrednost ovog parametra na pomenutom tretmanu bila je skoro duplo veća nego na kontroli (32-25%vol). Vodni deficit slabijeg intenziteta (14-11%vol) uzrokovao je signifikantno nižu vrednost ovog parametra kod obe populacije u poređenju sa tretmanom S2 (9%vol). Sadržaj prolina pri oporavku (32%vol) kod obe populacije je bio značajno veći u odnosu na kontrolu.



Slika 66. Sadržaj prolina kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za L1: 14,511; NZR za L2: 15,762)

Populacije hrasta cera

Na tretmanu konstantne suše (9%vol), kod obe populacije hrasta cera je utvrđen značajno veći sadržaj prolina u poređenju sa drugim tretmanima (Slika 67). Veću vrednost ovog parametra u uslovima jakog vodnog deficita (9%vol) pokazala je populacija C2, kod koje je sadržaj prolina bio duplo viši od sadržaja prolina na kontroli (32-25%vol). Suša slabijeg intenziteta (14-11%) dovela je do značajno manje akumulacije prolina u listovima ovih biljaka u poređenju sa tretmanom S2. Pod uticajem ponovnog uspostavljanja optimalnog snabdevanja biljaka vodom pri oporavku (32%vol), sadržaj prolina se kod populacije C1 nije značajno razlikovao od sadržaja prolina u listovima kontrolnih biljaka, dok je kod populacije C2 bio signifikanto veći u poređenju sa kontrolom.



Slika 67. Sadržaj prolina kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta (NZR za C1: 15,583; NZR za C2: 10,219)

5.2.7. Aktivnost nitrat-reduktaze (ANR)Populacije hrasta lužnjaka

Primenjeni tretmani nisu doveli do značajne promene u aktivnosti nitrat-reduktaze kod populacije L1 (Tabela 28). Kod populacije L2, u poređenju sa kontrolom (32-25%), vrednost ovog parametra na tretmanu konstantne suše (9%vol) se nije značajno razlikovala od nje, dok je na tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol) bila signifikantno viša. Najveća aktivnost nitrat-reduktaze bila je na tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol) kod obe populacije.

Tabela 28. Aktivnost nitrat-reduktaze kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Vrsta hrasta	Populacija	Mvz (%vol)	Aktivnost nitrat-reduktaze ($\mu\text{M NO}_2^- \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)
lužnjak	L1	32-25	$0,36 \pm 0,06$ a
		32-9	$0,49 \pm 0,14$ a
		9	$0,36 \pm 0,04$ a
NZR:			0,182
lužnjak	L2	32-25	$0,43 \pm 0,01$ b
		32-9	$0,54 \pm 0,07$ a
		9	$0,37 \pm 0,01$ b
NZR:			8,896

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

Populacije hrasta cera

Kod obe populacije hrasta cera, tretman konstantne suše (9%vol) uslovio je značajno smanjenje aktivnosti nitrat-reduktaze u poređenju sa kontrolom (32-25%vol) (Tabela 29). Vrednosti ovog parametra na tretmanu suše praćene oporavkom (32-9%vol) se nisu značajno razlikovale od kontrolnih vrednosti, kod obe populacije.

Tabela 29. Aktivnost nitrat-reduktaze kod populacija hrasta cera u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Vrsta hrasta	Populacija	Mvz (%vol)	Aktivnost nitrat-reduktaze ($\mu\text{M NO}_2^- \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$)
cer	C1	32-25	$0,94 \pm 0,07$ a
		32-9	$0,68 \pm 0,19$ ab
		9	$0,44 \pm 0,21$ b
NZR:			0,336
cer	C2	32-25	$1,07 \pm 0,10$ a
		32-9	$0,92 \pm 0,12$ a
		9	$0,68 \pm 0,04$ b
NZR:			0,187

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

5.2.8. Korelacije

Pomoću programa Statistika za Windows ispitana je korelacija između parametara razmene gasova, fluorescencije hlorofila i sadržaja prolina za analizirane vrste hrastova.

Populacije hrasta lužnjaka

Kod populacije L1, korelacije između ispitivanih parametara prikazana je u Tabeli 30. Značajna pozitivna korelacija je utvrđena između:

- intenziteta fotosinteze (A) i stomatalne povodljivosti (g_s),
- intenziteta fotosinteze (A) i provodljivosti mezofila (g_m),
- trenutne efikasnosti korišćenja vode (WUE) i stomatalne provodljivosti (g_s).

Značajna negativna korelacija je konstatovana između:

- intenziteta fotosinteze (A) i unutrašnje efikasnosti korišćenja vode (WUEi).

Tabela 30. Korelacije između parametara razmene gasova, fluorescencije hlorofila i sadržaja prolina kod populacije hrasta lužnjaka L1

	A	E	WUE	g_s	c_i	WUEi	g_m	Fv/Fm	prolin
A	1,00	0,73	0,92	0,96*	-0,86	-0,96*	0,99*	-0,16	0,20
E	0,73	1,00	0,42	0,55	-0,42	-0,85	0,66	-0,50	0,81
WUE	0,92	0,42	1,00	0,98*	-0,90	-0,82	0,95	0,11	-0,19
g_s	0,96*	0,55	0,98*	1,00	-0,82	-0,91	0,95	0,13	-0,04
c_i	-0,86	-0,42	-0,90	-0,82	1,00	0,70	-0,92	0,28	0,12
WUEi	-0,96*	-0,85	-0,82	-0,91	0,70	1,00	-0,92	0,12	-0,38
g_m	0,99*	0,66	0,95	0,95	-0,92	-0,92	1,00	-0,18	0,11
Fv/Fm	-0,16	-0,50	0,11	0,13	0,28	0,12	-0,18	1,00	-0,63
prolin	0,20	0,81	-0,19	-0,04	0,12	-0,38	0,11	-0,63	1,00

*Označene korelacije su značajne na nivou značajnosti $p < 0,05$

Kod populacije L2, korelacije između ispitivanih parametara prikazane su u Tabeli 31. Značajna pozitivna korelacija je utvrđena između:

- intenziteta fotosinteze (A) i stomatalne povodljivosti (g_s),
- intenziteta fotosinteze (A) i provodljivosti mezofila (g_m),
- stomatalne povodljivosti (g_s) i provodljivosti mezofila (g_m).

Značajna negativna korelacija je uočena između:

- intenziteta fotosinteze (A) i intercelularne koncentracije CO₂ (c_i),
- stomatalne provodljivosti (g_s) i unutrašnje efikasnosti korišćenja vode (WUEi),
- intercelularne koncentracije CO₂ (c_i) i provodljivosti mezofila (g_m).

Tabela 31. Korelacije između parametara razmene gasova, fluorescencije hlorofila i sadržaja prolina kod populacije hrasta lužnjaka L2

	A	E	WUE	g _s	c _i	WUEi	g _m	Fv/Fm	prolin
A	1,00	0,85	0,87	0,98*	-0,98*	-0,94	1,00*	-0,06	-0,46
E	0,85	1,00	0,47	0,77	-0,91	-0,70	0,84	-0,55	0,07
WUE	0,87	0,47	1,00	0,90	-0,77	-0,91	0,87	0,42	-0,83
g _s	0,98*	0,77	0,90	1,00	-0,91	-0,99*	0,96*	0,11	-0,58
c _i	-0,98*	-0,91	-0,77	-0,91	1,00	0,86	-0,98*	0,25	0,29
WUEi	-0,94	-0,70	-0,91	-0,99*	0,86	1,00	-0,93	-0,21	0,65
g _m	1,00*	0,84	0,87	0,96*	-0,98*	-0,93	1,00	-0,07	-0,45
Fv/Fm	-0,06	-0,55	0,42	0,11	0,25	-0,21	-0,07	1,00	-0,85
prolin	-0,46	0,07	-0,83	-0,58	0,29	0,65	-0,45	-0,85	1,00

*Označene korelacije su značajne na nivou značajnosti p<0,05

Populacije hrasta cera

Kod populacije C1, korelacije između ispitivanih parametara prikazane su u Tabeli 32. Značajna pozitivna korelacija je utvrđena između:

- intenziteta fotosinteze (A) i stomatalne povodljivosti (g_s),
- intenziteta fotosinteze (A) i provodljivosti mezofila (g_m).

Značajna negativna korelacija je uočena između:

- intenziteta fotosinteze (A) i intercelularne koncentracije CO_2 (c_i),
- intercelularne koncentracije CO_2 (c_i) i provodljivosti mezofila (g_m).

Tabela 32. Korelacije između parametara razmene gasova, fluorescencije hlorofila i sadržaja prolina kod populacije hrasta cera C1

	A	E	WUE	g_s	c_i	WUEi	g_m	Fv/Fm	prolin
A	1,00	0,48	0,56	0,97*	-0,97*	0,20	0,99*	0,23	-0,80
E	0,48	1,00	-0,45	0,67	-0,27	-0,73	0,40	0,86	0,05
WUE	0,56	-0,45	1,00	0,35	-0,74	0,90	0,64	-0,56	-0,87
g_s	0,97*	0,67	0,35	1,00	-0,88	-0,04	0,95	0,39	-0,64
c_i	-0,97*	-0,27	-0,74	-0,88	1,00	-0,43	-0,98*	-0,06	0,92
WUEi	0,20	-0,73	0,90	-0,04	-0,43	1,00	0,27	-0,65	-0,72
g_m	0,99*	0,40	0,64	0,95	-0,98*	0,27	1,00	0,12	-0,82
Fv/Fm	0,23	0,86	-0,56	0,39	-0,06	-0,65	0,12	1,00	0,09
prolin	-0,80	0,05	-0,87	-0,64	0,92	-0,72	-0,82	0,09	1,00

*Označene korelacije su značajne na nivou značajnosti $p < 0,05$

Kod populacije C2, korelacije između ispitivanih parametara prikazane su u Tabeli 33. Značajna pozitivna korelacija je utvrđena između:

- intenziteta fotosinteze (A) i stomatalne povodljivosti (g_s),
- intenziteta fotosinteze (A) i provodljivosti mezofila (g_m),
- stomatalne povodljivosti (g_s) i provodljivosti mezofila (g_m).

Značajna negativna korelacija je uočena između:

- intenziteta fotosinteze (A) i intercelularne koncentracije CO_2 (c_i),
- intercelularne koncentracije CO_2 (c_i) i provodljivosti mezofila (g_m),
- parametra fluorescencije hlorofila (Fv/Fm) i sadržaja prolina.

Tabela 33. Korelacije između parametara razmene gasova, fluorescencije hlorofila i sadržaja prolina kod populacije hrasta cera C2

	A	E	WUE	g_s	c_i	WUEi	g_m	Fv/Fm	prolin
A	1,00	0,78	0,20	0,98*	-0,97*	-0,81	1,00*	0,31	-0,23
E	0,78	1,00	-0,45	0,87	-0,59	-0,84	0,72	-0,29	0,38
WUE	0,20	-0,45	1,00	0,04	-0,45	0,15	0,29	0,89	-0,92
g_s	0,98*	0,87	0,04	1,00	-0,91	-0,88	0,96*	0,19	-0,10
c_i	-0,97*	-0,59	-0,45	-0,91	1,00	0,71	-0,98*	-0,53	0,46
WUEi	-0,81	-0,84	0,15	-0,88	0,71	1,00	-0,77	-0,19	0,09
g_m	1,00*	0,72	0,29	0,96*	-0,98*	-0,77	1,00	0,37	-0,29
Fv/Fm	0,31	-0,29	0,89	0,19	-0,53	-0,19	0,37	1,00	-0,99*
prolin	-0,23	0,38	-0,92	-0,10	0,46	0,09	-0,29	-0,99*	1,00

*Označene korelacije su značajne na nivou značajnosti $p < 0,05$

6. DISKUSIJA

Suša ograničava rastenje biljaka i produktivnost ekosistema širom sveta (Passioura, 1996; Aussenac, 2000). Reakcije biljaka na sušu zavise od vrste i genotipa biljke, dužine trajanja i jačine vodnog deficita, kao i od starosti biljke i njenog razvojnog stadijuma (Bray, 1997; Demirevska et al., 2009). Chaves et al. (2003) su istakli važnost dužine trajanja vodnog deficita i naveli da postepeno razvijanje suše obično ima drugačije fiziološke posledice po biljku od onih koje nastaju brzom dehidracijom tkiva. Fiziološki mehanizmi koji su uključeni u reakcije biljaka na vodni deficit su brojni, i opisani u velikom broju literaturnih izvora (Hsiao, 1973; Levitt 1980; Davies i Zhang, 1991). Uticaj suše na biljke se može posmatrati sa aspekta njenog delovanja na proces rastenja i prinos biljaka, integritet i funkcionalnost membrana, sadržaj pigmenata, osmotsko prilagođavanje, fotosintetičku aktivnost i drugo (Benjamin i Nielsen, 2006; Praba et al., 2009).

Dostupnost vode je glavna odrednica geografskog rasprostiranja drvenastih biljnih vrsta, jer utiče na njihov opstanak i produktivnost (Hinckley et al., 1981; Hogg et al., 2005; Van Mantgem et al., 2009). Stoga je proučavanje reakcija i adaptacija biljaka na stres izazvan vodnim deficitom od izuzetnog značaja sa aspekta poboljšanja otpornosti biljaka na sušu i obezbeđivanja njihovih većih prinosa u pomenutim uslovima (Anjum et al., 2011).

6.1. Uticaj vodnog deficita na morfo-anatomske karakteristike

Uticaj primenjenih sušnih tretmana (S1 i S2) na morfo-anatomske karakteristike klonova crne topole i populacije hrasta lužnjaka i cera zavisio je od intenziteta (jačine) vodnog deficita i genotipa biljke.

Morfometrijski parametri

Nedostatak vode u zemljištu dovodi do promena u rastenju biljaka i do zatvaranja stoma (Fort et al., 1997). U velikom broju istraživanja je konstatovano da se ovo dešava nezavisno od trenutnog vodnog statusa izdanka, već usled metaboličke regulacije koja podrazumeva pojavu nehidrauličkih signala iz korena (npr. ABA) (Michelena i Boyer, 1982; Sharp i LeNoble, 2002).

U prvom eksperimentu, redukcija relativne visine izbojka kod klonova crne topole je u najvećoj meri bila izražena na tretmanu konstantne suše (S2). Apikalni rast je bio signifikantno manji na oba sušna tretmana (S1 i S2) (izuzetak je klon X/32), ali je redukcija takođe bila izraženija u uslovima jake suše (S2). Dobijeni rezultati su u skladu sa mnogobrojnim istraživanjima rađenim na topolama, u kojima je utvrđena najveća redukcija visine izbojka na tretmanu suše najjačeg intenziteta. Na primer, Lei et al. (2006) su kod dve ispitivane populacije *Populus przewalskii* utvrdili značajnu redukciju visine stabljike na sušnim tretmanima (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 50% i 25%) u odnosu na kontrolu (poljski vodni kapacitet zemljišta 100%), i to redosledom 25% > 50% > 100%. Do sličnih zapažanja su došli i Guo et al. (2010), koji su kod tri klona topole *Populus deltoides* x *Populus nigra* uočili da se visina izbojka značajno smanjivala sa povećanjem vodnog deficita na primenjenim tretmanima (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta: 100%, 50%, 40% i 30%). Ovi autori su samo kod prvog klona ustanovili da nije bilo statistički značajnih razlika u vrednostima ovog parametra između poslednja dva sušna tretmana (40% i 30%).

Inhibitorni uticaj suše na rastenje biljaka potvrđen je i analizom relativnog stepena rasteња, gde je na tretmanu konstantne suše (S2) kod većine klonova topole došlo do značajnog smanjenja vrednosti ovog parametra u poređenju sa kontrolom (K) (izuzetak je klon X/32). Chen et al. (1997) su konstatovali genotipsku specifičnost relativnog stepena rasteња topole osetljive na sušu – *Populus x euramericana* cl. I-214 i genotipa tolerantnog na sušu – *P. 'popularis 35-44'* (*popularis*). Pomenuti autori su utvrdili da su u uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 70%), reznice cl. I-214 imale značajno veći relativni stepen rasteња nego reznice *P. popularis*. Međutim, u uslovima vodnog deficita (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 30%), kod *P. popularis* je uočen značajno veći relativni stepen rasteња u poređenju sa cl. I-214, što je bilo pripisano većem intenzitetu fotosinteze, odsustvu gubitka listova i većem vodnom potencijalu kod ovog genotipa u odnosu na cl. I-214. U našem istraživanju, jasno se vidi inhibitorni uticaj jakog vodnog deficita (21-17% vol) na relativni stepen rasteња na nivou svakog klona crne topole pojedinačno.

Redukcija visine izbojka najčešće je praćena smanjenim brojem listova u uslovima suše kod različitih vrsta topole, kao što su *P. kangdingensis* i *P. cathayana* (Ren et al., 2007a), *Populus przewalskii* (Lei et al., 2007), *P. przewalskii* i *P. cathayana* (Yin et al., 2005) i drugih. Kod klonova IX/30 i I/2, relativni broj listova se značajno smanjio pod uticajem oba sušna tretmana (S1, S2), što je u skladu sa navedenim istraživanjima. Kod

ostalnih genotipova, situacija je bila nešto drugačija. Naime, kod klonova VII/25 i X/32 relativni broj listova bio je sličan ili veći od broja listova na kontroli, dok je kod klona XI/36 najveća vrednost ovog parametra uočena na tretmanu S1.

U mnogim istraživanjima je potvrđeno da genotipovi topole kod kojih je u uslovima suše zabeležena redukcija visine biljke i broja listova u manjoj meri, pokazuju veći stepen tolerancije na sušu (Zhang et al., 2004; Yang et al., 2010; Yang i Miao, 2010). Takođe, toleranciju na sušu mnogi autori povezuju i sa niskom produktivnošću biljaka (Tschaplinski et al., 1998; Lambs et al., 2006; Monclus et al., 2006). Reiger et al. (2009) su utvrdili da je rast klona crne topole 58-861 bio inhibiran nedostatkom vode, dok klon Poli nije bio pogođen vodnim deficitom. Prema ovim autorima, niža visina biljke, manji prečnik stabla i manja ukupna biomasa kod klona Poli u poređenju sa klonom 58-861, smatrani su prvim pokazateljima njegove potencijalne tolerancije na sušu.

Ukoliko se, u uslovima vodnog deficita, smanjenje visine biljke i broja listova u manjem stepenu uzmu kao pokazatelji tolerantnosti biljaka na sušu, genotipska specifičnost klonova crne topole ispitivanih u ovom radu postaje evidentna. Naime, klon X/32 se izdvojio kao jedini genotip kod koga dobijene vrednosti za većinu morfometrijskih parametara (apikalni rast, relativni broj listova, relativni stepen rasteanja) nisu pokazale statističku značajnost između kontrolnog tretmana i tretmana konstantne suše (S2). Njegov indeks tolerancije na stres izračunat na osnovu visine biljke (PHSI) se nije signifikantno razlikovao u poređenju sa onim kod klona VII/25, gde je uočena najveća vrednost.

U drugom eksperimentu, tretman konstantne suše (S2) nije imao negativan uticaj na relativnu visinu biljaka ispitivanih populacija hrastova, jer su dobijene vrednosti bile slične ili statistički veće u odnosu na kontrolne.

Iz ovih podataka se vidi da je negativan uticaj konstantne suše (S2) na visinu biljke kod ispitivanih hrastova izostao, što je u skladu sa rezultatima pojedinih istraživanja. Na primer, Fotelli et al. (2000) nisu uočili statistički značajne razlike u povećanju visine biljke između kontrolnog i sušnog tretmana u periodu istraživanja od aprila do novembra meseca, kod sadnica četiri vrste hrasta (*Quercus frainetto*, *Quercus pubescens*, *Quercus macrolepis* i *Quercus ilex*). Među ispitivanim vrstama, *Q. macrolepis* je imao najveću visinu, a *Q. pubescens* najmanju. Ova razlika je bila ustanovljena tokom većeg dela pomenutog vremenskog intervala, na oba primenjena tretmana. Do sličnih rezultata su došli i Fort et al. (1997), koji su utvrdili da se visina sadnica hrasta lužnjaka nije značajno razlikovala između kontrolnog i dva sušna tretmana.

S druge strane, uočeno inhibitorno dejstvo tretmana S1 (suša praćena oporavkom) na relativnu visinu biljaka kod populacije hrasta lužnjaka L1, bilo je u skladu sa mnogim literaturnim podacima o negativnom uticaju suše na različite vrste hrastova. Van Hess (1997) je ispitivao uticaj različitih tretmana osvetljenosti (visoka, srednja i niska osvetljenost) u kombinaciji sa sušom (poljski vodni kapacitet zemljišta bio je manji od 60%) kod sadnica hrasta lužnjaka i bukve. Kod obe ispitivane vrste je uočio da je pod uticajem različitog osvetljenja u kombinaciji sa sušom došlo do smanjenja visine biljke. Pod dejstvom suše, pomenuto smanjenje je bilo najizraženije na tretmanu jake osvetljenosti. Uticaj na morfologiju sadnica bio je veći kod hrasta lužnjaka u poređenju sa bukvom. Ova razlika je bila povezana sa većiom preraspodelom asimilata u koren, prvenstveno na račun rastenja stabljike i grana. Ovim se može objasniti veći stepen tolerancije na sušu hrasta lužnjaka u poređenju sa bukvom. Značajna redukcija visine biljke uočena je i kod sadnica hrasta kitnjaka (*Q. petraeae*) koje su bile izložene ambijentalnoj i povišenoj koncentraciji ugljen-dioksida (CO₂) na sušnom tretmanu (Guehl et al., 1994). Pomenuti autori su utvrdili da je suša dovela i do smanjenog broja listova kod sadnica hrasta kitnjaka. Fotelli et al. (2000) takođe navode da je broj listova po biljci kod četiri vrste hrasta (*Quercus frainetto*, *Quercus pubescens*, *Quercus macrolepis* i *Quercus ilex*) bio veći u uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (kontrola) nego u uslovima suše. U našem istraživanju, kod populacije hrasta lužnjaka L2 i kod populacije hrasta cera C2 relativni broj listova je bio značajno smanjen na tretmanu konstantne suše (S2) u poređenju sa kontrolom, što je bilo u skladu sa navodima pomenutih autora.

Među populacijama hrasta lužnjaka, populacija L2 je pored značajnog smanjenja relativnog broja listova na tretmanu S2, pokazala i signifikantnu redukciju apikalnog rasta na pomenutom tretmanu u odnosu na kontrolu, kao i niži indeks tolerancije na sušu (PHSI) u poređenju sa populacijom L1. Relativni stepen rastenja nije bio pogođen negativnim uticajem jakog vodog deficita na tretmanu S2 kod ovih populacija.

Između ispitivanih populacija hrasta cera, populacija C1 je na tretmanu konstantne suše (S2) pokazala značajno veću relativnu visinu biljaka, apikalni rast i relativni stepen rastenja u odnosu na kontrolu, što je za posledicu imalo i veću vrednost parametra PHSI u poređenju sa populacijom C2. Relativan broj listova je kod populacije C1 takođe pokazao tendenciju povećanja sa napredovanjem vodnog deficitan na primenjenim tretmanima.

Izneti podaci o variranju morfometrijskih parametara u ovom radu, idu u prilog hipotezi da vrste iz roda *Quercus* dobro tolerišu sušu jer spadaju među najtolerantnije vrste

drveća na vodni deficit u umerenim geografskim zonama (Abrams, 1990; Ogaya i Peñuelas, 2003; Aranda et al., 2005). Superiorniji rast u uslovima jakog vodnog deficita (S2) između populacija hrasta lužnjaka pokazala je populacija L1, dok je između populacija hrasta cera to bila populacija C1.

Karakteristike stoma

Zbog sposobnosti biljaka da kroz stome regulišu razmenu gasova (CO_2 i O_2) i ograničavaju gubitak vode u uslovima stresa, postoji antagonizam, na nivou lista, između asimilacije ugljenika neophodnog za odvijanje procesa fotosinteze i gubitka vode (Al Afas et al., 2006). Stoga se karakteristike stoma (njihove dimenzije, gustina itd.) smatraju ključnim faktorom koji utiče na rastenje biljaka i njihovu toleranciju na sušu (Ceulemans, 1990; Chen et al., 1997). U istraživanju sa hrastom, Masarovicova (1991) je takođe ustanovila da su karakteristike stoma (tj. njihova veličina i gustina) veoma promenljive i da zavise od samog genotipa biljke, kao i od uslova pod kojima biljka raste ili od ontogenije lista.

U ovom radu, uticaj tretmana na karakteristike stoma kod hrastova lužnjaka i cera zavisio je kako od genotipa, tako i od momentalne vlažnosti zemljišta. U odnosu na kontrolu (K), značajna redukcija dimenzija stoma (dužina, širina i površina) uočena je na oba sušna tretmana (S1, S2) kod populacije hrasta lužnjaka L2. Kod populacije hrasta cera C2, isti trend redukcije je bio uočen kod širine i površine stoma, dok se dužina stoma značajno smanjila samo na tretmanu konstantne suše (S2) u odnosu na kontrolu. Kod obe populacije, redukcija je bila veća u uslovima suše jačeg intenziteta (S2).

Kod populacije hrasta lužnjaka L2, dimenzije stoma u uslovima jakog vodnog deficita (S2) su bile redukovane za 12,7% (dužina), 12% (širina) i 23,5% (površina), a kod populacije hrasta cera C2 za 14,3% (dužina), 12,8% (širina) i 22,9% (površina). Aasamaa et al. (2001) su naveli da je prednost stoma malih dimenzija u njihovoj brznoj reakciji na smanjenje vodnog potencijala lista u uslovima suše, u poređenju sa stomama velikih dimenzija. S obzirom da se zatvaranje stoma u odgovoru na nedostatak vode u zemljištu smatra uobičajenom reakcijom biljaka na sušu, to verovatno može biti razlog smanjenja širine stoma kod ispitivanih populacija hrastova na tretmanu konstantne suše (S2). Schulze i Hall (1982) su konstatovali da se stepen i brzina zatvaranja stoma u odgovoru na sušu mogu razlikovati među biljnim vrstama. Zatvaranje stoma kod biljaka izloženih vodnom deficitu značajno je sa aspekta

prevencije od prekomernog gubitka vode. Zatvaranjem stomine pore, povećava se efikasnost korišćenja vode (Farooq et al., 2009).

Literaturni podaci pokazuju da broj stoma na jedinici površine lista (gustina stoma) različito varira u reakciji biljaka na sušu. U ovom radu, na tretmanu konstantne suše (S2), gustina stoma i gustina epidermalnih ćelija bile su značajno povećane samo kod populacije hrasta lužnjaka L2, u odnosu na kontrolu. To povećanje je iznosilo 37% za gustinu stoma i 19% za gustinu epidermalnih ćelija. Značajno smanjenje gustine epidermalnih ćelija uočeno je kod populacije hrasta cera C1 na tretmanu suše praćene oporavkom (S1). Kod ostalih populacija, vrednosti gustine stoma i gustine epidermalnih ćelija se nisu značajno razlikovale među primenjenim tretmanima.

U mnogim studijama je utvrđeno da veličina stoma varira u obrnutoj korelaciji sa gustinom stoma (Ceulemans et al., 1984; Drew i Chapman, 1992; Hetherington i Woodward, 2003), što se objašnjava promenama u veličini epidermalnih ćelija. U ovom radu, kao što je navedeno, populacija hrasta lužnjaka L2 je na tretmanu S2 imala značajno veću gustinu stoma i manje dimenzije stoma u poređenju sa kontrolom. Smatra se da su takve karakteristike stoma povezane sa aklimatizacijom biljaka na sušu (Larsen, 1961; Dunlap i Stettler, 2001). Imajući u vidu da su hrastovi veoma otporni na nedostatak vode u zemljištu, ovakve karakteristike stoma su u skladu sa navodima Pearce et al. (2006), koji ih smatraju tipičnim za vrste prilagođene na sušna staništa. Pored povećane gustine stoma i smanjenih dimenzija stoma, mnogi autori navode da se i mala veličina lista i povećana debljina kutikule smatraju karakteristikama lista koje poboljšavaju otpornost biljaka na sušu, smanjuju temperaturu lista i fotohemijska oštećenja, i pomažu u održavanju intenziteta fotosinteze u uslovima suše (Matsuda et al., 1989; Abrams, 1990; Abrams et al., 1994; Merkulov et al., 1997). Abrams i Kubiske (1990) su utvrdili veću gustinu stoma, veću debljinu lista i manje dimenzije ćelija zatvaračica kod pet vrsta hrastova (*Q. ellipsoidalis*, *Q. macrocarpa*, *Q. velutina*, *Q. alba*, *Q. rubra*) u poređenju sa 21 drugom drvenastom vrstom otvorenih staništa. Bidwell (1974) je istakao da debeli listovi i stome malih dimenzija povećavaju efikasnost korišćenja vode u uslovima suše. Abrams (1987) je uočio veću debljinu lista, veću specifičnu masu lista, kao i veću gustinu stoma kod hrastova *Q. macrocarpa* i *Q. muehlenbergii* u poređenju sa vrstom *Celtis occidentalis*, koja raste na vlažnijim staništima nego hrastovi.

Vodni deficit je uslovio povećanje gustine stoma i smanjenje dimenzija stoma i kod drugih biljnih vrsta, koje ne pripadaju rodu *Quercus*. Na primer, Bosabalidis i Kofidis (2002) su konstatovali da je kod sorte masline Mastoidis gustina stoma na sušnom tretmanu bila veća

za 49,9% u odnosu na kontrolu, a kod sorte Koroneiki za 55,2%. Prema ovim autorima, jedan od činilaca koji doprinosi boljoj kontroli transpiracije u uslovima suše je povećana gustina stoma. S obzirom da je sorta Koroneiki imala veću gustinu stoma u uslovima vodnog deficita, ovi autori su zaključili da je ona tolerantnija na sušu od sorte Mastoidis. Luković et al. (2009) su ustanovili veću gustinu manjih stoma na abaksijalnom epidermisu kod većine ispitivanih genotipova šećerne repe (*Beta vulgaris* L.) gajenih u polu-kontrolisanim uslovima, koji su prethodno pokazali različite odgovore na nedostatak vode na testovima sprovedenim u polju. Prema mnogim autorima (Fahn i Cutler, 1992; Dickison, 2000), navedeno povećanje gustine stoma i smanjenje njihovih dimenzija ukazuje na prilagođenost biljaka na sušu jer je na taj način biljka u mogućnosti da efikasnije reguliše transport vode i transpiraciju.

Mnogi literaturni podaci su potvrdili da suša ne mora uticati na gustinu stoma, što je u skladu sa rezultatima dobijenim za ispitivane populacije hrastova u ovom radu, osim za populaciju hrasta lužnjaka L2. Na primer, Mehri et al. (2009) su utvrdili da tretman vodnog deficita (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 40%) nije uticao na značajne promene gustine stoma kod 10 sorti pšenice (5 tolerantnih sorti i 5 osetljivih na sušu) u odnosu na kontrolu (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 80%). Dužina stoma i njihova površina kod pomenutih biljaka bile su značajno redukovane u uslovima suše, dok širina stoma nije bila pogođena vodnim deficitom. Negativan uticaj suše na gustinu stoma nije bio utvrđen ni kod biljaka soje (Inamullah i Isoda, 2005), a ni kod listova kikirikija (Clifford et al., 1995). Ovi rezultati su u suprotnosti sa studijama u kojima je utvrđeno smanjenje gustine stoma i njihovih dimenzija u uslovima vodnog deficita. Xu i Zhou (2005) su uočili povećanje gustine stoma kod trave *Leymus chinensis* u uslovima umerene suše, ali i smanjenje gustine stoma usled suše jačeg intenziteta, što je bilo u skladu sa studijom sa biljkama pirinča (Meng et al., 1999). Dimenzije stoma kod pomenute vrste trave su opale sa povećanjem vodnog deficita što je takođe u skladu sa studijama sa biljkama pirinča (Quarrie i Jones, 1977; Yang et al., 1995; Meng et al., 1999). Klamkowski i Treder (2006) su konstatovali signifikantno smanjen broj stoma i redukciju njihovih dimenzija u uslovima suše kod gentipova jagode. Smanjenje gustine stoma i veličine stominog otvora u uslovima vodnog deficita mnogi autori smatraju efikasnim načinom smanjenja gubitka vode (Thakur, 1990; Yang et al., 2004). Woodward (1987) je naveo da je efikasnost korišćenja vode poboljšana kao rezultat smanjenja broja stoma.

Indeks stoma je parametar koji varira od vrste do vrste, i koji je pod uticajem činilaca spoljašnje sredine (Özörgücü et al., 1991). Kod boba (*Vicia faba*), utvrđeno je da suša i stres

uzrokovan velikom zaslanjenošću zemljišta povećavaju gustinu stoma i indeks stoma, olakšavajući na taj način usvajanje vode u uslovima vodnog deficita (Gan et al., 2010). Do sličnih rezultata su došli i Makbul et al. (2011) u istraživanju sprovedenom na biljkama soje koje su bile izložene sušnom tretmanu. S druge strane, vodni deficit je tokom eksperimentalnog perioda doveo do značajnog smanjenja indeksa stoma kod dva ispitivana genotipa topole *Populus balsamifera* (genotipovi AP-1005 i AP-1006) (Hamanishi et al., 2012). Ovi autori su konstatovali da veće smanjenje indeksa stoma kod genotipa AP-1006 može biti posledica smanjene dostupnosti vode i njenog uticaja na celokupni vodni status biljke. U ovom radu, kod ispitivanih populacija hrasta lužnjaka i cera nisu uočena značajna variranja u indeksu stoma među primenjenim tretmanima.

Na osnovu iznetog, može se zaključiti da je tretman konstantne suše (S2) u većoj meri uticao na redukciju dimenzija stoma nego tretman suše praćene oporavkom (S1). Populacija hrasta lužnjaka L2 pokazala je veliki stepen prilagođenosti na sušu jer je na tretmanu S2 imala značajno veću gustinu stoma i manje dimenzije stoma u poređenju sa kontrolom. Biljke iz populacije hrasta cera C2 su takođe značajno smanjile dimenzije stoma u uslovima jake suše (S2) i na taj način pokazale vid adaptacije na vodni deficit. Kod populacije hrasta lužnjaka L1 i populacije hrasta cera C1 nisu utvrđene značajne razlike među tretmanima ni u dimenzijama stoma ni u njihovoj gustini, a razlog tome je verovatno njihova otpornost na vodni deficit ili kratak vremenski period za adaptaciju. Dobijene vrednosti indeksa stoma ukazuju da vodni status hrasta lužnjaka i cera nije bio naročito pogođen vodnim deficitom na sušnim tretmanima (S1, S2).

6.2. Uticaj vodnog deficita na parametre razmene gasova

Smanjena razmena gasova smatra se jednim od primarnih efekata vodnog deficita na biljke (Larcher, 2003). U velikom broju literaturnih podataka je potvrđeno da analiza parametara razmene gasova u uslovima suše i oporavka u mnogome doprinosi boljem sagledavanju prilagođenosti biljnih vrsta na vodni deficit, i pruža uvid o stepenu otpornosti biljaka na sušu (Siddique et al., 1999; Zhang et al., 2004; Fan et al., 2013).

Intenzitet fotosinteze

U brojnim istraživanjima koja su se bavila uticajem suše na biljke, najčešće je proučavan uticaj na proces fotosinteze, koji ima centralnu ulogu u adaptaciji biljaka u uslovima vodnog deficita (Chaves et al., 2003, 2009; Flexas et al., 2004; Lawlor i Tezara, 2009). Suša dovodi do smanjenja intenziteta fotosinteze zbog zatvaranja stoma i smanjenja usvajanja CO₂ u tkivo mezofila (Chaves, 1991; Ort et al., 1994; Chaves et al., 2003; Flexas et al., 2004), kao i zbog metaboličkih oštećenja (Farquhar et al., 1989a). Međutim, oporavak nakon rehidracije posledica je intenzivnije fotosinteze. Važnost ovog pitanja među prvima je proučavao Kirschbaum (1987, 1988), koji navodi da oporavak od jake suše predstavlja proces koji se može posmatrati u dve etape: prva se javlja tokom prvih nekoliko časova ili dana od navodnjavanja i karakterišu je poboljšanje vodnog statusa lista i ponovno otvaranje stoma. Druga etapa traje nekoliko dana i zahteva *de novo* sintezu fotosintetičkih proteina. Danas, među dostupnim literaturnim podacima, postoji veliki broj istraživanja na temu oporavka tj. ponovne hidracije biljaka nakon perioda suše (Dos Santos et al., 2006; Hura et al., 2006; Gallé i Feller, 2007; Gómez-del-Campo et al., 2007; Montanaro et al., 2007; Luo et al., 2008).

Utvrđeno smanjenje intenziteta fotosinteze pod uticajem vodnog deficita kod ispitivanih biljnih vrsta u ovom radu, kao i povećanje vrednosti ovog parametra usled oporavka, bilo je očekivano. Pomenute reakcije biljaka su bile specifične, i zavisile su od klona odnosno populacije i momentalne vlažnosti zemljišta.

U prvom eksperimentu, vrednosti intenziteta fotosinteze (merenog pri oporavku i nakon njega) su na tretmanu S1 kod većine klonova topole bile veće ili slične onim na kontroli, dok je na tretmanu S2 intenzitet fotosinteze značajno opao kod svih klonova. Najznačajnija redukcija ovog parametra na tretmanu S2 (u proseku za 97%) se dogodila pri merenju nakon oporavka, kada je period nakon zalivanja bio produžen, što je uslovalo smanjenje momentalne vlažnosti zemljišta na donju granicu tretmana. Kao genotip sa najvećim intenzitetom fotosinteze na tretmanu S2 (pri oporavku, kao i nakon njega), izdvojio se klon XI/36. Smanjenje momentalne vlažnosti zemljišta na tretmanu S1 (42% vol, 25% vol, 17% vol) dovelo je do postepenog pada intenziteta fotosinteze kod svih klonova topole, a najveću vrednost ovog parametra pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17% vol, imao je klon IX/30.

U drugom eksperimentu, značajna inhibicija procesa fotosinteze kod obe vrste hrasta takođe je uočena u uslovima vodnog deficita (14-11%vol, 9%vol), u poređenju sa uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (32-25%vol, 32%vol). Vrednosti intenziteta fotosinteze u uslovima vodnog deficita pre oporavka (14-11%vol) i na tretmanu konstantne suše (9%vol) se nisu značajno razlikovale kod većine ispitivanih populacija. Izuzetak je populacija hrasta lužnjaka L1, gde je na tretmanu konstantne suše (S2) uočena signifikantno veća vrednost nego u uslovima vodnog deficita pre oporavka (14-11%vol).

Smanjenje intenziteta fotosinteze u uslovima suše zabeleženo je kod različitih vrsta topole (Zhang et al., 2005; Liang et al., 2006; Yin et al., 2009) i hrasta (Hinckley et al., 1978; Abrams et al., 1990; Epron i Dreyer, 1990, 1993a; Epron et al., 1993), kao i kod vrsta kao što su kukuruz (Anjum et al., 2011a), pšenica (Changhai et al., 2010), jagoda (Klamkowski i Treder, 2008) itd. Literaturni podaci ukazuju da genotipovi kod kojih se uslovima suše intenzitet fotosinteze redukovao u manjoj meri, pokazuju veću tolerantnost prema suši i bolju prilagođenost na uslove vodnog deficita. U ovom radu, ukoliko se visok intenzitet fotosinteze u uslovima suše uzme kao pokazatelj tolerantnosti, genotipska specifičnost postaje evidentna. Najbolji genotip topole po tom pitanju na tretmanu S1, pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17%vol, bio je klon IX/30, a na tretmanu S2 (pri oporavku i nakon njega) klon XI/36. Među populacijama hrastova, na tretmanu konstantne suše (S2), to su bile populacija hrasta lužnjaka L1 i populacija hrasta cera C1.

Smanjeno rastenje biljaka u uslovima suše može biti povezano sa značajnim smanjenjem intenziteta fotosinteze. Guo et al. (2010) su uočili smanjen intenzitet fotosinteze kod tri hibridna klona topole (*Populus deltoides* x *Populus nigra*, klonovi: DN-34, R-247 i OP-367) u uslovima vodnog deficita (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 50%, 40% i 30%), ali i smanjenje visine izbojka ovih klonova u pomenutim uslovima, u poređenju sa kontrolom (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 100%). Do sličnih zapažanja došli su i Regier et al. (2009), koji su izučavali toleranciju na sušu kod dva klona crne topole (58-861 i Poli). Oni su utvrdili da rast klona Poli nije bio pogođen vodnim deficitom, dok je kod klona 58-861 došlo do redukcije rastenja. Pomenuti autori su zaključili da je mogući razlog inhibicije rastenja klona 58-861 veći negativan uticaj suše na proces fotosinteze kod ovog klona u odnosu na klon Poli. Oni su dodali da je ovo verovatno bilo uzrokovano većom potrošnjom vode klona 58-861, što je dovelo do bržeg sušenja zemljišta između zalivanja. Izneti podaci su u skladu sa rezultatima dobijenim u ovom radu za klonove crne topole, kod kojih je značajna inhibicija procesa fotosinteze na tretmanu S2 (prilikom i nakon oporavka)

bila praćena smanjenjem relativne visine izbojka u najvećoj meri na pomenutom tretmanu. S druge strane, kod populacija hrastova L1 i C1, koje su efikasnije fotosintetisale na tretmanu konstantne suše (S2), utvrđen je veći indeks tolerancije na sušu izračunat na osnovu visine biljke (PHSI) u poređenju sa preostale dve populacije.

Pored sposobnosti biljaka da izbegnu i/ili izdrže sušu, oporavak procesa fotosinteze nakon rehidratacije je od ključnog značaja za otpornost biljaka na sušu (Chaves et al., 2009). Generalno, među istraživaćima vlada mišljenje da se biljke izložene blagoj suši oporavljaju brzo, u roku od 1 ili 2 dana nakon stresa. Za razliku od njih, biljke koje su izložene suši jakog intenziteta, oporave se za 40-60% maksimalnog nivoa fotosinteze (Kirschbaum, 1987, 1988; Delfine et al., 1999; Sofu et al., 2004; Grzesiak et al., 2006; Bogeat-Triboulot et al., 2007; Gallé et al., 2007). Kozłowski (1982a) je naveo da nepotpuni oporavak intenziteta fotosinteze kod biljaka izloženih suši može biti povezan sa nesposobnošću stoma da se u potpunosti ponovo otvore, kao i sa oštećenjem fotosintetičkog aparata.

Intenzitet i/ili trajanje prethodnog stresa predstavlja ključne činioce koji utiču kako na brzinu, tako i na stepen oporavka procesa fotosinteze (Miyashita et al., 2005; Grzesiak et al., 2006; Flexas et al., 2006, 2009). S obzirom da je u prvom eksperimentu momentalna vlažnost zemljišta pre oporavka tj. donja granica tretmana S1 bila 17% vol, dakle ne naročito niska, kod svih klonova topole je zabeležen potpuni oporavak intenziteta fotosinteze prilikom dodavanja vode (38% vol). U ogledu sa hrastovima, momentalna vlažnost zemljišta je na tretmanu S1 pre zalivanja bila 14-11% vol, što je svakako uslovalo nešto slabiji oporavak procesa fotosinteze kod ovih biljaka u odnosu na topole. Literaturni podaci ukazuju da hrastovi beleže visoku stopu oporavka intenziteta fotosinteze nakon perioda suše, dok za topole gotovo da nema dostupnih podataka vezanih za ovu problematiku. Ni i Pallardy (1992) su uočili potpuni oporavak intenziteta fotosinteze kod dve vrste hrasta (*Quercus stellata*, *Quercus alba*) u poređenju sa jednom vrstom javora (*Acer saccharum*) i oraha (*Juglans nigra*).

Selekcija i uvođenje genotipova sa velikom sposobnošću oporavka je od izuzetnog značaja kako bi se redukovala oštećenja koja nastaju usled uticaja jake suše na biljku (Vassileva et al., 2011). Fan et al. (2013) su nakon 72h od oporavka utvrdili veći procenat povećanja intenziteta fotosinteze u odnosu na kontrolu kod linije kukuruza tolerantne na sušu u poređenju sa onom koja je osetljivija na vodni deficit. U ovom radu, u prvom ogledu, na tretmanu S1, intenzitet fotosinteze pri oporavku (38% vol) bio je najveći kod klona topole I/2, u poređenju sa biljkama gajenim pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42% vol. U drugom

ogledu, populacija hrasta lužnjaka L2 je pokazala najbolji oporavak intenziteta fotosinteze, jer se vrednosti ovog parametra u pomenutim uslovima nisu značajno razlikovale od kontrolnih. Kod ostalih populacija hrastova, vrednosti ovog parametra nakon dodavanja vode (32%vol) bile su statistički manje od kontrolnih.

Intenzitet transpiracije

Poznato je da proces transpiracije ima važnu ulogu u kontroli vodnog balansa biljke (McNaughton i Jarvis, 1991). Pod uticajem suše, smanjenje intenziteta transpiracije uzrokovano je delimičnim ili potpunim zatvaranjem stoma koje se povezuje sa promenama u vodnom statusu lista i sadržajem vlage u zemljištu (Benešová et al., 2012). Kao što je napred navedeno, reakcija stoma je bliže povezana sa dostupnošću vode u zemljištu nego sa vodnim statusom lista, jer stome reaguju na hemijske signale (npr. ABA) koje stvaraju dehidrirani koreni.

U prvom eksperimentu, dinamika variranja intenziteta transpiracije nije se razlikovala od dinamike variranja intenziteta fotosinteze. Tretman konstantne suše (S2) je prilikom oba merenja (pri oporavku i nakon njega) u najvećoj meri redukovao intenzitet transpiracije kod svih pet klonova. Pomenuta redukcija bila je očekivana, s obzirom na činjenicu da se u uslovima suše stome postepeno zatvaraju, smanjujući svoju provodljivost za vodenu paru, i usporavajući intenzitet transpiracije na taj način (Pagter et al., 2005). Klonovi topole koji su pokazali najveći intenzitet fotosinteze na tretmanu S2, imali su i najveći intenzitet transpiracije u pomenutim uslovima. Vrednosti intenziteta transpiracije na tretmanu S2 merene prilikom oporavka bile su najveće kod klonova X/32 i XI/36, a nakon oporavka kod klona XI/36.

Farquhar et al. (1989a) su naveli da tokom postepenog napredovanja vodnog deficita, intenzitet fotosinteze i intenzitet transpiracije obično opadaju istom brzinom. Dobijeni rezultati na tretmanu S1 bili su u skladu sa ovom konstatacijom jer je kod oba parametra uočeno njihovo smanjenje sa postepenim opadanjem momentalne vlažnosti zemljišta (42%vol, 25%vol, 17%vol). Nakon toga, oporavak (38%vol) je delovao stimulatивно na intenzitet transpiracije kod svih klonova, jer su dobijene vrednosti bile približne onim pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42%vol. Dalji pad momentalne vlažnosti zemljišta (25%vol) uslovio je značajnu redukciju procesa transpiracije. Paralelnu dinamiku variranja parametara A i E na ovom tretmanu potvrđuju i konstatovane pozitivne korelacije među njima kod svih

klonova, osim kod klona IX/30. Najbolji oporavak (38%vol) transpiracije na tretmanu S1 uočen je kod klona XI/36, koji se izdvojio kao jedini genotip kod koga je vrednost ovog parametra pri oporavku bila veća od vrednosti pri Mvz 42%vol. Stimulativni efekat oporavka na transpiraciju potvrđen je u brojnim istraživanjima za različite vrste biljaka kao što su paradajz, pasulj, kukuruz (Gu et al., 1996; Miyashita et al., 2005; Fan et al., 2013) i druge. Ovo je bilo u skladu sa eksperimentalnim rezultatima drugog ogleada, gde su kod obe vrste hrasta vrednosti intenziteta transpiracije pri oporavku (32%vol) bile statistički veće ili slične onim na kontroli (32-25%vol).

Uticao tretmana konstantne suše (S2) na intenzitet transpiracije se razlikovao kod pojedinih populacija hrastova u poređenju sa klonovima topole. Naime, kod populacije hrasta lužnjaka L1 i populacije hrasta cera C1 uočena je intenzivna transpiracija na ovom tretmanu, koja je bila slična ili veća od one na kontroli. Biljke iz ove dve populacije su u uslovima jake suše (9%vol) pokazale i viši intenzitet fotosinteze u poređenju sa preostale dve populacije (L1, C1).

Povećana transpiracija u uslovima vodnog deficita često se povezuje sa tolerancijom hrastova na sušu. Na primer, Bréda et al. (1993) su konstatovali da je vrsta hrasta *Q. petraea* prilično tolerantna na sušu zbog svoje sposobnosti da održi značajan intenzitet transpiracije tokom dana u uslovima smanjene dostupnosti vode u zemljištu. Veliku ulogu u svemu ovome verovatno ima i sposobnost korena da usvaja vodu sa velikih dubina ili bolja sposobnost ponovnog uspostavljanja turgora u toku noći i slični mehanizmi adaptacije drvenastih vrsta koje su dobro prilagođene na sušu. Visoka transpiracija kod navedene dve populacije hrasta u ovom radu u uslovima suše je u neku ruku i bila očekivana s obzirom da, prema navodima Abrams (1990), vrste iz roda *Quercus* dobro tolerišu sušu.

Efikasnost korišćenja vode

Efikasnost korišćenja vode je parametar koji se koristi u cilju integrisanja rezultata koji se odnose na promene intenziteta razmene gasova u biljkama izloženih suši. Jedan od pristupa u cilju poboljšanja opstanka biljaka u uslovima vodnog deficita, svakako je selekcija i gajenje genotipova sa visokom efikasnošću korišćenja vode (Vassileva et al., 2011). Uticaj vodnog deficita na efikasnost korišćenja vode na nivou lista je veoma različit i najčešće zavisi od reakcije stoma na nedostatak vode i od trajanja i intenziteta suše (Saranga et al., 1999). U

ovom radu, trenutna (WUE) i unutrašnja (WUEi) efikasnost korišćenja vode su značajno varirale u zavisnosti od genotipa biljke i momentalne vlažnosti zemljišta.

Trenutna efikasnost korišćenja vode (WUE)

Trenutna efikasnost korišćenja vode (WUE) kod biljaka je značajna sa aspekta ekonomičnog korišćenja vode i opstanka biljaka na sušnim staništima (Damesin et al., 1997; Nativ et al., 1999; Bacon, 2004). Stim u vezi, značaj kvantifikovanja pomenutog parametra, ogleda se u determinaciji onih genotipova koje karakterišu manji gubitak vode tokom transpiracije, a veća efikasnost fotosintetičke aktivnosti (Orlović et al., 2002).

U prvom eksperimentu, najveća redukcija trenutne efikasnosti korišćenja vode uočena je na tretmanu konstantne suše (S2) prilikom oba merenja (pri oporavku i nakon njega). Veće smanjenje vrednosti ovog parametra na pomenutom tretmanu zabeleženo je nakon oporavka, kada su svi tretmani, uključujući i S2, bili na donjoj granici, te je tada momentalna vlažnost zemljišta bila niska. Klon XI/36 se pri oba merenja na tretmanu konstantne suše (S2) izdvojio kao genotip sa najvećom vrednošću ovog parametra. Na tretmanu S1, pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17% vol, kod svih klonova (izuzetak je klon XI/36) je došlo do povećanja vrednosti ovog parametra. Dobijene vrednosti su bile statistički veće ili slične onim pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42% vol. Klonovi koji su u pomenutim uslovima najefikasnije koristili vodu bili su IX/30 i I/2.

U drugom eksperimentu, većina populacija je efikasnije koristila vodu u uslovima suše slabijeg intenziteta, pre oporavka (14-11% vol), nego u uslovima konstantne suše (9% vol) (izuzetak je populacija hrasta lužnjaka L1). Kod obe populacije hrasta cera (C1, C2) vrednosti ovog parametra pri umerenom vodnom deficitu (14-11% vol) su bile značajno veće nego pri oporavku (32% vol).

Literaturni podaci ukazuju da vodni deficit deluje veoma različito na trenutnu efikasnost korišćenja vode, koja može da poraste ili opadne, u zavisnosti od biljne vrste (genotipa) i intenziteta i trajanja suše. Redukovane vrednosti ovog parametra u uslovima vodnog deficita na tretmanu S2 u oba eksperimenta, verovatno su bile posledica jake dehidracije ćelija mezofila koja je uslovlila dalju inhibiciju procesa fotosinteze (Taiz i Zeiger, 2002). Dobijeni rezultati su u skladu sa podacima koje su naveli Liang et al. (2006) za vrstu topole *Populus simonii*, koja je bila izložena uticaju kontrolnog (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 70%) i dva sušna tretmana (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta

55% i 40%). Ovi autori su utvrdili da je sa povećanjem intenziteta suše u zemljištu, vrednost ovog parametra sve više opadala (što je bio slučaj i sa intenzitetom fotosinteze), te su zabeležene vrednosti bile najniže pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 40%.

S druge strane, utvrđeno povećanje parametra WUE na tretmanu S1, kod klonova topole pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17% vol, i kod populacija hrasta cera pri Mvz 14-11% vol, u skladu je sa konstatacijom Chaves et al. (2003) da većina biljnih vrsta u uslovima blage i umerene suše ima tendenciju da poveća efikasnost korišćenja vode. Mnogi istraživači navode da visok WUE može biti posledica veće stope smanjenja intenziteta transpiracije nego intenziteta fotosinteze u uslovima suše (Thomas, 1986; Jie et al., 2001). Ovo je u skladu sa dobijenim rezultatima za klonove topole, kod kojih je utvrđeno da je intenzitet fotosinteze na tretmanu S1, pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17% vol, u odnosu na momentalnu vlažnost zemljišta 42% vol u proseku opao za 69,2%, a intenzitet transpiracije za 72%. Međutim, kod populacija hrasta cera, visoke vrednosti WUE na tretmanu S1 pre oporavka (14-11% vol) mogu se objasniti proporcionalnim smanjenjem intenziteta fotosinteze i transpiracije, koje je, u proseku, iznosilo 54,6% (intenzitet fotosinteze), odnosno 49,2% (intenzitet transpiracije). Povećane vrednosti parametra WUE u uslovima suše zabeležili su i Klamkowski i Treder (2008), Changhai et al. (2010), Yang et al. (2004) kod jagode, pšenice i grahorice (*Lathyrus sativus*).

Prema Bota et al. (2001), visoka vrednost parametra WUE u uslovima suše odražava sposobnost genotipa da održi kapacitet fotosinteze u pomenutim uslovima, kao i visok stepen njegove otpornosti na sušu. U ovom radu, ukoliko se visoke vrednosti ovog parametra na sušnim tretmanima (S1 i S2) uzmu kao pokazatelji otpornosti na sušu, mogu se izdvojiti genotipovi koji su najefikasnije koristili vodu u pomenutim uslovima. U prvom ogledu, na tretmanu S2 (pri oporavku i nakon njega), to je bio klon XI/36, dok su na tretmanu S1, pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17% vol, to bili klonovi IX/30 i I/2. U drugom eksperimentu, višu trenutnu efikasnost korišćenja vode na tretmanu S2 (9% vol) pokazale su populacija hrasta lužnjaka L1 i populacija hrasta cera C1 u poređenju sa preostale dve populacije (L2, C2).

Stomatalna provodljivost

Biljke regulišu provodljivost stoma menjanjem veličine stominog otvora, odnosno otvaranjem i zatvaranjem stoma (Stanković et al., 2006). Medrano et al. (2002) su naveli da

stomatalna provodljivost predstavlja integrativnu osnovu za proučavanje globalnog uticaja suše na biljke jer su stome osjetljive na sušu, odnosno na dostupnost vode u zemljištu, sadržaj ABA, provodljivost ksilema, vodni status lista i drugo.

Promena provodljivosti stoma se ne može posmatrati izolovano, bez osvrta na proces fotosinteze (Wong et al., 1979; Farquhar et al., 2001). Rezultati ranijih istraživanja su pokazali da je intenzitet fotosinteze u uslovima suše opao kada se stomatalna provodljivost smanjila (Tenhunen et al., 1987; Nilsen i Orcutt, 1996). Smanjenje provodljivosti stoma obično podrazumeva i manju transpiraciju, čime se postiže očuvanje vodnog režima biljaka. Redukcija stomatalne provodljivosti u uslovima suše, praćena smanjenjem intenziteta fotosinteze i intenziteta transpiracije bila je utvrđena kod biljaka trske (Pagter et al., 2005), pasulja (Miyashita et al., 2005), kukuruza (Anjum et al., 2011a), hibrida topole (Guo et al., 2010) i drugih.

U ovom radu, dinamika promene provodljivosti stoma pod uticajem primenjenih tretmana (K, S1, S2) u prvom eksperimentu (merena prilikom i nakon oporavka) imala je isti trend variranja kao i intenzitet fotosinteze i intenzitet transpiracije. Naime, vrednosti parametra g_s su na tretmanu S1 kod većine klonova bile približne kontrolnim vrednostima, dok je značajna redukcija ovog parametra zabeležena na tretmanu S2. Najznačajnije smanjenje g_s na tretmanu konstantne suše (S2) uočeno je nakon oporavka, i iznosilo je kod svih klonova topole $0.01 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Prema Flexas et al. (2004, 2006), dobijene vrednosti parametra g_s ispod intervala $0.1\text{-}0.05 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ukazuju da je nedostatak vode uzrokovao dehidrataciju tkiva, i doveo do metaboličkih oštećenja.

Sa napredovanjem suše na tretmanu S1 (42%vol, 25%vol, 17%vol), provodljivost stoma kod topola je postepeno opadala. Chaves et al. (2009) su utvrdili da u uslovima umerene suše, smanjenje stomatalne provodljivosti ima zaštitni efekat, omogućavajući biljci da sačuva vodu i poboljša efikasnost korišćenja vode. Dobijeni rezultati su u saglasnosti sa ovom konstatacijom jer je pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17%vol na tretmanu S1, parametar WUE bio povećan kod većine klonova (izuzetak je klon XI/36). Oporavak (38%vol) na pomenutom tretmanu je doveo do značajnog povećanja vrednosti stomatalne provodljivosti, koje su bile statistički veće ili slične vrednostima zabeleženim pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42%vol. Stimulativni efekat oporavka na stomatalnu provodljivost bio je u skladu sa istraživanjima rađenim na biljkama pasulja (Miyashita et al., 2005) i kukuruza (Fan et al., 2013). Sa ponovnom redukcijom momentalne vlažnosti

zemljišta (25%vol), stomatalna provodljivost je kod svih klonova značajno opala u odnosu na oporavak.

U drugom eksperimentu, kod svih ispitivanih populacija hrastova je zabeleženo značajno smanjenje stomatalne provodljivosti u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol) u poređenju sa uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (32-25%vol, 32%vol). Kod većine populacija nisu uočena značajna variranja u vrednostima ovog parametra u uslovima suše – između vodnog deficita pre oporavka (14-11%vol) i onog na tretmanu S2 (9%vol) (izuzetak je populacija hrasta lužnjaka L1), što je bio slučaj i sa intenzitetom fotosinteze. Populacija hrasta lužnjaka L1 se izdvojila kao jedina populacija sa značajno većim vrednostima parametara A, E i g_s na tretmanu S2 (9%vol) nego na suši pre oporavka (14-11%vol). Xiao et al. (2009) su utvrdili da je visok intenzitet fotosinteze u uslovima vodnog deficita kod tolerantnih i dobro prilagođenih genotipova na sušu najčešće udružen sa visokom stopom transpiracije i sa visokom stomatalnom provodljivošću. Bréda et al. (1993) takođe ističu da se održavanje visokog intenziteta transpiracije i stomatalne provodljivosti u uslovima suše smatraju jednim od glavnih karakteristika biljaka tolerantnih na vodni deficit. Dobijeni rezultati za populaciju hrasta lužnjaka L1 su u saglasnosti sa ovim konstatacijama, čime se potvrđuje njena dobra prilagođenost na sušu na osnovu variranja pomenuta tri parametra.

Vrednosti parametra g_s prilikom oporavka (32%vol) su bile značajno niže od vrednosti na kontroli (32-25%vol) kod većine populacija, tako da se oporavak stomatalne provodljivosti ne može smatrati potpunim. Jedino je kod populacije hrasta cera C2 vrednost ovog parametra pri oporavku bila signifikantno veća u poređenju sa kontrolom.

Intercelularna koncentracija CO_2 (c_i). Unutrašnja efikasnost korišćenja vode (WUE_i)

Kao što je napred izneto, činioci koji izazivaju redukciju intenziteta fotosinteze u uslovima suše mogu biti stomatalna (izazvana delimičnim zatvaranjem stoma) i/ili nestomatalna ograničenja (izazvana promenama biohemijskih reakcija lista) (Chaves et al., 2002). Uloga zatvaranja stoma i biohemijskih procesa u smanjenju intenziteta fotosinteze tokom vodnog deficita bila je predmet mnogih ranijih istraživanja (Sharkey i Seemann, 1989; Chaves, 1991; Cornic i Briantais, 1991; Quick et al., 1992; Evans i Loreto, 2000). Na pitanje da li suša uglavnom ograničava proces fotosinteze putem zatvaranja stoma ili metaboličkih oštećenja još nije konačno odgovoreno (Cornic, 2000; Flexas et al., 2004).

Analizom parametara razmene gasova kao što su A , E , g_s , c_i , WUE_i itd., može se utvrditi koji činioci, i u kojoj meri (većoj ili manjoj) limitiraju proces fotosinteze u uslovima suše. Prema teoriji Farquhar i Sharkey (1982), ograničenje procesa fotosinteze stomatalnim činiocima preovlađuje kada stomatalna provodljivost (g_s) i intercelularna koncentracija CO_2 (c_i) u uslovima suše opadnu. U takvim okolnostima, smanjena stomatalna provodljivost efikasno kontroliše gubitak vode i dovodi, pored smanjenja intercelularne koncentracije CO_2 , i do povećanja unutrašnje efikasnosti korišćenja vode (WUE_i) (Jones, 1992; Yin et al., 2005a). Parametar WUE_i se, kao što je napred napomenuto, izražava kao odnos intenziteta fotosinteze i stomatalne provodljivosti. U prvom eksperimentu, značajno smanjena stomatalna provodljivost kod svih klonova topole na tretmanu S2 prilikom oporavka, bila je praćena smanjenom intercelularnom koncentracijom CO_2 i povećanom unutrašnjom efikasnošću korišćenja vode, što je, dakle, ukazivalo na dominaciju stomatalnih ograničenja. U mnogim istraživanjima je potvrđena preovlađujuća uloga stomatalnih činilaca odgovornih za pad intenziteta fotosinteze u uslovima blage suše (Brestic et al., 1995; Medrano et al., 2002). Stoga su dobijeni rezultati bili očekivani jer je prilikom oporavka momentalna vlažnost zemljišta na tretmanu S2 bila na gornjoj granici predviđenoj za taj tretman (21%vol), a stomatalna provodljivost se kretala u intervalu od 0.4 do 0.15 mol m⁻² s⁻¹, koja, prema istraživanju Medrano et al. (2002), odgovara umerenoj suši.

U uslovima suše na tretmanu S2 nakon oporavka, stomatalna provodljivost se značajno smanjila (0.01 mol m⁻² s⁻¹) kod svih klonova topole, a vrednosti parametra c_i su bile statistički veće od vrednosti na kontroli (38-29%vol) kod većine klonova (izuzetak je bio klon XI/36 kod koga je uočena signifikantno niža vrednost od kontrolne). Prema Farquhar i Sharkey (1982), pad stomatalne provodljivosti i povećanje intercelularne koncentracije CO_2 ukazuje na dominaciju nestomatalnih činilaca odgovornih za smanjenje intenziteta fotosinteze u uslovima suše. Ovakav odnos parametara g_s i c_i , karakterističan za uslove jakog vodnog deficita, konstatovan je i u istraživanjima sprovedenim na vinovoj lozi (Medrano et al., 2002), kokosu (DaMatta, 2007), bademu (Rouhi et al., 2007), pšenici (Changhai et al., 2010).

Vrednosti parametra WUE_i nakon oporavka su pod uticajem sušnih tretmana (S1, S2) varirale specifično u zavisnosti od genotipa. U odnosu na kontrolu, značajna redukcija ovog parametra na tretmanu S2 (nakon oporavka) bila je uočena kod klona I/2, dok kod klonova VII/25 i X/32 vrednosti nisu bile signifikantno manje od kontrolnih. S druge strane, kod preostala dva klona (IX/30 i XI/36) je došlo do značajnog povećanja ovog parametra na

tretmanu S2. Visoke vrednosti WUE_i kod klonova IX/30 i XI/36 bile su očekivane, jer su pomenuti genotipovi imali najveći intenzitet fotosinteze na tretmanu S2 nakon oporavka. Prema Changhai et al. (2010), povećanje WUE_i u uslovima suše ukazuje na preovlađivanje stomatalnih činilaca odgovornih za redukciju intenziteta fotosinteze u uslovima suše, dok smanjenje ovog parametra u pomenutim uslovima ukazuje na dominaciju nestomatalnih činilaca. Međutim, mnogi autori variranje parametra WUE_i posmatraju paralelno sa variranjem parametra c_i u uslovima suše. Stoga je u velikom broju istraživanja potvrđeno da je smanjenje intenziteta fotosinteze u uslovima vodnog deficita bilo povezano sa povećanjem WUE_i i smanjenjem c_i , što je ukazivalo na dominaciju stomatalnih ograničenja (Klamkowski i Treder, 2006; Picon et al., 1996; Pagter et al., 2005; Yin et al., 2005a, 2006) ili obrnuto: smanjenje WUE_i i povećanje c_i išlo je u korist dominacije nestomatalnih činilaca (Picon et al., 1996; Yin et al., 2006). Ako se ovi odnosi pomenuta dva parametra uzmu u obzir, evidentno postaje da su kod klona XI/36 u uslovima suše na tretmanu S2, nakon oporavka, bili dominantni stomatalni činoci odgovorni za redukciju fotosinteze na pomenutom tretmanu. S druge strane, kod klonova VII/25, X/32 i I/2 su verovatno preovlađujući uticaj imali nestomatalni činoci, što se i očekivalo u uslovima jakog vodnog deficita (S2). Kod klona IX/30 je situacija na tretmanu S2 bila specifična, jer su oba parametra (c_i , WUE_i) bili značajno veći u odnosu na kontrolu, pa se sa sigurnošću ne može reći koji činoci su preovlađivali. Ovo ne podudara u odnosu parametara c_i i WUE_i se verovatno može pripisati činjenici da dobijene vrednosti intercelularne koncentracije CO₂ treba uzeti sa rezervom, jer suša može dovesti do pogrešne procene vrednosti ovog parametra zbog nejednakog zatvaranja stoma (Downton et al., 1988; Terashima et al., 1988) i različite provodljivosti kutikule za vodenu paru i CO₂ (Boyer et al., 1997). Ako se uzme u obzir samo povećanje WUE_i u uslovima suše (S2) kod genotipa IX/30 u odnosu na kontrolu, onda prema Changhai et al. (2010), to ukazuje na preovlađujući uticaj stomatalnih činilaca.

Na osnovu ovih podataka se može konstatovati da je smanjenje intenziteta fotosinteze kod klonova topole na tretmanu S2 nakon oporavka nastalo pod uticajem kako stomatalnih tako i nestomatalnih činilaca, što je bilo utvrđeno i kod drugih drvenastih vrsta kao što su *Quercus alba*, *Quercus stellata*, *Pinus taeda* (Ni i Pallardy, 1992; Teskey et al., 1986).

Na tretmanu S1, gde su parametri razmene gasova mereni pri različitim momentalnim vlažnostima zemljišta, utvrđena je pozitivna korelacija između A i g_s kod svih genotipova, što upućuje na zaključak da je redukcija intenziteta fotosinteze u uslovima suše praćene oporavkom na pomenutom tretmanu bila posledica zatvaranja stoma. Dobijeni rezultati su u

skladu sa brojnim istraživanjima u kojima je konstatovano da je zatvaranje stoma glavni činiac odgovoran za redukciju parametra A u uslovima blage do umerene suše (Sharkey, 1990; Chaves, 1991; Ort et al., 1994; Cornic i Massacci, 1996).

Međutim, na tretmanu S1, do momenta ponovnog uspostavljanja optimalnog snabdevanja biljaka vodom (oporavak, 38%vol) bio je izražen uticaj i stomatalnih i ne stomatalnih ograničenja na proces fotosinteze. Naime, sa napredovanjem vodnog deficita na ovom tretmanu (42%vol, 25%vol, 17%vol) kod svih klonova je uočeno progresivno smanjenje stomatalne provodljivosti i povećanje intercelularne koncentracije CO₂, što ukazuje na uticaj nestomatalnih činilaca koji limitiraju proces fotosinteze u pomenutim uslovima. S druge strane, vrednosti parametra WUE_i su se postepeno povećavale sa opadanjem momentalne vlažnosti zemljišta (42%vol, 25%vol, 17%vol), dostigavši maksimalne vrednosti pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17%vol. Tada su kod svih klonova zabeležene značajno veće vrednosti u poređenju sa onim pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42%vol. Ovakva dinamika variranja parametra WUE_i ukazuje na uticaj stomatalnih ograničenja.

Do sličnih rezultata došli su Changhai et al. (2010) koji su utvrdili da je u uslovima suše kod četiri varijeteta pšenice došlo do smanjenja stomatalne provodljivosti i povećanja intercelularne koncentracije CO₂, te su konstatovali da je redukcija parametra A nastala usled nestomatalnih činilaca. Pomenuti autori su takođe utvrdili povećanje parametra WUE_i na sušnom tretmanu kod dva od četiri pomenuta varijeteta. Oni su zaključili da je intenzitet fotosinteze tih genotipova u manjem stepenu bio limitiran nestomatalnim činilcima. Pagter et al. (2005) su naveli da je povećan WUE_i u uslovima suše (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 60%, 30%, 15% i 5%) kod trske bio posledica relativno većeg smanjenja stomatalne provodljivosti nego intenziteta fotosinteze sa napredovanjem vodnog deficita, što je bio slučaj i u ovom radu. Naime, u odnosu na momentalnu vlažnost zemljišta 42%vol, vodni deficiti (25%vol, 17%vol, 25%vol) na tretmanu S1 su doveli do prosečnog smanjenja intenziteta fotosinteze za 44,2%, dok je prosečno smanjenje parametra g_s iznosilo 67,3%.

Slična dinamika variranja ovih parametara utvrđena je i u drugom eksperimentu, kod hrastova lužnjaka i cera. Kod svih populacija, uočene su značajno manje vrednosti parametra g_s u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol) u poređenju sa vrednostima dobijenim pri dobroj zasićenosti biljaka vodom (32-25%vol, 32%vol), dok je variranje parametra c_i bilo suprotno navedenom, tj. zabeleženo je značajno povećanje u uslovima vodnog deficita, a smanjenje na kontroli i oporavku. Kao što je napred navedeno, ovakav odnos pomenuta dva parametra

ukazuje na postojanost nestomatalnih ograničenja. Parametar WUEi je kod populacije hrasta lužnjaka L2 i populacije hrasta cera C2 bio veći u uslovima suše (14-11% vol, 9% vol) nego na kontroli (32-25% vol) i oporavku (32% vol), što upućuje na dominaciju stomatalnih činilaca odgovornih za redukciju intenziteta fotosinteze u uslovima vodnog deficita. Pomenuta tendencija je jedino izostala na tretmanu S2 (9% vol) kod populacije hrasta lužnjaka L1 i kod populacije hrasta cera C1, gde uticaj stomatalnih činilaca verovatno nije bio prevlađujući. S obzirom da je pozitivna korelacija između parametara A i g_s konstatovana kod sve četiri populacije, evidentno postaje da je redukcija intenziteta fotosinteze u uslovima suše (14-11% vol, 9% vol) bila posledica zatvaranja stoma.

Na osnovu dobijenih podataka može se zaključiti da su kod ispitivanih populacija hrastova bili prisutni kako stomatalni tako i nestomatalni činiloci odgovorni za limitiranje procesa fotosinteze u uslovima suše. Uloga i jednih i drugih činilaca u uslovima vodnog deficita potvrđena je u velikom broju istraživanja (Tezara et al., 1999; Costa Franca et al., 2000; Lawlor i Cornic, 2002; Medrano et al., 2002; Flexas et al., 2006; Lawlor i Tezara, 2009).

Provodljivost mezofila

U uslovima suše, kao što je navedeno, intenzitet fotosinteze može biti limitiran smanjenom difuzijom CO₂ kroz stome, ali i usled smanjene difuzije CO₂ kroz mezofil lista, tj. redukcijom provodljivosti mezofila za CO₂ (g_m) (Flexas et al., 2004, 2007). Danas, među istraživačima vlada opšta saglasnost da do ograničenja procesa fotosinteze dolazi usled promene difuzije CO₂ u većini situacija vezanih za uslove suše (Roupsard et al., 1996; Flexas et al., 2002; Ennahli i Earl, 2005).

U prvom eksperimentu, na tretmanu konstantne suše (S2), zabeležene su signifikantno niže vrednosti ovog parametra, prilikom oba sprovedena merenja (pri oporavku i nakon njega), u poređenju sa kontrolom. Na tretmanu S1, provodljivost mezofila se postepeno smanjivala sa napredovanjem vodnog deficita (42% vol, 25% vol, 17% vol), dok je opravak (38% vol) doveo do značajnog povećanja vrednosti ovog parametra, koje su, u većini slučajeva, bile statistički veće ili slične onim pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 42% vol. U drugom eksperimentu, vodni deficiti (14-11% vol, 9% vol) su takođe uzrokovali značajno smanjenje vrednosti ovog parametra u odnosu na uslove dobre snabdevenosti biljaka vodom (32-25% vol, 32% vol). Dobijeni rezultati su u skladu mnogim istraživanjima u kojima je

potvrđeno da je u uslovima suše došlo do redukcije provodljivosti mezofila za CO₂ (Flexas et al., 2002; Galmés et al., 2007a).

U oba ogleđa, smanjenje intenziteta fotosinteze bilo je praćeno paralelnim smanjenjem stomatalne provodljivosti (g_s) i provodljivosti mezofila (g_m), što je bilo u skladu sa istraživanjima sprovedenim na genotipovima pšenice (Siddique et al. (1999), kao i na 10 mediteranskih biljaka različitih životnih formi (Galmés et al., 2007). Pozitivna korelacija između intenziteta fotosinteze i provodljivosti mezofila utvrđena je na tretmanu S1 (Mvz 42% vol, 25% vol, 17% vol, 38% vol, 25% vol) kod svih klonova topole, kao i u drugom eksperimentu, kod sve četiri populacije hrasta, na svim primenjenim tretmanima. Prema Siddique et al. (1999) pozitivna korelacija između A i g_m ukazuje na značajnu ulogu mezofila u smanjenju intenziteta fotosinteze kod biljaka izloženih suši.

Begg i Turner (1976) su konstatovali da se povećana otpornost mezofila generalno vezuje za uslove jake suše, i u takvim okolnostima, genotipovi koji pokazuju najveći intenzitet fotosinteze su upravo oni sa najvećom provodljivošću mezofila. Ova konstatacija je u skladu sa rezultatima dobijenim u ovom radu. Naime, u prvom eksperimentu, na tretmanu S2 prilikom oporavka, klonovi koji su imali najveće vrednosti parametara A i g_m bili su X/32 i XI/36, a nakon oporavka klon XI/36. Na tretmanu S1, pri momentalnoj vlažnosti zemljišta 17% vol, to su bili klonovi IX/30 i I/2. U drugom eksperimentu, na tretmanu S2, populacija hrasta lužnjaka L1 i populacija hrasta cera C1 imale su veće vrednosti parametara A i g_m u poređenju sa populacijom L2 odnosno C2.

6.3. Uticaj vodnog deficita na aktivnost PSII i koncentraciju fotosintetičkih pigmenata

Pad fotosintetičke aktivnosti u uslovima suše ne nastaje samo usled smanjene provodljivosti stoma ili mezofila, već može biti i posledica smanjenja maksimalne kvantne fotohemijske efikasnosti fotosistema II (PSII), kao i redukovane koncentracije fotosintetičkih pigmenata.

Fluorescencija hlorofila i kvantni prinos (F_v/F_m)

Različite studije su pokazale da je uzrok smanjenja fotosintetičke aktivnosti usled suše u korelaciji sa promenama odgovarajućih biohemijskih komponenata i procesa u biljci. Jedna od tih komponenata, najosetljivija na sušu, je fotosistem II (PSII) (Sainz et al., 2010). Merenje fluorescencije hlorofila je metoda koja ima za cilj da pokaže fotohemijsku efikasnost funkcionisanja PSII. Ona se koristi za izučavanje fotosintetičkog aparata i predstavlja pouzdan indikator za proučavanje reakcije biljaka na brojne činioce stresa (Maxwell i Johnson, 2000; Woo et al., 2008; Sperdouli i Moustakas, 2012).

Praćenjem parametara fluorescencije donose se zaključci o rasipanju dela energije koji nije iskorišćen u fotohemijskim reakcijama. Parametri fluorescencije hlorofila emitovane iz PSII koriste se kao kvantitativni pokazatelji koji ukazuju na poremećaje u transportu elektrona (Hakala, 2005; Nishiyama et al., 2006). Da bi se utvrdilo stanje toka elektrona u PSII najznačajnija je indukcija fluorescencije koja se izražava preko brojnih parametara (F_o , F_v , F_m , F_v/F_m ...) (Pajević, 1996). Stoga se primenom metode fluorescencije hlorofila, odnosno kvantifikovanjem pomenutih parametara stiže uvid u sposobnost biljaka da tolerišu stres, kao i uvid u stepen oštećenja fotosintetičkog aparata (Krause i Weis, 1991; Fracheboud et al., 1999; Maxwell i Johnson, 2000).

U ovom radu, korišćen je odnos varijabilne i maksimalne indukovane fluorescencije (F_v/F_m) koji se često koristi kao indikator stresa. Ovaj parametar predstavlja meru maksimalne efikasnosti primarne fotohemijske aktivnosti PSII (Ouzounidou et al., 1997). Optimalne vrednosti odnosa F_v/F_m za većinu biljnih vrsta se kreću oko 0.8 (Björkman i Demmig, 1987; Johnson et al., 1993).

U prvom eksperimentu, sušni tretmani (S1, S2) nisu imali negativan uticaj na vrednosti parametra F_v/F_m kod klonova topole prilikom oba merenja (pri oporavku i nakon njega), osim u jednom slučaju. Naime, kod klona VII/25 pri merenju prilikom oporavka, sušni tretmani su doveli do značajne redukcije ovog parametra u poređenju sa kontrolom. U drugom eksperimentu, kod većine ispitivanih populacija hrastova, vrednosti ovog parametra na primenjenim tretmanima se nisu značajno razlikovale među sobom. Međutim, jedino je kod populacije hrasta cera C2, pod uticajem tretmana konstantne suše (S2), došlo do značajnog smanjenja vrednosti parametra F_v/F_m u poređenju sa kontrolom i sa tretmanom S1 pre oporavka (14-11% vol).

U mnogim istraživanjima je potvrđeno da efikasnost PSII nije narušena nedostatkom vode u zemljištu sve do pojave ekstremnih suša (Ögren i Öquist, 1985; Flagella et al., 1998; Tezara et al., 1999). Nenarušena efikasnost PSII kod većine klonova topole, kao i kod tri od četiri populacije hrastova, upućuje na zaključak da transport elektrona nije bio značajno narušen kod ovih biljaka (Nikolić, 2009). Do sličnih rezultata došli su i Ögren (1990) izučavajući genotipove vrba, Cornic i Briantais (1991) genotipove pasulja, Liang et al. (1997) izučavajući dve vrste tropskog drveća – *Acacia confusa* i *Leucaena leucocephala* i Subrahmanyam et al. (2006) radeći eksperimente na pšenici. Među literaturnim podacima, sreću se i oni koji se odnose na variranje ovog parametra kod topole i hrastova u uslovima vodnog deficita. Na primer, u pojedinim istraživanjima je utvrđeno da suša nije dovela do smanjenja parametra Fv/Fm kod hrasta lužnjaka (Dreyer et al., 1991; Dreyer, 1994; Gardiner i Hodges, 1996), što je u skladu sa dobijenim rezultatima za populacije hrasta lužnjaka L1 i L2 analiziranih u ovom radu. Yang et al. (2010) su utvrdili kod dve vrste topole (*Populus kangdingensis* i *Populus cathayana*) da sušni tretman nije značajno uticao na vrednost parametra Fv/Fm u poređenju sa kontrolom u okviru svake vrste pojedinačno, ali u poređenju jedne vrste sa drugom, uočene su statistički značajne razlike. Optimalne vrednosti parametra Fv/Fm u uslovima blage i umerene suše ukazuju da su stomatalna ograničenja glavni činilac odgovoran za pad intenziteta fotosinteze (Epron i Dreyer, 1992; Liu et al., 2010). Kao što je napred izneto, analizom parametara razmene gasova, prisutnost stomatalnih ograničenja potvrđena je i visokim vrednostima parametra WUEi u uslovima suše i/ili pozitivnom korelacijom između intenziteta fotosinteze i stomatalne provodljivosti kod ispitivanih biljaka u ovom radu.

Uprkos činjenici da je PSII veoma otporan na sušu (Yordanov et al., 2003), u uslovima vodnog deficita fotosintetički transport elektrona kroz PSII je inhibiran (Chakir i Jensen, 1999). U mnogim *in vivo* studijama konstatovano je da suša dovodi do oštećenja sistema za oslobađanje kiseonika – OEC (eng. Oxigen Evolving Complex) (Canaani et al., 1986; Toivonen i Vidaver, 1988; Lu i Zhang, 1999; Skotnica et al., 2000) i reakcionih centara PSII (Havaux et al., 1987; Cornic, 1994; He et al., 1995). Prema Mamnoue (2006), fotohemijaska efikasnost PSII određena je parametrom Fv/Fm koji se značajno smanjuje u uslovima suše. Značajno smanjenje Fv/Fm kod populacije hrasta cera C2 na tretmanu S2, kao i kod klona topole VII/25 na sušnim tretmanima (S1, S2) prilikom oporavka, ukazuje na to da je fotosintetička aktivnost ovih biljaka opala usled oštećenja transporta elektrona u PSII, odnosno da je došlo do smanjenja maksimalne kvantne fotohemijanske efikasnosti PSII

(Maxwell i Johnson, 2000; Colom i Vazzana, 2003; Moustakas et al., 2011). Smanjena vrednost parametra F_v/F_m ukazuje na fotoinhibiciju PSII, koja nastaje usled fotoinaktivacije reakcionih centara ovog fotosistema, verovatno usled oštećenja proteina D1 (Campos, 1998). Prema Liu et al. (2010), značajno smanjenje F_v/F_m u uslovima suše jakog intenziteta rezultat je nestomatalnih činilaca odgovornih za pad intenziteta fotosinteze u pomenutim uslovima. Analizom parametara razmene gasova, kod populacije hrasta cera C2 takođe je potvrđen uticaj nestomatalnih činilaca jer je ustanovljena, između ostalog, i redukcija stomatalne provodljivosti, kao i povećana intercelularna koncentracija CO_2 u uslovima suše (14-11% vol, 9% vol). Međutim, analizom parametara razmene gasova, kod klona VII/25 nije potvrđena dominacija nestomatalnih ograničenja na tretmanu S2 prilikom oporavka, što navodi na zaključak da ne treba isključiti uticaj stomatalnih ograničenja.

Opadanje parametra F_v/F_m sa napredovanjem vodnog deficita uočeno je u mnogobrojnim istraživanjima. Na primer, Miyashita et al. (2005) su konstatovali da iako je intenzitet fotosinteze bio smanjen u uslovima suše u biljkama pasulja, vrednosti parametra F_v/F_m su bile optimalne sve do šestog dana bez zalivanja, a zatim su u velikoj meri smanjene sedmog dana suše. Značajnu redukciju parametra F_v/F_m na sušnom tretmanu u odnosu na kontrolu utvrdili su Xu et al. (2008) kod pojedinih genotipova *Populus cathayana*, Yin et al. (2006) kod *Populus przewalski* i mnogi drugi.

Ma et al. (1995) su konstatovali da veća fotohemijska efikasnost igra važnu ulogu u toleranciji biljaka na sušu. Ovo je bilo potvrđeno u istraživanju Xu et al. (2008), u kojem su muški genotipovi topole *Populus cathayana* pokazali veće vrednosti parametra F_v/F_m u uslovima suše (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 30%) nego ženski, što je ukazivalo na pojavu manjeg fotooštećenja PSII reakcionih centara kod ovih biljaka (Schreiber et al., 1994; Maxwell i Johnson, 2000). Veće vrednosti parametra F_v/F_m , kao i uočen veći sadržaj pigmenta kod muških genotipova, svakako su doprineli ublažavanju oštećenja u listovima koje izaziva suša i povećanju fotosintetičkog kapaciteta ovih biljaka u uslovima vodnog deficita. Liu et al. (2011) su utvrdili toleranciju na jaku sušu kod dve vrste žbunova (*Pyracantha fortuneana* i *Rosa cymosa*) u poređenju sa četiri vrste drveća (*Broussonetia papyrifera*, *Cinnamomum bodinieri*, *Platycarya longipes* i *Pteroceltis tatarinowii*). Razlog tome su bile veće vrednosti parametra F_v/F_m , neznatna redukcija u podnevnom vodnom potencijalu i povećanje sadržaja MDA u manjem stepenu u uslovima suše kod ispitivanih vrsta žbunova u odnosu na pomenute vrste drveća.

Na osnovu ovih podataka, može se zaključiti da je većina ispitivanih genotipova u ovom radu u velikoj meri tolerantna na vodni deficit jer nisu pokazali fotooštećenja u uslovima suše. Izuzetak su populacija hrasta cera C2 kod koje je utvrđena značajna redukcija parametra Fv/Fm u uslovima konstantne suše (9% vol) u odnosu na kontrolu, i klon crne topole VII/25, gde je prilikom oporavka na sušnim tretmanima (S1, S2) došlo do značajne redukcije ovog parametra u poređenju sa kontrolom.

Koncentracija fotosintetičkih pigmenata

Pigmenti su molekuli koji apsorbuju svetlost, i tom prilikom elektroni se privremeno podižu na viši energetski nivo, odnosno prelaze u pobuđeno stanje. Vraćanjem elektrona na niži ili osnovni energetski nivo, višak energije može biti oslobođen u različitom obliku. Energija može biti oslobođena u potpunosti u vidu toplote, ili se pak jedan deo pretvara u toplotu, a ostatak se oslobađa kao foton manje energije. Ova pojava naziva se *fluorescencija*. Talasna dužina emitovane svetlosti (fotona) je veća (a energija manja) u odnosu na apsorbovanu svetlost, jer se deo energije ekscitacije oslobađa u vidu toplote. Druga mogućnost je da oslobođena energija, ali ne i elektron, bude prenesena sa pobuđenog molekula hlorofila na susedni molekul hlorofila. Na taj način drugi molekul hlorofila biva pobuđen, a prvi se vraća u svoje osnovno stanje. Ovaj proces je poznat pod nazivom *rezonanto prenošenje energije*. Takođe, postoji mogućnost da visoko-energetski elektron sam po sebi može biti prenesen na susedni molekul (akceptor elektrona) koji je deo elektron transportnog lanca, pri čemu se pobuđeni molekul hlorofila oksiduje, a akceptor elektrona redukuje. Energija koja se oslobađa u vidu toplote i fluorescencije nema značaja za proces fotosinteze (Raven et al., 2005).

Uticaj vodnog deficita na sadržaj fotosintetičkih pigmenata analiziran je u velikom broju radova (Schwanz et al., 1996; Cui et al. 2004; Pagter et al. 2005;). Posledice takvog uticaja zavise od dužine trajanja i jačine suše, kao i od biljne vrste odnosno genotipa biljke (Kyparissis et al., 1995; Zhang i Kirkham, 1996). U ovom radu je utvrđeno da je sadržaj hlorofila i karotenoida na primenjenim sušnim tretmanima (S1, S2) bio veći ili bez statistički značajnih razlika u poređenju sa vrednostima na kontroli (K) kod svih klonova topole i kod većine populacija hrastova.

Prema mišljenju mnogih autora, genotipove koji u uslovima jakog vodnog deficita pokazuju nepromenjenu ili čak povećanu koncentraciju pigmenata karakteriše manja osetljivost na sušu nego genotipove kod kojih su vrednosti ovih parametara značajno

redukovane u pomenutim uslovima (Chandrasekar et al., 2000; Yin et al., 2009). Na primer, Xiao et al. (2008) su utvrdili da je jak vodni deficit (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 25%) doveo do značajnog smanjenja sadržaja hlorofila kod populacije *P. cathayana* poreklom iz vlažnog klimata, dok kod populacije poreklom iz suvog klimata nije zabeležena statistički značajna razlika u sadržaju hlorofila između sušnog tretmana (25%) i kontrole. Sadržaj karotenoida je u uslovima blage suše (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 55% i 40%) bio povećan kod obe populacije, ali je jak vodni deficit (25%) uzrokovao smanjenje ovog parametra kod populacije vlažnog klimata. Na osnovu iznetog, pomenuti autori su zaključili da je populacija suvog klimata obezbedila jači foto-zaštitni sistem protiv suše u poređenju sa populacijom vlažnog klimata. Slične rezultate dobili su Epron i Dreyer (1993) kod hrastova *Q. robur* i *Q. petraea*, kvantifikovanjem sadržaja hlorofila četiri puta tokom svakog leta u dvogodišnjem istraživanju (1991. i 1992. god.). Oni su utvrdili da nije bilo statistički značajne razlike u koncentraciji hlorofila između kontrolnih biljaka i onih izloženih vodnom deficitu kod svake vrste pojedinačno, ali da je kod *Q. robur* uočen nešto niži sadržaj hlorofila nego kod *Q. petraea*. Prema Yang (2006), odsustvo smanjenja koncentracije hlorofila u uslovima stresa u direktnoj je korelaciji sa aktivnošću antioksidantnih enzima i količinom antioksidantnih supstanci koje štite molekule hlorofila. Rahdari i Hoseini (2012) navode da povećanje sadržaja hlorofila u uslovima stresa može biti proporcionalno povećanju hloroplasta u listovima biljaka izloženih stresu, u kojima se proces fotosinteze još uvek odvija. Ovi autori smatraju da je to jedan od pokazatelja otpornosti biljaka.

U mnogim studijama je utvrđeno smanjenje sadržaja hlorofila i karotenoida u uslovima vodnog deficita (Lei et al., 2006; Efeoğlu et al., 2009; Yin et al., 2009; Köşkeröğlu i Tuna, 2010). U ovom radu, jedino je kod populacije hrasta cera C1 na tretmanu suše praćene oporavkom (S1) uočena značajno niža vrednost sadržaja hlorofila a i hlorofila a+b u poređenju sa kontrolom. Sadržaj karotenoida je kod pomenute populacije bio signifikantno redukovano na oba sušna tretmana (S1, S2) u odnosu na kontrolu. Prema Farooq et al. (2009), hlorofili a i b su osetljivi na dehidrataciju zemljišta. Smanjen sadržaj hlorofila u uslovima suše obično se pripisuje njihovoj smanjenoj sintezi ili pojačanoj razgradnji (Majumdar et al., 1991; Mihailović et al., 1997; Ashraf, 2003).

Smanjen sadržaj karotenoida može biti rezultat inhibicije njihove sinteze, ili povećane razgradnje pigmenata ili njihovih prekursora (Yamamoto i Bassi, 1996). Imajući u vidu da karotenoidi imaju značajnu ulogu u apsorpciji svetlosti i zaštiti hlorofila od fotooksidativnog oštećenja, svako smanjenje koncentracije karotenoida može nepovoljno uticati na

koncentraciju hlorofila (Teramura, 1983). Ovo je potvrđeno na tretmanu S1 kod populacije hrasta cera C1, gde je smanjenje koncentracije karotenoida bilo praćeno signifikantnim smanjenjem koncentracije hlorofila a i hlorofila a+b u odnosu na kontrolu. Značajno smanjenje sadržaja karotenoida u uslovima jake suše ukazuje da je vodni deficit uzrokovao oksidativni stres akumulacijom ROS (Xiao et al., 2008). Ovo je verovatno bio razlog značajnog smanjenja sadržaja karotenoida na tretmanu konstantne suše (S2) kod populacije hrasta cera C1.

Uzimajući se sve ovo uzme u obzir, evidentno postaje da su ispitivane vrste u ovom radu veoma otporne na vodni deficit, jer je većina analiziranih biljaka na tretmanu konstantne suše (S2) pokazala relativno visoke vrednosti koncentracije fotosintetičkih pigmenata. Najveću osetljivost na uticaj suše (S1,S2) kada je u pitanju sadržaj pigmenata, pokazala je populacija hrasta cera C1.

6.4. Uticaj vodnog deficita na biohemijske parametre

Sadržaj prolina i rastvorljivih proteina

Variranje u osmotskom potencijalu ili stepenu osmotskog prilagođavanja među i unutar drvenastih vrsta može biti korisna osnova za selekciju genotipova tolerantnih na dehidrataciju (Gebre et al., 1998). U uslovima suše, održavanje turgora u listu može biti postignuto osmotskim prilagođavanjem u vidu povećane akumulacije prolina (Morgan, 1984). Akumulacija ove amino-kiseline u uslovima vodnog deficita smatra se adaptivnim odgovorom koji povećava opstanak biljaka i vodni status biljnih tkiva u pomenutim uslovima (Chu et al., 1974).

U brojnim istraživanjima je potvrđeno da se povećan sadržaj prolina (najčešće u listovima i korenu biljaka) vezuje za stres izazvan vodnim deficitom (Yancey et al., 1982; Kavi Kishor et al., 1995; Girousse et al., 1996; Alexieva et al., 2001; Yang et al., 2005). Dobijeni podaci u ovom radu sugerišu da je sadržaj prolina u listovima ispitivanih biljnih vrsta zavisio od jačine vodnog deficita, kao i to da je promena sadržaja prolina bila genotipski specifična. Naime, u prvom eksperimentu, primenjeni sušni tretmani (S1, S2) su doveli do povećanja sadržaja prolina kod svih klonova topole. Najznačajnije povećanje vrednosti ovog parametra uočeno je na tretmanu konstantne suše (S2), a genotipovi VII/25 i I/2 su pokazali najveći sadržaj prolina u pomenutim uslovima.

U drugom eksperimentu, tretman konstantne suše (S2) takođe je u najvećoj meri stimulisao nakupljanje prolina u listovima hrastova lužnjaka i cera. U uslovima suše slabijeg intenziteta, koja je zabeležena na tretmanu S1 pre oporavka (14-11%vol), vrednosti ovog parametra su bile signifikantno niže u poređenju sa vrednostima na tretmanu S2 (9%vol). Između populacija hrasta lužnjaka, značajno veći sadržaj prolina u uslovima jakog vodnog deficita (9%vol) pokazala je populacija L2, dok je između populacija hrasta cera to bila populacija C2.

Visoka koncentracija prolina u listovima ispitivanih biljaka u ovom radu pod uticajem tretmana konstantne suše (S2) bila je očekivana. Zabeleženo povećanje sadržaja prolina u ovakvim uslovima se može objasniti mehanizmom kojim se smanjuje osmotski potencijal i koji doprinosi osmotskom prilagođavanju biljaka na sušu (Lei et al., 2006). U istraživanju Anjum et al. (2011b) sprovedenom na biljkama kukuruza, potvrđeno je da dužina izloženosti biljaka suši utiče na promenu sadržaja prolina. Naime, pomenuti autori su konstatovali proporcionalan rast koncentracije prolina uporedo sa povećanjem vodnog deficita (najveći sadržaj prolina je dostignut 10. dana tretmana progresivne suše), ali do određene granice, preko koje dolazi do progresivnog smanjenja koncentracije prolina (nakon 15. dana tretmana).

Kod biljaka koje su ponovo hidrirane nakon perioda suše, dolazi do smanjenja akumulacije ove amino-kiseline (Reddy et al., 2004). U ovom radu, na tretmanu S1 (suša praćena oporavkom) sadržaj prolina kod klonova topole bio je sličan ili statistički veći od onog na kontroli, a manji u odnosu na tretman konstantne suše (S2). Ista dinamika variranja ovog parametra je utvrđena i u ogledu sa hrastovima prilikom oporavka (32%vol) na tretmanu S1. Značajno smanjenje sadržaja prolina usled oporavka zabeleženo je i kod drugih biljnih vrsta, kao što su pšenica (Efeoğlu et al., 2009; Yao et al., 2012), kukuruz (Kuznetsov et al., 2003) i druge.

Pored uloge u osmoregulaciji, funkcionalni značaj prolina ogleda se u zaštiti membranskih struktura (Chen i Murata, 2002), uklanjanju reaktivnih jedinjenja kiseonika (ROS) (Hong et al., 2000), i u regulisanju ćelijskog redoks stanja (Hare et al., 1998, 2001; Poulson et al., 2006). Prolin uklanja ROS formirajući stabilne komplekse sa njima i na taj način inhibira proces lipidne peroksidacije (Xiong i Zhu, 2002; Molinari et al., 2007; Demiral i Turkan, 2004). U istraživanju Vendruscolo et al. (2007) je utvrđeno da su genotipovi pšenice koji su akumulirali veći sadržaj prolina u uslovima suše pokazali manju lipidnu peroksidaciju. Isto je bilo potvrđeno i u istraživanjima sprovedenim na različitim vrstama

topole (Xiao et al., 2009; Yang et al., 2010; Yang i Miao, 2010). Dakle, genotipovi koji su imali najveći sadržaj prolina u uslovima suše, pokazali su manji sadržaj MDA, jer su na taj način kontrolisali prekomernu produkciju ROS efikasnije od drugih. Ovi podaci nisu bili u skladu sa dobijenim rezultatima u prvom eksperimentu, jer klonovi topole koji su pokazali najveći sadržaj prolina na tretmanu S2 (VII/25, I/2) su imali i najveći sadržaj MDA u pomenutim uslovima.

Brojni literaturni podaci ukazuju da akumulacija prolina u uslovima stresa kod mnogih biljnih vrsta može biti u korelaciji sa tolerancijom na stres, kao i to da su vrednosti ovog parametra obično veće u biljkama tolerantnim na stres nego u onim osetljivim na njega (Ashraf i Foolad, 2007; Anjum et al., 2011). Ovo je bilo potvrđeno i u mnogim studijama o topolama, u kojima je konstatovano da genotipovi koji akumuliraju veći sadržaj prolina u uslovima vodnog deficita imaju veću toleranciju na sušu u poređenju sa onim kod kojih je, u istim uslovima, utvrđen procentualno manji sadržaj ove amino-kiseline u biljnom tkivu (Xiao et al., 2009; Yang i Miao, 2010; Yang et al., 2010). Lansac et al. (1994) su istakli da se akumulacija prolina može koristiti kao indikator stresa kod većine vrsta koje su ispitivali (*Thymus zygis*, *Halimium viscosum*, *Genista hirsuta*, *Juniperus oxycedrus*, *Lavandula pedunculata*, *Cistus ladanifer*, *Quercus faginea*, *Retama sphaerocarpa*), osim kod vrste hrasta *Q. rotundifolia* kod koje nije utvrđena akumulacija prolina tokom letnje suše, a ni tokom septembra meseca. S druge strane, Rhizopoulou et al. (1991) su utvrdili da se sadržaj prolina povećao istovremeno sa smanjenjem osmotskog i vodnog potencijala kod vrste *Q. coccifera* tokom letnjih meseci.

Ukoliko se najviše vrednosti sadržaja prolina kod ispitivanih biljaka u ovom radu na tretmanu konstantne suše (S2) uzmu kao pokazatelj tolerantnosti na vodni deficit, izdvajaju se klonovi topole VII/25 i I/2, kao i populacija hrasta lužnjaka L2 i populacija hrasta cera C2, koji su pokazali visok stepen tolerancije u uslovima suše jakog intenziteta (S2).

Pored prolina, glavnu ulogu u osmotskom prilagođavanju biljaka u uslovima suše imaju i druge unutarćelijske rastvorene supstance, kao što su proteini i šećeri (Yang i Miao, 2010). U ovom radu, sadržaj rastvorljivih proteina se kod tri klona topole: VII/25, IX/30, X/32 na sušnim tretmanima (S1, S2) značajno povećao u odnosu na kontrolu. Ovi podaci su u skladu sa rezultatima mnogih istraživanja sprovedenim na topolama (Yang i Miao, 2010; Yang et al., 2010), ali i na drugim biljnim vrstama (Reddy et al., 1998; Pandey et al., 2010), gde je utvrđeno da vodni deficit dovodi do povećanja koncentracije rastvorljivih proteina. Prema Chen i Plant (1999), povećanje koncentracije rastvorljivih proteina u uslovima suše

može biti povezano sa povećanom sintezom proteina uključenih u proces aklimatizacije biljke na pomenute uslove, kao i sa zaštitom ćelije od suše. Takođe, ono može biti rezultat povećanja sadržaja rastvorljivih šećera i prolina, koji obezbeđuju dovoljno supstrata za sintezu proteina (Shi et al., 2007). Najveća vrednost koncentracije rastvorljivih proteina na tretmanu konstantne suše (S2) zabeležena je kod klona VII/25, što je bio slučaj i sa sadržajem prolina. Do sličnih rezultata su došli i Yang i Miao (2010) koji su utvrdili da su se značajne promene sadržaja prolina i rastvorljivih proteina pojavile ranije tokom tretmana progresivne suše (pri poljskom vodnom kapacitetu zemljišta 100%, 85%, 70%, 55%, 40% i 25%) kod topole *P. kangdingensis* u poređenju sa *P. cathayana*, kao i to da je *P. kangdingensis* pokazala veći stepen povećanja vrednosti ovih parametara od *P. cathayana*. Na osnovu toga, oni su konstatovali bolju osmotsku prilagođenost i veći stepen tolerancije na sušu kod *P. kangdingensis* nego kod *P. cathayana*. Prema tome, ako se najviše vrednosti sadržaja prolina i sadržaja rastvorljivih proteina na tretmanu konstantne suše (S2) uzmu kao pokazatelji tolerancije na vodni deficit, klon VII/25 se izdvojio kao genotip kod kojeg je pomenuta tolerancija najizraženija.

Kod klonova XI/36 i I/2 koncentracija rastvorljivih proteina se postepeno smanjivala sa opadanjem momentalne vlažnosti zemljišta, i to redosledom po tretmanima: K>S1>S2. Slična zapažanja utvrđena su i u drugim studijama. Na primer, Schwanz et al. (1996) su uočili da je vrednost ovog parametra kod vrsta *Pinus pinaster* i *Quercus robur* u uslovima suše pri ambijentalnom, kao i pri povišenom nivou CO₂ imala tendenciju smanjenja u odnosu na kontrolne vrednosti. Kod svake od ovih vrsta, nisu bile utvrđene statistički značajne razlike među dobijenim vrednostima pomenutog parametra. Yao et al. (2012) navode da je pod uticajem sušnog tretmana došlo do redukcije sadržaja rastvorljivih proteina kod pšenice, a da je oporavak doveo do povećanja vrednosti ovog parametra. Sgherri i Navari-Izzo (1995) su utvrdili da je sadržaj rastvorljivih proteina kod suncokreta opao na tretmanu jake suše, kada se smanjila efikasnost odbrambenih mehanizama, uključujući aktivnost antioksidantnih enzima, što je imalo za posledicu intenziviranje oksidativnih procesa.

Aktivnost nitrat-reduktaze (ANR)

Azot je sastavni deo amino-kiselina i mnogih drugih jedinjenja, u kojima je uvek redukovan, kao -NH ili -NH₂ grupa. Ako biljka primi azot u obliku NH₄⁺ jona, ona ga odmah ugrađuje u organska jedinjenja, ali NO₃⁻ jon mora prethodno da se redukuje. Redukcija se

obavlja u dva stupnja: nitrat se najpre redukuje u nitrit, a zatim se nitrit redukuje u amonijumov jon. Redukciju nitrata do nitrita katališe enzim nitrat-reduktaza (NR). Ovaj enzim se smatra ograničavajućim činiocem u asimilaciji nitrata, i u značajnoj meri utiče na rastenje i razviće biljaka, i sintezu proteina (Beevers i Hageman, 1983; Campbell, 1999; Bussi et al., 1997; MacKintosh i Meek 2001). U slučaju poremećaja u funkcionisanju ovog enzima, dolazi do nakupljanja nitrata u citoplazmi i poremećaja u metabolizmu proteina.

Nitrat-reduktaza je jedan od enzima koji su veoma osetljivi na delovanje spoljašnjih činilaca, među kojima je i suša (Morilla et al., 1973; Hanson i Hitz, 1982; Somers et al., 1983). U mnogim istraživanjima je konstatovano da u uslovima vodnog deficita aktivnost nitrat-reduktaze (ANR) u listu i/ili korenu biljaka opada (Ferrario-Méry et al., 1998; Foyer et al., 1998; Mahan et al., 1998; Frechilla et al., 2000; Garg et al., 2001; Correia et al., 2005). Smanjena aktivnost enzima nitrat-reduktaze u listovima biljaka izloženih vodnom deficitu objašnjava se slabim protokom nitrata od korena prema listovima, koje se javlja u pomenutim uslovima (Aparicio-Tejo i Sanchez-Diaz, 1982; Sanchez-Diaz i Aguirreolea, 1993).

Kod ispitivanih biljnih vrsta u ovom radu, u većini slučajeva je utvrđena smanjena aktivnost nitrat-reduktaze u listovima ispitivanih genotipova, pod uticajem tretmana konstantne suše (S2). U prvom ogledu, pomenuti tretman uslovio je značajnu inhibiciju ANR kod svih klonova topole. Najveća redukcija ovog parametra u pomenutim uslovima zabeležena je kod klona I/2, a najmanja kod klona XI/36. Slični rezultati dobijeni su i kod obe populacije hrasta cera, gde je utvrđena značajno niža vrednost ovog parametra na tretmanu S2 u poređenju sa kontrolom. Redukcija ANR je bila nešto veća kod populacije hrasta cera C1 nego kod populacije C2. Bardzik et al. (1971) i Hsiao et al. (1976) su zaključili da je gubitak aktivnosti nitrat-reduktaze osetljiviji fiziološki pokazatelj stresa izazvanog vodnim deficitom nego zatvaranje stoma ili promene u procesu fotosinteze, jer se ANR gubi brže od većine drugih enzima tokom suše.

Prema Kaiser i Brendle-Behnisch (1991), smanjena aktivnost nitrat-reduktaze je povezana sa smanjenjem intenziteta fotosinteze nastalim usled zatvaranja stoma. Fresneau et al. (2007) su ustanovili linearnu povezanost između intenziteta fotosinteze i aktivnosti nitrat-reduktaze kod pšenice tokom suše i oporavka i zaključili da postoji direktna povezanost između asimilacije ugljenika i azota. Ovi autori su konstatovali da su niske vrednosti intercelularne koncentracije CO₂ (c_i) delom odgovorne za redukciju ANR. Kaiser i Förster (1989) su takođe utvrdili da je smanjenje aktivnosti nitrat-reduktaze tokom suše u listovima spanaća bilo u korelaciji sa padom fotosintetičke aktivnosti, kada su vrednosti parametra c_i

bile smanjene usled zatvaranja stoma. U našem istraživanju, značajna redukcija intenziteta fotosinteze na tretmanu konstantne suše (S2) u odnosu na kontrolu, uočena je kod svih ispitivanih genotipova, a značajno smanjenje aktivnosti nitrat-reduktaze na tom tretmanu izostalo je jedino kod populacija hrasta lužnjaka (L1, L2). Matraszek (2008) navodi da usled smanjenja intenziteta fotosinteze, količina redukcionih ekvivalenata može da dovede do inhibicije redukovanja nitrata jer su za aktivnost nitrat-reduktaze redukcion ekvivalenti (NADPH+H⁺) neophodni kao donori elektrona.

Odgovor na pitanje zašto tretman S2 (u odnosu na kontrolu) nije značajno poremetio dinamiku redukovanja nitrata kod populacija hrasta lužnjaka (L1, L2), se možda krije u kratkom vremenskom periodu primene tretmana. Iz dobijenih vrednosti se pretpostavlja da asimilacija i translokacija nitrata nisu bile narušene kod biljaka iz pomenutih populacija, što je omogućilo održavanje visoke aktivnosti enzima nitrat-reduktaze, imajući u vidu da je on adaptivan enzim.

Arndt et al. (2001) su utvrdili da kompatibilni rastvorci (osmoliti) doprinose održavanju enzimske aktivnosti u uslovima suše. Pomenuti autori su konstatovali da je u listovima biljke *Ziziphus rotundifolia* aktivnost nitrat-reduktaze bila prilično visoka na oba sušna tretmana (1 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{h}^{-1}$ i 0,8 $\mu\text{mol g}^{-1} \text{h}^{-1}$) (iako je opala u odnosu na početno merenje), kao i to da je bila paralelna sa povećanjem koncentracije prolina, što je ukazivalo na ulogu prolina u osmoregulaciji. Prema ovim podacima, visoke koncentracije prolina na tretmanu S2 kod obe populacije hrasta lužnjaka, takođe se mogu smatrati adaptivnim mehanizmom odgovornim za održavanje visoke aktivnosti nitrat-reduktaze ovih biljaka.

Tretman S1 (suša praćena oporavkom) doveo je do povećanja aktivnosti enzima nitrat-reduktaze u listovima većine ispitivanih biljaka, a dobijene vrednosti su bile slične ili veće od vrednosti na kontroli (izuzetak su klonovi topole X/32 i I/2, kod kojih je zabeležena signifikantno niža vrednost od kontrolne). Nakon kratkotrajnog perioda vodnog deficita, potpuni oporavak aktivnosti enzima nitrat-reduktaze nakon uspostavljanja optimalnog snabdevanja biljaka vodom zabeležen je u istraživanjima rađenim sa biljkama kukuruza (Sinha i Nicholas, 1981), duvana (Ferrario-Méry et al., 1998) i suncokreta (Correia et al., 2005), što je u skladu sa rezultatima dobijenim u ovom radu. vraćanje aktivnosti nitrat-reduktaze na vrednosti zabeležene kod kontrolnih biljaka. Dužina trajanja vremenskog perioda potrebnog za potrebnog da se ANR vrati na kontrolni nivo kod biljaka koje su bile izložene suši pa ponovo optimalno snabdevane vodom varira u zavisnosti od jačine vodnog deficita i od samog genotipa biljke (Mahan et al., 1998).

Sadržaj malondialdehida (MDA) i aktivnost gvajakol peroksidaze (GPX)

Kao što je napred izneto, u uslovima suše, nivo reaktivnih jedinjenja kiseonika (ROS) se dramatično povećava, što za posledicu ima oksidativno oštećenje proteina, DNK i lipida (Apel i Hirt, 2004). Prekomerna produkcija ROS odgovorna je za povećanje lipidne peroksidacije ćelijskih membrana, a sadržaj malondialdehida (MDA) smatra se pokazateljem oksidativnog oštećenja nastalog kao posledica stresa (Sairam et al., 2000; Yang et al., 2010).

Kod većine klonova topole analiziranih u ovom radu, uočena je tendencija povećanja sadržaja MDA na sušnim tretmanima (S1, S2) u odnosu na kontrolu (izuzetak je vrednost na tretmanu S2 kod klona IX/30). Ovi rezultati su u skladu sa ranijim istraživanjima po kojima vodni deficit dovodi do povećanja sadržaja MDA (Moran et al., 1994; Yang et al., 2009). Genotipovi sa najvećim povećanjem vrednosti ovog parametra na tretmanu konstantne suše (S2), u odnosu na kontrolu, bili su klonovi VII/25 (povećanje za 26,7%) i I/2 (povećanje za 54,6%). Ostali klonovi beleže manje povećanje sadržaja MDA na pomenutom tretmanu u odnosu na kontrolu, i to sledećim redosledom: X/32 (povećanje za 5,1%) > XI/36 (povećanje za 4,7%) > IX/30 (povećanje za 0,2%). Kod klonova IX/30 i X/32, sadržaj MDA nije značajno varirao među primenjenim tretmanima.

U istraživanju Liu et al. (2010), sprovedenom na šest biljnih vrsta različitih životnih formi (dve žbunaste i četiri drvenaste forme), utvrđeno je da se tokom tri primenjena sušna tretmana sadržaj MDA povećavao sa jačinom vodnog deficita. Ovi autori su takođe konstatovali da lipidna peroksidacija delom može biti odgovorna za snažnu redukciju sadržaja fotosintetičkih pigmenata zabeleženu kod ispitivanih biljnih vrsta u uslovima suše. Ovi podaci nisu bili u skladu sa rezultatima dobijenim u ovom radu iz dva razloga. Prvi, kod većine klonova topole sadržaj MDA se nije povećavao sa jačinom vodnog deficita (izuzetak je klon I/2). Drugi razlog je što vodni deficiti na sušnim tretmanima (S1, S2) nisu imali negativan uticaj na sadržaj fotosintetičkih pigmenata kod genotipova topola.

Autori mnogobrojnih studija navode da je manji stepen povećanja sadržaja MDA u uslovima vodnog deficita karakterističan za genotipove tolerantne na sušu. Na primer, Pandey et al. (2010) su utvrdili da je sadržaj MDA varirao među sedam ispitivanih vrsta iz roda ovas (*Avena*) koje su bile izložene kontrolnom, sušnom i tretmanu oporavka. Sušni tretman je doveo do povećanja ovog parametra kod svih vrsta iz pomenutog roda, ali je procenat povećanja bio različit među ispitivanim biljkama. Ovi autori su zaključili da su vrste koje su pokazale viši nivo MDA u uslovima suše imale veću peroksidaciju lipida, veću propustljivost membrane i da su bile osetljivije na sušu od onih koje su pokazale manji

sadržaj MDA u pomenutim uslovima. Do sličnih zaključaka došli su i Reddy et al. (1998), koji su konstatovali da su linije pirinča koje su u uslovima vodnog deficita imale manju akumulaciju MDA u listovima bile superiornije od drugih u pogledu tolerancije na vodni deficit. Yang i Miao (2010) su utvrdili da je *P. cathayana* imala veće povećanje sadržaja MDA tokom celog tretmana progresivne suše, kao i to da su se kod pomenute vrste značajnije promene u vrednostima ovog parametra javile ranije tokom postepenog povećanja vodnog deficita u poređenju sa vrstom *P. kangdingensis*. Na osnovu ovoga, pomenuti autori su zaključili da *P. kangdingensis* poseduje bolju toleranciju na sušu, kao i veću prilagođenost na pomenute uslove u poređenju sa *P. cathayana*.

Ako se niže vrednosti sadržaja MDA zabeležene na tretmanu konstantne suše (S2) kod ispitivanih klonova topole, uzmu kao pokazatelji tolerantnosti na vodni deficit, genotipska specifičnost postaje izražena. Naime, klonovi IX/30, X/32 i XI/36 su zbog umerenog povećanja vrednosti ovog parametra u pomenutim uslovima, tolerantniji na sušu od preostala dva klona (VII/25, I/2), što upućuje na zaključak da kod njih nije došlo do značajnog oštećenja membrana, verovatno zahvaljujući efikasnim mehanizmima angažovanih u uklanjanju ROS u ćelijama.

Biljke reaguju na povećan sadržaj MDA čitavim nizom međusobno povezanih reakcija, uključujući povećanu aktivnost antioksidantnih enzima (askorbat peroksidaze – APX, katalaze – CAT, gvajakol peroksidaze – GPX i glutation reduktaze – GR) kao i povećanu ekspresiju gena odgovornih za njihovu sintezu (Yang et al., 2010). Pomenuti enzimi omogućavaju detoksikaciju reaktivnih oblika kiseonika, i održavaju ravnotežu između njihovog stvaranja i uklanjanja u ćelijama (Alvarez et al., 2009).

U mnogim istraživanjima sprovedenim na topolama (Yin et al., 2009; Yang et al., 2009, 2010; Yang i Miao, 2010), kao i na drugim biljnim vrstama (Moussa i Abdel-Aziz, 2008; Liu et al., 2010), je potvrđeno da u uslovima suše obično dolazi do povećane aktivnosti antioksidantnih enzima (askorbat peroksidaze – APX, katalaze – CAT, gvajakol peroksidaze – GPX, glutation reduktaze – GR, peroksidaze – POD, superoksid dismutaze – SOD itd.). Stepem do kog se njihova aktivnost povećava u pomenutim uslovima zavisi od same biljne vrste, razvojnog i metaboličkog stanja biljke, kao i od dužine trajanja i intenziteta stresa (Reddy et al., 2004). U ovom radu, sušni tretmani (S1, S2) su doveli do značajnog povećanja aktivnosti enzima gvajakol peroksidaze u odnosu na kontrolu, samo kod klona I/2. Kod pomenutog klona, sadržaj MDA je takođe signifikantno bio povećan u uslovima suše (S1, S2). Do sličnih rezultata su došli i Yang i Miao (2010), koji su kod *P. kangdingensis* i *P.*

cathayana utvrdili povećanu antioksidantnu aktivnost enzima (superoksid dismutaze – SOD, katalaze – CAT, peroksidaze – POD, glutation reduktaze – GR) u uslovima suše, ali i povećan nivo MDA. Na osnovu toga, ovi autori su zaključili da je aktivnost pomenutih enzima bila nedovoljna da bi smanjila lipidnu peroksidaciju.

Kod većine klonova topole (VII/25, IX/30, X/32) sušni tretmani (S1, S2) su doveli do značajnog smanjenja aktivnosti antioksidantnog enzima gvajakol peroksidaze (GPX) u odnosu na kontrolu. Kod genotipa XI/36, vrednost ovog parametra na tretmanu S2 se nije značajno razlikovala od vrednosti na kontroli. Pojedini autori ukazuju da je kod genotipova izloženih suši, veća aktivnost antioksidantnih enzima (APX, CAT, GPX, GR, POD, SOD itd.) obično praćena nižim sadržajem MDA (Yang i Miao, 2010). Kod navedena četiri klona (VII/25, IX/30, X/32, XI/36), sadržaj MDA na tretmanu S2 je bio poprilično visok, jer su vrednosti bile i slične ili statistički veće od kontrolnih, dok su vrednosti GPX u pomenutim uslovima bile značajno niže od kontrolnih, što nije bilo očekivano.

U literaturnim podacima se navodi da razni abiotički činioci stresa, ne samo suša, mogu dovesti do povećanja aktivnosti antioksidantnih enzima, što je bilo utvrđeno u eksperimentima sa biljkama pirinča (Lee et al. 2009, Yan et al., 2006), arabidopsisom (Semane et al. 2010, Taylor et al. 2009) i biljkama topole (Bohler et al. 2007, Kieffer et al. 2009, Yang et al. 2009a). S obzirom da u ovom radu suša (S1, S2) kod većine klonova (izuzetak je klon I/2) nije dovela do značajnog povećanja aktivnosti antioksidantnog enzima gvajakol peroksidaze (GPX), to upućuje na zaključak da su kod ovih biljaka verovatno angažovani drugi antioksidantni enzimi i neenzimski mehanizmi, jer drugi rezultati (morfometrijskih parametara, parametara razmene gasova, sadržaja prolina, aktivnosti nitrat-reduktaze) ukazuju da su biljke bile izložene stresu usled vodnog deficita.

7. ZAKLJUČAK

U radu je ispitan uticaj vodnog deficita i oporavka (ponovnog uspostavljanja optimalnog snabdevanja biljaka vodom nakon perioda suše) na morfo-anatomske, fiziološke i biohemijske osobine klonova crne topole i populacije hrasta lužnjaka i cera. Variranje ispitivanih parametara bilo je specifično, i zavisilo je od momentalne vlažnosti zemljišta na primenjenom tretmanu i od genotipa biljke.

Na osnovu variranja morfo-anatomskih, fizioloških i biohemijskih parametara, biljne vrste ispitivane u ovom radu pokazale su određen nivo tolerantnosti na uslove vodnog deficita, koji je ispoljen u različitom stepenu kod pojedinih klonova, odnosno populacija.

Tretman konstantne suše (S2) je u najvećoj meri redukovao rastenje klonova topole, što se ogledalo kroz opadanje vrednosti većine morfometrijskih parametara (relativna visina izbojka, apikalni rast, relativni stepen rastenja). Negativan uticaj vodnog deficita je u najmanjoj meri bio ispoljen na rastenje klona X/32, kod koga nisu uočene statistički značajne razlike u vrednostima većine morfometrijskih parametara (apikalnom rastu, relativnom broju listova i relativnom stepenu rastenja) između kontronlog tretmana i tretmana konstantne suše (S2). Indeks tolerancije na stres izračunat na osnovu visine biljke (PHSI) kod ovog klona takođe je potvrdio njegovu dobru morfološku prilagođenost na uslove vodnog deficita.

Kod ispitivanih populacija hrastova, tretman konstantne suše (S2) nije imao negativan uticaj na relativnu visinu biljaka, jer su dobijene vrednosti bile slične ili statistički veće u odnosu na kontrolne.

Inhibitorno dejstvo vodnog deficita na relativnu visinu biljaka uočeno je jedino na tretmanu S1 (suša praćena oporavkom) kod populacije hrasta lužnjaka L1. Međutim, u uslovima jače suše, na tretmanu S2, ova populacija je pokazala bolju morfološku prilagođenost u poređenju sa populacijom L2. Naime, ona je na pomenutom tretmanu pokazala vrednosti slične kontrolnim kod svih morfometrijskih parametara, kao i veću vrednost parametra PHSI u odnosu na populaciju L2.

Razlike u pogledu variranja morfometrijskih parametara uočene su i između populacija hrasta cera. Populacija C1 je na tretmanu konstantne suše (S2) pokazala značajno veću relativnu visinu biljaka, apikalni rast i relativni stepen rastenja u odnosu na kontrolu, što je za posledicu imalo i veću vrednost parametra PHSI u poređenju sa populacijom C2.

Relativan broj listova je kod populacije C1 takođe pokazao tendenciju povećanja sa napredovajem vodnog deficita na primenjenim tretmanima. Na osnovu uticaja tretmana

konstante suše (S2) na visinu biljke i apikalni rast u odnosu na kontrolu, može se uočiti veći stepen tolerantnosti na vodni deficit hrastova u odnosu na topole.

Tretman konstantne suše (S2) je u većoj meri uticao na redukciju dimenzija stoma nego tretman suše praćene oporavkom (S1). Populacija hrasta lužnjaka L2 pokazala je veliki stepen prilagođenosti na sušu jer je na tretmanu S2 imala značajno veću gustinu stoma i manje dimenzije stoma u poređenju sa kontrolom. Kod biljaka iz populacije hrasta cera C2, takođe su uočene značajno manje dimenzije stoma u uslovima jake suše (S2) kao vid adaptacije na vodni deficit. Kod populacije hrasta lužnjaka L1 i populacije hrasta cera C1 nisu utvrđene značajne razlike među tretmanima u dimenzijama stoma, a takođe niti u njihovoj gustini, a razlog tome je verovatno njihova otpornost na vodni deficit ili kratak vremenski (eksperimentalni) period za adaptaciju. Dobijene vrednosti indeksa stoma ukazuju da vodni status hrasta lužnjaka i cera nije bio naročito pogođen vodnim deficitom na sušnim tretmanima (S1, S2).

Redukcija parametara razmene gasova kao što su intenzitet fotosinteze (A), intenzitet transpiracije (E), stomatalna provodljivost (g_s) i trenutna efikasnost korišćenja vode (WUE) kod svih klonova topole bila je najizraženija na tretmanu konstantne suše (S2) nakon oporavka. Najvećom aktivnošću ovih parametara (izuzev g_s) u pomenutim uslovima karakterisao se klon XI/36. Na tretmanu S1, vrednosti parametara A, E i g_s bile su najmanje u uslovima vodnog deficita pre dodavanja vode (17%vol), dok je trenutna efikasnost korišćenja vode (WUE) tada bila povećana kod većine klonova. Ponovno uspostavljanje optimalnog snabdevanja biljaka vodom – oporavak (38%vol) na tretmanu S1 je stimulatивно delovao na aktivnost pomenuta četiri parametra (A, E, g_s , WUE). Klon I/2 je pokazao najveće vrednosti parametara A i WUE u pomenutim uslovima (38%vol), u poređenju sa momentalnom vlažnošću zemljišta 42%vol.

Ispitivane populacije hrastova su pokazale značajno smanjenje vrednosti parametara A, i g_s u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol) u poređenju sa uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (32-25%vol, 32%vol). Međutim, vrednosti pomenutih parametara su jedino kod populacije hrasta lužnjaka L1 bile značajno veće u uslovima jakog vodnog deficita, na tretmanu konstantne suše (9%vol) u odnosu na blaži stepen suše utvrđen pre oporavka na tretmanu S1 (14-11%vol). Kod ove populacije, intenzitet transpiracije je naročito bio visok na tretmanu S2, jer se vrednosti nisu značajno razlikovale od onih na kontroli. Ista dinamika variranja ovog parametra uočena je i kod populacije hrasta cera C1, dok je kod populacija L2 i C2 u pomenutim uslovima zabeležen signifikantno niži intenzitet transpiracije u odnosu na

kontrolu. Vrednosti parametra WUE su kod svih populacija, osim kod populacije hrasta lužnjaka L1, bile značajno veće pri umerenoj suši (14-11%vol) nego pri suši jakog intenziteta (9%vol). Genotipovi topole i hrasta koji su na tretmanu konstantne suše (S2) pokazali visoke vrednosti parametara razmene gasova odlikovao je visok stepen tolerancije na vodni deficit.

Utvrđena pozitivna korelacija između intenziteta fotosinteze i provodljivosti mezofila ukazivala je na njegovu dominaciju u smanjenju intenziteta fotosinteze kod ispitivanih biljaka na sušnim tretmanima (S1, S2). Provodljivost mezofila (g_m) je u oba ogleda na tretmanu konstantne suše (S2) bila najveća kod biljaka koje su u pomenutim uslovima pokazale najveći intenzitet fotosinteze (klon XI/36 prilikom i nakon oporavka, populacija hrasta lužnjaka L1, populacija hrasta cera C1).

Na osnovu variranja parametara g_s , c_i i WUE_i , kao i utvrđene pozitivne korelacije između parametra A i g_s , u oba sprovedena ogleda je konstatovan signifikantan uticaj stomatalnih i nestomatalnih činilaca na redukciju intenziteta fotosinteze u uslovima suše (S1, S2).

Kod većine ispitivanih klonova topole, kod obe populacije hrasta lužnjaka i populacije hrasta cera C1 pod uticajem sušnih tretmana (S1, S2) nije došlo do značajne redukcije parametra F_v/F_m , što ukazuje da transport elektrona u procesu fotosinteze nije bio narušen kod pomenutih biljaka, kao i da su utvrđena smanjenja intenziteta fotosinteze bila rezultat dominacije stomatalnih činilaca. S druge strane, značajna redukcija parametra F_v/F_m kod populacije hrasta cera C2 na tretmanu S2, i kod klona topole VII/25 na oba sušna tretmana (S1, S2) prilikom oporavka, sugeriše da je fotosintetička aktivnost opala usled oštećenja na nivou PSII, odnosno da je došlo do smanjenja maksimalne kvantne fotohemijske efikasnosti PSII. Ovo ukazuje na uticaj drugih činilaca, pored stomatalnih, na smanjenje intenziteta fotosinteze u uslovima suše kod pomenutih biljaka.

Primenjeni sušni tretmani (S1, S2) nisu usloveli smanjenje koncentracije fotosintetičkih pigmenata kod većine ispitivanih biljaka, već su dobijene vrednosti bile statistički veće ili slične vrednostima na kontroli (K). Izuzetak je populacija hrasta cera C1 na tretmanu S1 (suša praćena oporavkom), gde je uočena značajno manja vrednost sadržaja hlorofila a i hlorofila a+b u poređenju sa kontrolom, dok je sadržaj karotenoida bio značajno redukovan na oba sušna tretmana.

Utvrđeno variranje sadržaja fotosintetičkih pigmenata, kao i parametra fluorescencije hlorofila, F_v/F_m , u uslovima suše kod većine ispitivanih genotipova, ukazuje na njihovu dobru prilagođenost na uslove vodnog deficita i malu osetljivost na sušu.

Povećanje sadržaja prolina pod uticajem vodnog deficita, bilo je dominantno na tretmanu konstantne suše (S2) u oba ogleda. Najveća koncentracija prolina u listovima na pomenutom tretmanu u odnosu na kontrolu zabeležena je kod klonova topole VII/25 i I/2, populacije hrasta lužnjaka L2 i populacije hrasta cera C2. Oporavak na tretmanu S1 je uslovio redukciju ovog parametra, a dobijene vrednosti su bile slične ili veće od onih na kontroli.

Uticaj sušnih tretmana (S1, S2) na sadržaj rastvorljivih proteina kod klonova topole bio je genotipski specifičan. Vrednosti ovog parametra su kod klonova VII/25, IX/30, X/32 u uslovima suše (S1, S2) bile značajno povećane u odnosu na kontrolu, dok je kod klonova XI/36 i I/2 došlo do postepenog smanjenja sadržaja rastvorljivih proteina sa opadanjem momentalne vlažnosti zemljišta na primenjenim tretmanima. Klon VII/25 se karakterisao dobrom osmotskom prilagođenošću i većim stepenom tolerancije na vodni deficit od ostalih genotipova, jer je uslovima jake suše (S2) imao najveće vrednosti sadržaja prolina i rastvorljivih proteina.

Aktivnost enzima nitrat-reduktaze je bila značajno smanjena u listovima većine ispitivanih biljaka na tretmanu konstantne suše (S2). Izuzetak su bile populacije hrasta lužnjaka, gde se vrednosti ovog parametra na tretmanu S2 nisu značajno razlikovale u poređenju sa kontrolom, što je ukazivalo na nenarušenu aktivnost redukovanja nitrata. Tretman S1 (suša praćena oporavkom) je doveo do povećanja aktivnosti ovog enzima u listovima svih ispitivanih biljaka, a dobijene vrednosti su bile slične ili veće od vrednosti na kontroli (izuzeci su klonovi topole X/32 i I/32, kod kojih je zabeležena signifikantno niža vrednost od kontrolne).

Sadržaj malondialdehida (MDA) je bio povećan u uslovima suše (S1, S2) kod svih klonova topole u odnosu na kontrolu (K) (izuzetak je vrednost na tretmanu S2 kod klona IX/30). Najmanje vrednosti ovog parametra na tretmanu S2 uočene su kod klonova IX/30, X/32 i XI/36 što je ukazivalo na to da kod ovih genotipova nije došlo do jakog oštećenja membrana, te se zbog toga mogu identifikovati kao tolerantni na sušu.

Sušni tretmani (S1, S2) nisu doveli do statistički značajanog povećanja aktivnosti enzima gvajakol peroksidaze (GPX) kod većine klonova topole (izuzetak je klon I/2), što upućuje na zaključak da su kod ovih biljaka verovatno angažovani brojni drugi antioksidantni enzimi i neenzimski mehanizmi u metaboličkoj odbrani biljaka od suše.

Genotipovi kod kojih u uslovima jakog vodnog deficita nije došlo do značajne promene većine ispitivanih morfo-anatomskih, fizioloških i biohemijskih parametara mogu

biti od velike važnosti kad je u pitanju njihov odabir i upotreba za uspešno pošumljavanje sušnih staništa, kojih će biti sve više usled negativnog uticaja brojnih ekoloških činilaca nastalih kao posledica promena klime.

8. LITERATURA

- Aasamaa, K., Söber, A., Rahi, M. (2001): Leaf anatomical characteristics associated with shoot hydraulic conductance, stomatal conductance and stomatal sensitivity to changes of leaf water status in temperate deciduous trees. *Australian Journal of Plant Physiology* 28: 765–774.
- Abrams, M.D. (1987): Leaf structural and photosynthetic pigment characteristics of three gallery forest hardwood species in North-east Kansas, USA. *Forest Ecology and Management* 22: 261–266.
- Abrams, M.D. (1990): Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology* 7: 227–238.
- Abrams, M.D., Knapp, A.K. (1986): Seasonal water relations of three gallery forest hardwood species in northeast Kansas. *Forest Science* 32: 687–696.
- Abrams, M.D., Kubiske, M.E. (1990): Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species in central Wisconsin: influence of light regime and shade-tolerance rank. *Forest Ecology and Management* 31: 245–253.
- Abrams, M.D., Kubiske, M.E., Mostoller, S.A. (1994): Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology* 75: 123–133.
- Abrams, M.D., Schultz, J.C., Kleiner, K.W. (1990): Ecophysiological responses in mesic versus xeric hardwood species to an earlyseason drought in Central Pennsylvania. *Forest Science* 36: 970–981.
- Adedeji, O., Jewoola, O.A. (2008): Importance of leaf epidermal characters in the *Asteraceae* Family. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 36: 7–16.
- Aguirrezabal, L., Bouchier-Combaud, S., Radziejowski, A., Dauzat, M., Cookson, S.J., Granier, C. (2006): Plasticity to soil water deficit in *Arabidopsis thaliana*: dissection of leaf development into underlying growth dynamic and cellular variables reveals invisible phenotypes. *Plant, Cell and Environment* 29: 2216–2227.
- Ahmadi, A.A. (1998): Effect of post-anthesis water stress on yield regulating processes in wheat (*Triticum aestivum* L.). Ph.D. Thesis. University of London, Wye College, Wye, Ashford, U.K.
- Ain-Lhout, F., Zunzunegui, M., Barradas, M.C.D., Tirado, R., Clavijo, A., Novo, F.G. (2001): Comparison of proline accumulation in two mediterranean shrubs subjected to natural and experimental water deficit. *Plant and Soil* 230: 175–183.
- Akıncı, S., Lösel, D.M. (2012): Plant water-stress response mechanisms. In: Rahman, I.M.M., Hasegawa, H. (Eds.). *Water Stress*, InTech, pp. 15–42.
- Al Afas, N., Marron, N., Ceulemans, R. (2006): Clonal variation in stomatal characteristics related to biomass production of 12 poplar (*Populus*) clones in a short rotation coppice culture. *Environmental and Experimental Botany* 58: 279–286.
- Alexieva, V., Sergiev, I., Mapellis, S., Karanov, E. (2001): The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. *Plant, Cell and Environment* 24: 1337–1344.
- Allen, D.J., Ort, D.R. (2001): Impact of chilling temperatures on photosynthesis in warm climate plants. *Trends in Plant Science* 6: 36–42.
- Alvarez, S., Zhu, M., Chen, S. (2009): Proteomics of *Arabidopsis* redox proteins in response to methyl jasmonate. *Journal of Proteomics* 73: 30–40.

- Amdt, S.K., Clifford, S.C., Wanek, W., Jones, H.G., Popp, M. (2001): Physiological and morphological adaptations of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress. *Tree Physiology* 21: 705–715.
- Amlin, N.M., Rood, S.B. (2003): Drought stress and recovery of riparian cottonwoods due to water table alteration along Willow Creek, Alberta. *Trees* 17: 358–371.
- Andrašev, S., Bobinac, M., Rončević, S., Stajić, B., Janjatović, G. (2011): Karakteristike prorede u zasadu topole klona B-229 (*Populus deltoides* Bartr. ex Marsh.) u donjem Sremu. *Topola* 187/188: 99–121.
- Anjum, F., Yaseen, M., Rasul, E., Wahid, A., Anjum, S. (2003a): Water stress in barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Effect on morphological characters. *Pakistan Journal of Agricultural Sciences* 40: 43–44.
- Anjum, S., Xie, X., Wang, L., Saleem, M., Man, C., Lei, W. (2011): Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research* 6: 2026–2032.
- Anjum, S.A., Wang, L.C., Farooq, M., Hussain, M., Xue, L.L., Zou, C.M. (2011a): Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. *Journal of Agronomy and Crop Science* 197: 177–185.
- Anjum, S.A., Wang, L.C., Farooq, M., Khan, I., Xue, L.L. (2011b): Methyl jasmonate-induced alteration in lipid peroxidation, antioxidative defense system and yield in soybean under drought. *Journal of Agronomy and Crop Science* 197: 296–301.
- Anjuthakur, X., Thakur, P.S., Singh, R.P. (1998): Influence of paclobutrazol and triacotano on growth and water relations in olive varieties under water stress. *Indian Journal of Plant Physiology* 3: 116–120.
- Antunović, J. (2013): Utjecaj ekstremnog zasušivanja na biokemijske i fiziološke značajke klijanaca ječma (*Hordeum vulgare* L.) uzgojenih pri slabom i jakom osvjetljenju. Doktorski rad. Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku. Sveučilište u Dubrovniku Institut Ruđer Bošković.
- Aparicio-Tejo, P., Sanchez-Diaz, M. (1982): Nodule and leaf nitrate reductases and nitrogen fixation in *Medicago sativa* L. under water stress. *Plant Physiology* 69: 479–482.
- Apel, K., Hirt, H. (2004): Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology* 55: 373–399.
- Aranda, I., Castro, L., Pardos, M., Gil, L., Pardos, J.A. (2005): Effects on the interaction between drought and shade on water relations, gas exchange and morphological traits in cork oak (*Quercus suber* L.) seedlings. *Forest Ecology and Management* 210: 117–129.
- Arndt, S.K., Clifford, S.C., Wanek, W., Jones, H.G., Popp, M. (2001): Physiological and morphological adaptations of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress. *Tree Physiology* 21: 705–715.
- Arve, L.E., Torre, S., Olsen, J.E., Tanino, K.K. (2011): Stomatal Responses to Drought Stress and Air Humidity. In: Shanker, A. (Ed.). *Abiotic Stress. in Plants-Mechanisms and Adaptations*, InTech, pp. 12–280.
- Asada, K. (1999): The water–water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 601–639.
- Ashraf, M. (2003): Relationships between leaf gas exchange characteristics and growth of differently adapted populations of blue panicgrass (*Panicum antidotale* Retz.) under salinity or waterlogging. *Trends in Plant Science* 165: 69–75.
- Ashraf, M., Foolad, M.R. (2007): Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. *Environmental and Experimental Botany* 59: 206–216.
- Aussenac, G. (2000): Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of Forest Science* 57: 287–301.

- Babu, V.R., Rao, D.V.M. (1983): Water stress adaptations in the groundnut (*Arachis hypogaea* L.)—Foliar characteristics and adaptations to moisture stress. *Plant Physiology and Biochemistry* 10: 64–80.
- Bacon, M.A. (2004): Water-use efficiency in plant biology. In: Bacon, M.A. (Ed.). *Water-Use Efficiency in Plant Biology*, Blackwell, pp. 1–26.
- Bahari, Z.A., Pallardy, S.G., Parker, W.C. (1985): Photosynthesis, water relations, and drought adaptations in six woody species of oak-hickory forests in central Missouri. *Forest Science* 31: 557–569.
- Bailly, C., Benamar, A., Corbineau, F., Côme, D. (1996): Changes in malondialdehyde content and in superoxide dismutase, catalase and glutathione reductase activities in sunflower seed as related to deterioration during accelerated aging. *Physiologia Plantarum* 97: 104–110.
- Banković, S., Medarević, M., Pantić, D., Petrović, N. (2009): Nacionalna inventura šuma Republike Srbije—Šumski fond Republike Srbije. Ministarstvo poljoprivrede, šumarstva i vodoprivrede Republike Srbije, Uprava za šume, Beograd.
- Bañon, S., Fernandez, J.A., Franco, J.A., Torrecillas, A., Alarcón, J.J., Sánchez-Blanco, M.J. (2004): Effects of water stress and night temperature preconditioning on water relations and morphological and anatomical changes of *Lotus cretius* plants. *Scientia Horticulturae* 101: 333–342.
- Bardzik, J.M., Marsh, H.V.J., Havis, J.R. (1971): Effects of water stress on the activities of three enzymes in maize seedlings. *Plant Physiology* 47: 828–831.
- Barklund, P., Wahlström, K. (1998): Death of oaks in Sweden since 1987. In: Cech, T.L., Hartman, G., Tomiczek, C. (Eds.). *Disease/Environment Interaction in Forest Decline. Proceedings of a Workshop of the Working Party Disease/ Environment Interactions in Forest Decline IUFRO 7.02.06, 16–21 March 1998*. Federal Forest Research Centre, Vienna, Austria, pp. 193.
- Barnabás, B., Jäger, K., Fehér, A. (2008): The effect of drought and heat stress on reproductive processes in cereals. *Plant, Cell and Environment* 31: 11–38.
- Bates, L.S. (1973): Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil* 39: 205–207.
- Becker, M., Lévy, G. (1982): Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais: les causes écologiques. *Annals of Forest Science* 39: 439–444.
- Beevers, L., Hageman, R.H. (1983): *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*. In: Lauchli, A., Bielecki, R.L. (Eds.). Springer, Berlin, pp. 151–197.
- Begg, J.E., Turner, N.C. (1976): Crop water deficits. *Advances in Agronomy* 28: 161–217.
- Benešová, M., Holá, D., Fischer, L., Jedelský, P.L., Hnilička, F., Wilhelmová, N., Rothová, O., Kočová, M., Procházková, D., Honnerová, J., Fridrichová, L., Hniličková, H. (2012): The physiology and proteomics of drought tolerance in maize: early stomatal closure as a cause of lower tolerance to short-term dehydration? *PLoS ONE* 7(6): e38017. doi:10.1371/journal.pone.0038017
- Benjamin, J.G., Nielsen, D.C. (2006): Water deficit effects on root distribution of soybean, field pea and chickpea. *Field Crops Research* 97: 248–253.
- Bhargava, S., Sawant, K. (2013): Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant Breeding* 132: 21–32.
- Bhatt, R.M., Srinivasa Rao, N.K. (2005): Influence of pod load response of okra to water stress. *Indian Journal of Plant Physiology* 10: 54–59.
- Bidwell, R.G.S. (1974): *Plant physiology*. Macmillan Pub. Co., New York, p.643.
- Björkman, O., Demming, B. (1987): Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta* 170: 489–504.
- Blackman, P.G., Davies, W.J. (1985): Root-to-shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *Journal of Experimental Botany* 36: 39–48.

- Blake, T.J., Sperry, J.S., Tschaplinski, T.J., Wang, S.S. (1996): Water relations. In: Stettler, R.F., Bradshaw, H.D.Jr., Heilman, P.E., Hinckley, T.M. (Eds.). *Biology of Populus and its implications for management and conservation*, Ottawa, Canada: NRC Research Press, National Research Council of Canada, pp. 401–422.
- Blatt, M.R. (2000): Ca²⁺ signalling and control of guard-cell volume in stomatal movements. *Current opinion in plant biology* 3:196–204.
- Blum, A. (1996): Constitutive traits affecting plant performance under stress. In: Edmeades, G.O., Banziger, M., Mickelson, H.R., Pena-Valdivia, C.B. (Eds.). *Developing Drought and Low N Tolerant Maize. Proceedings of the Symposium*, Mexico D.F. (Mexico), Cimmyt, pp. 131–135.
- Blum, A. (2005): Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research* 56: 1159–1168.
- Blum, A. (2011): *Plant Breeding for Water-Limited Environments*, Springer.
- Bogeat-Triboulot, M.-B., Brosche, M., Renaut, J., Jouve, L., Le Thiec, D., Fayyaz, P., Vinocur, B., Witters, E., Laukens, K., Teichmann, T., Altman, A., Hausman, J.-F., Polle, A., Kangasjärvi, J., Dreyer, E. (2007): Gradual soil water depletion results in reversible changes of gene expression, protein profiles, ecophysiology, and growth performance in *Populus euphratica*, a poplar growing in arid regions. *Plant Physiology* 143: 876–892.
- Bohler, S., Bagard, M., Oufir, M., Planchon, S., Hoffmann, L., Jolivet, Y., Hausman, J.F., Dizengremel, P., Renaut, J. (2007): A DIGE analysis of developing poplar leaves subjected to ozone reveals major changes in carbon metabolism. *Proteomics* 7: 1584–1599.
- Bosabalidis, A.M., Kofidis, G. (2002): Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. *Plant Science* 163: 375–379.
- Bota, J., Flexas, J., Medrano, H. (2001): Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars. *Annals of Applied Biology* 138: 353–361.
- Boyer, J.S. (1970): Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology* 46: 233–235.
- Boyer, J.S., Wong, S.C., Farquhar G.D. (1997): CO₂ and water vapour exchange across leaf cuticle (epidermis) at various water potentials. *Plant Physiology* 114: 185–191.
- Braatne, J.H., Hinckley, T.M., Stettler, R.F. (1992): Influence of soil water on the physiological and morphological components of plant water balance in *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and their F1 hybrids. *Tree Physiology* 11: 325–339.
- Bray, E.A. (1997): Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science* 2: 48–54.
- Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., Granier, A. (1993): Seasonal evolution of water transfer in a mature oak stand (*Quercus peiraea* Matt. Liehl.) submitted to drought. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1136–1143.
- Brestic, M., Cornic, G., Fryer, M.J., Baker, N.R. (1995): Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress? *Planta* 196: 450–457.
- Briggs, G.M., Jurik, T.W., Gates, D.M. (1986): Non-stomatal limitation of carbon dioxide assimilation in three species during natural drought conditions. *Physiologia Plantarum* 66: 521–526.
- Brignolas, F., Thierry, C., Guerrier, G., Boudouresque, E. (2000): Compared water deficit response of two *Populus x euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp. *Annals of Forest Science* 57: 261–266.
- Buchanan, B.B., Gruissem, W., Russell, L.J. (2000): *Biochemistry & molecular biology of plants*. American Society of Plant Physiologists Rockville, Maryland.
- Bussi, C., Golon, A., Passama, L. (1997): In situ nitrate reductase activity in leaves of adult peach trees. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 72: 347–353.

- Campbell, W.H. (1999): Nitrate reductase structure, function and regulation: bridging the gap between biochemistry and physiology. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 277–303.
- Campos, P.S. (1998): Effects of water stress on photosynthetic performance and membrane integrity in *Vigna* spp. The role of membrane lipids in drought tolerance. PhD thesis, Universidade Nova de Lisboa, Lisboa.
- Canaani, C., Havaux, M., Malkin, S. (1986): Hydroxylamine, hydrazine and methylamine donate electrons to the photo-oxidizing side of PSII in leaves inhibited in oxygen evolution due to water stress. *Biochimica et Biophysica Acta* 851: 151–155.
- Ceulemans, R. (1990): Genetic variation in functional and structural productivity determinants in poplar. Thesis Publishers, Amsterdam, The Netherlands.
- Ceulemans, R., Impens, I., Imler, R. (1988): Stomatal conductance and stomatal behavior in *Populus* clones and hybrids. *Canadian Journal of Botany* 66: 1404–1414.
- Ceulemans, R., Impens, I., Lemeur, R., Moermans, R., Samsuddin, Z. (1978): Water movement in the soil-poplar-atmosphere system. I. Comparative study of stomatal morphology and anatomy, and the influence of stomatal density and dimensions on the leaf diffusion characteristics in different poplar clones. *Oecologia Plantarum* 13: 1–12.
- Ceulemans, R., Impens, I., Steenackers, V. (1984): Stomatal and anatomical leaf characteristics of 10 *Populus* clones. *Canadian Journal of Botany* 62: 513–518.
- Chaitanya, K.V., Sundar, D., Jutur, P.P., Reddy, A.R. (2003): Water stress effects on photosynthesis in different mulberry cultivars. *Plant Growth Regulation* 40: 75–80.
- Chakir, S., Jensen, M. (1999): How does *Lobaria pulmonaria* regulate Photosystem II during progressive desiccation and osmotic water stress? A chlorophyll fluorescence study at room temperature and at 77K. *Physiologia Plantarum* 105: 257–265.
- Chandra, S. (2003): Effects of leaf age on transpiration and energy exchange of *Ficus glomerata*, a multipurpose tree species of central Himalayas. *Physiology and Molecular Biology of Plants* 9: 255–260.
- Chandrasekar, V., Sairam, R.K., Srivastava, G.C. (2000): Physiological and biochemical responses of hexaploid and tetraploid wheat to drought stress. *Journal of Agronomy and Crop Science* 185: 219–227.
- Changhui, S., Baodi, D., Yunzhou, Q., Yuxin, L., Lei, S., Mengyu, L., Haipei, L. (2010): Physiological regulation of high transpiration efficiency in winter wheat under drought conditions. *Plant, Cell and Environment* 56: 340–347.
- Chaves, M. (1991): Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42: 1–16.
- Chaves, M.M., Flexas, J., Pinheiro, C. (2009): Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103: 551–560.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira J.S. (2003): Understanding plant responses to drought: from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239–264.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.C., Ricardo, C.P.P., Osorio, M.L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C. (2002): How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 89: 907–916.
- Chen, C.S., Plant, A.L. (1999): Salt-induced protein synthesis in tomato roots: the role of ABA. *Journal of Experimental Botany* 334: 677–687.
- Chen, S., Wang, S., Altman, A., Hüttermann, A. (1997): Genotypic variation in drought tolerance of poplar in relation to abscisic acid. *Tree Physiology* 17: 797–803.
- Chen, T.H.H., Murata, N. (2002): Enhancement of tolerance of abiotic stress by metabolic engineering of betaines and other compatible solutes. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 250–257.

- Christmann, A., Weiler, E.W., Steudle, E. et al (2007): A hydraulic signal in root-to-shoot signalling of water shortage. *Plant Journal* 52:167–174.
- Chu, T.M., Aspinall, D., Paleg, L.G. (1974): Stress metabolism. VI. Temperature stress and the accumulation of proline in barley and radish. *Australian Journal of Plant Physiology* 1: 87–89.
- Cinnirella, S., Magnani, F., Saracino, A., Borghetti, M. (2002): Response of a mature *Pinus laricio* plantation to a three-year restriction of water supply: Structural and functional acclimation to drought. *Tree Physiology* 22: 21–30.
- Clifford, S.C., Black, C.R., Roberts, J.A., Stronach, I.M., Singleton-Jones, P.R., Mohamed, A.D., Azam-Ali, S.N. (1995): The effect of elevated atmospheric CO₂ and drought on stomatal frequency in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Journal of Experimental Botany* 46: 847–852.
- Cochard, H., Breda, N., Granier, A., Aussenac, G. (1992): Vulnerability to air embolism and hydraulic architecture of 3 European oak species. *Annals of Forest Science* 49: 225–233.
- Colom, M.R., Vazzana, C. (2003): Photosynthesis and PSII functionality of drought-resistant and drought-sensitive weeping lovegrass plants. *Environmental and Experimental Botany* 49: 135–144.
- Contran, N., Günthardt-Goerg, M.S., Kuster, T.M., Cerana, R., Crosti, P., Paoletti, E. (2010): Physiological and biochemical responses of *Quercus pubescens* to air warming and drought on acidic and calcareous soils. *Plant Biology* 15:157–168.
- Cornic, G. (1994): Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: Baker NB, Bowyer JR, eds. *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. Oxford, UK: Bios Scientific Publishers: 297–313.
- Cornic, G. (2000): Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture: Not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* 5:187–188.
- Cornic, G., Briantais, J.-M. (1991): Partitioning of photosynthetic electron flow between CO₂ and O₂ reduction in a C₃ leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentrations and during drought stress. *Planta* 183: 178–184.
- Cornic, G., Fresneau, C. (2002): Photosynthetic carbon reduction and oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. *Annals of Botany* 89: 887–894.
- Cornic, G., Messaci, A. (1996): Leaf photosynthesis under drought stress. In: Baker, N.R. (Ed.). *Photosynthesis and the Environment*, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, pp 347–366.
- Correia, M.J., Fonseca, F., Azedo-Silva, J., Dias, C., David, M.M., Barrote, I., Osório, M.L., Osório, J. (2005): Effects of water deficit on the activity of nitrate reductase and content of sugars, nitrate and free amino acids in the leaves and roots of sunflower and white lupin plants growing under two nutrient supply regimes. *Physiologia Plantarum* 124: 61–70.
- Correia, M.J., Pereira, J.S., Chaves, M.M., Rodrigues, M.L., Pacheco, C.A. (1995): ABA xylem concentration determines maximum daily leaf conductance of field-grown *Vitis vinifera* L. plants. *Plant, Cell and Environment* 18: 511–521.
- Costa Franca, M.G., Pham Thi, A.T., Pimentel, C., Pereyra Rossiello, R.O., Zuily-Fodil, Y., Laffray, D. (2000): Differences in growth and water relations among *Phaseolus vulgaris* cultivars in response to induced drought stress. *Environmental and Experimental Botany* 43: 227–237.
- Cui, Y.Y., Pandey, D.M., Hahn, E.-J., Peak, K.-Y. (2004): Effect of drought on physiological aspects of Crassulacean acid metabolism in *Doritaenopsis*. *Plant Science* 167: 1219–26.
- Cutler, J.M., Rains, D.W., Loomis, R.S. (1977): The importance of cell size in the water relations of plants. *Physiologia Plantarum* 40: 225–260.
- DaMatta, F.M. (2007): Ecophysiology of tropical tree crops: an introduction. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19: 239–244.

- Damesin, C., Rambal, S., Joffre, R. (1997): Between-tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia* 111: 26–35.
- Davies, W.J., Bacon, M.A., Thompson, D.S., Sobeih, W., González Rodríguez, L. (2000): Regulation of leaf and fruit growth in plants growing in drying soil: exploitation of the plants' chemical signaling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. *Journal of Experimental Botany* 51: 1617–1626.
- Davies, W.J., Kudoyarova, G., Hartung, W. (2005): Long-distance ABA signaling and its relation to other signaling pathways in the detection of soil drying and the mediation of the plant's response to drought. *Journal of Plant Growth Regulation* 24: 285–295.
- Davies, W.J., Zhang, J. (1991): Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 55–76.
- Davison, P.A., Hunter, C.N., Horton, P. (2002): Overexpression of β -carotene hydroxylase enhances stress tolerance in *Arabidopsis*. *Nature* 418: 203–206.
- Del Blanco, I.A., Rajaram, S., Kronstad, W.E., Reynolds, M.P. (2000): Physiological performance of synthetic hexaploid wheat-derived populations. *Crop Science* 40: 1257–1263.
- Delauney, A.J., Verma, D.P.S. (1993): Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The Plant Journal* 4: 215–223.
- Delfine, S., Alvino, A., Villani, M.C., Loreto, F. (1999): Restrictions to carbon dioxide conductance and photosynthesis in spinach leaves recovering from salt stress. *Plant Physiology* 119: 1101–1106.
- Demiral, T., Turkan, I. (2004): Does exogenous glycinebetaine affect antioxidative system of rice seedlings under NaCl treatment? *Journal of Plant Physiology* 161: 1089–1110.
- Demirevska, K., Zasheva, D., Dimitrov, R., Simova-Stoilova, L., Stamenova, M., Feller, U. (2009): Drought stress effects on Rubisco in wheat: changes in the Rubisco large subunit. *Acta Physiologiae Plantarum* 31: 1129–1138.
- Demmig-Adams, B., Adams, W.W. (1996): The role of xanthophylls cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science* 1: 21–26.
- Dickson, W.C. (2000): *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, San Diego.
- Dickson, R.E., Tomlinson, P.T. (1996): Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Annals of Forest Science* 53: 181–196.
- Din, J., Khan, S.U., Ali, I., Gurmani, A.R. (2011): Physiological and agronomic response of canola varieties to drought stress. *The Journal of Animal and Plant Sciences* 21: 78–82.
- Dobriyal, P., Qureshi, A., Badola, R., Hussain, S.A. (2012): A review of the methods available for estimating soil moisture and its implications for water resource management. *Journal of Hydrology* 458-459: 110–117.
- Donovan, L.A., West, J.B., McLeod, K.W. (2000): *Quercus* species differ in water and nutrient characteristics in a resource-limited fall-line sandhill habitat. *Tree Physiology* 20: 929–936.
- Dos Santos, M.G., Vasconcelos Ribeiro, R., Ferraz de Oliveira, R., Machado, E.C., Pimentel, C. (2006): The role of inorganic phosphate on photosynthesis recovery of common bean after a mild water deficit. *Plant Science* 170: 659–664.
- Downton, W.J.S., Loveys, B.R., Grant, W.J.R. (1988): Non uniform stomatal closure induced by water stress causes putative non stomatal inhibition of photosynthesis. *New Phytologist* 110: 503–509.
- Drekić, M., Poljaković-Pajnik, L., Orlović, S., Kovačević, B., Vasić, V., Pilipović, A. (2014): Rezultati višegodišnjeg monitoringa stanja krošnji stabala. *Topola* 193/194: 23–35.
- Drew, A.P., Chapman, J.A. (1992): Inheritance of temperature adaptation in intra- and inter-specific *Populus* crosses. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 62–67.

- Dreyer, E. (1994): Compared sensitivity of seedlings from three woody species (*Quercus robur*, *Q. rubra* and *Fagus sylvatica*) to waterlogging and associated root hypoxia: effects on water relations and photosynthesis. *Annals of Forest Science* 51: 417–429.
- Dreyer, E., Colin-Belgrand, M., Biron, P. (1991): Photosynthesis and shoot water status from different oak species submitted to waterlogging. *Annals of Forest Science* 48: 205–214.
- Duan, B., Lu, Y., Yin, C., Junttila, O., Li, C. (2005): Physiological responses to drought and shade in two contrasting *Picea asperata* populations. *Plant Physiology* 124: 476–484.
- Dunlap, J.M., Stettler, R.F. (2001): Variation in leaf epidermal and stomatal traits of *Populus trichocarpa* from two transects across the Washington Cascades. *Canadian Journal of Botany* 79: 528–536.
- Dyki, B., Borkowski, J., Kowalczyk, W. (1998): Wpływ niedoboru miedzi i stresu wodnego na mikrostrukturę powierzchni liścia (*Lycopersicon esculentum* L.). *Acta Agrobotanica* 51: 119–125.
- Edjolo, A., Laffray, D., Guerrier, G. (2001): The ascorbate-glutathione cycle in the cytosolic and chloroplastic fractions of drought-tolerant and drought-sensitive poplars. *Journal of Plant Physiology* 158: 1511–1517.
- Efeoğlu, B., Ekmekçi, Y., Çiçek, N. (2009): Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany* 75: 34–42.
- Ehleringer, J.R., Cooper, T.A. (1992): On the role of orientation in reducing photoinhibitory damage in photosynthetic–twig desert shrubs. *Plant, Cell and Environment* 15: 301–306.
- Elstner, E.F. (1982): Oxygen activation and oxygen toxicity. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 73–79.
- Ennahli, S., Earl, H.J. (2005): Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress. *Crop Science* 45: 2374–2382.
- Epron, D., Dreyer, E. (1990): Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis by leaf water deficits in three oak species: a comparison of gas exchange and chlorophyll a fluorescence data. *Annals of Forest Science* 47: 435–450.
- Epron, D., Dreyer, E. (1992): Photosynthesis of oak leaves under water stress: maintenance of high photochemical efficiency of photosystem II and occurrence of stomatal patchiness. *Tree Physiology* 13: 107–119.
- Epron, D., Dreyer, E. (1993): Compared effects of drought on photosynthesis of adult oak trees (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. rubra* L and *Q. cerris* L). *New Phytologist* 125: 381–389.
- Epron, D., Dreyer, E. (1993a): Photosynthesis of oak leaves under water stress: maintenance of high photochemical efficiency of photosystem II and non uniform CO₂ assimilation. *Tree Physiology* 13: 107–117.
- Epron, D., Dreyer, E., Aussenac, G. (1993): A comparison of photosynthetic responses to water stress in seedlings from 3 oak species: *Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. rubra* L, and *Q. cerris* L. *Annals of Forest Science* 50: 48–60.
- Escalona, J.M., Flexas, J., Medrano, H. (1999): Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Australian Journal of Plant Physiology* 26: 421–433.
- Evans, J.R., Loreto, F. (2000): Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves. In: Leegood, R.C., Sharkey, T.D., von Caemmerer, S. (Eds.). *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 321–351.
- Fahn, A., Cutler, D.F. (1992): Xerophytes. In: Braun, H.J., Carlquist, S., Ozenda, P., Roth, I. (Eds.). *Encyclopedia of Plant Anatomy*, XIII, 3. Gebrüder Borntraeger/Berlin/Stuttgart.
- Fan, X., Huang, G., Zhang, L., Deng, T., Li, Y. (2013): Adaptability and recovery capability of two maize inbred-line foundation genotypes, following treatment with progressive water-deficit stress and stress recovery. *Agricultural Sciences* 4: 389–398.

- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D., Basra, S.M.A. (2009): Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development* 29: 185–212.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T. (1989): Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 503–537.
- Farquhar, G.D., Sharkey, T.D. (1982): Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317–345.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S., Berry, J.A. (2001): Models of photosynthesis. *Plant Physiology* 125: 42–45.
- Farquhar, G.D., Wong, S.C., Evans, J.R., Hubick, K.T. (1989a): Photosynthesis and gas exchange. In: Jones, H.G., Flowers, T.J., Jones, M.B. (Eds.). *Plants Under Stress*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 47–69.
- Ferrario-Méry, S., Valadier, M.-H., Foyer, C.H. (1998): Overexpression of nitrate reductase in tobacco delays drought-induced decreases in nitrate reductase activity and mRNA. *Plant Physiology* 117: 293–302.
- Fitter, A.H., Hay, R.K.M. (1978): *Environmental Physiology of Plants*. Academic Press, New York.
- Flagella, Z., Campanile, R.G., Stoppelli, M.C., De Caro, A., Di Fonzo, N. (1998): Drought tolerance of photosynthetic electron transport under CO₂-enriched and normal air in cereal species. *Physiologia Plantarum* 104: 753–759.
- Fletcher, A.L., Sinclair, T.R., Allen, L.H. Jr. (2007): Transpiration responses to vapor pressure deficit in well watered ‘slow-wilting’ and commercial soybean. *Environmental and Experimental Botany* 61:145–151.
- Flexas, J., Barón, M., Bota, J., Ducruet, J.M., Gallé, A., Galmés, J., Jiménez, M., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Sajnani, C., Tomàs, M., Medrano, H. (2009): Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* x *V. rupestris*). *Journal of Experimental Botany* 60: 2361–2377.
- Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Escalona, J.M., Galmés, J., Gulías, J., Lefi, E. -K., Martínez-Cañellas, S.F., Moreno, M.T., Ribas-Carbó, M., Riera, D., Sampol, B., Medrano, H. (2004a): Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals of Applied Biology* 44: 273–283.
- Flexas, J., Bota, J., Escalona, J.M., Sampol, B., Medrano, H. (2002): Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: and evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology* 29: 461–471.
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbó, M. (2006): Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* 127: 343–352.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., Sharkey, T.D. (2004): Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology* 6: 269–279.
- Flexas, J., Diaz-Espejo, A., Galmés, J., Kaldenhoff, R., Medrano, H., Ribas-Carbo, M. (2007): Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves. *Plant, Cell and Environment* 30: 1284–1298.
- Flexas, J., Medrano, H. (2002): Drought inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany* 89: 183–189.
- Fort, C., Fauveau, M.L., Muller, F., Label, P., Granier, A., Dreyer, E. (1997): Stomatal conductance, growth and root signaling in young oak seedlings subjected to partial soil drying. *Tree Physiology* 17: 281–289.
- Fotelli, M.N., Radoglou, K.M., Constantinidou H.-I.A. (2000): Water stress responses of seedlings of four Mediterranean oak species. *Tree Physiology* 20: 1065–1075.

- Foyer, C.H., Harbinson, J. (1994): Oxygen metabolism and the regulation of photosynthetic electron transport. In: Foyer, C.H., Mullineaux, P.M. (Eds.). Causes of photooxidative stress and amelioration of defence system in plants, CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 1–42.
- Foyer, C.H., Noctor, G. (2005): Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant Cell and Environment* 28: 1056–1071.
- Foyer, C.H., Valadier, M.-H., Migge, A., Becker, T.W. (1998): Drought induced effects on nitrate reductase activity and mRNA on the coordination of nitrogen and carbon metabolism in maize leaves. *Plant Physiology* 117: 283–292.
- Fracheboud, Y., Haldimann, P., Leipner, J., Stamp, P. (1999): Chlorophyll fluorescence as a selection tool for cold tolerance of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany* 50: 1533–1540.
- Frank, H.A., Cogdell, R.J. (1996): Carotenoids in photosynthesis. *Photochemistry and Photobiology* 63: 257–264.
- Frechilla, S., González, E.M., Royuela, M., Minchin, F.R., Aparicio-Tejo, P.M., Arrese-Igor, C. (2000): Source of nitrogen nutrition (nitrogen fixation or nitrate assimilation) is a major factor involved in pea response to moderate water stress. *Journal of Plant Physiology* 157: 609–617.
- Fresneau, C., Ghashghaie, J., Cornic, G. (2007): Drought effect on nitrate reductase and sucrose-phosphate synthase activities in wheat (*Triticum durum* L.): role of leaf internal CO₂. *Journal of Experimental Botany* 58: 2983–2992.
- Gallé, A., Feller, U. (2007): Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiologia Plantarum* 131: 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 Phytologist* 174: 799–810.
- Galmés, J., Flexas, J., Savé, R., Medrano, H. (2007): Water relations and stomatal characteristics of Mediterranean plants with different growth forms and leaf habits: responses to water stress and recovery. *Plant and Soil* (2007) 290:139–155.
- Galmés, J., Medrano, H., Flexas, J. (2007a): Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytologist* 175: 81–93.
- Gan, Y., Zhou, L., Shen, Z.J., Shen, Z.X., Zhang, Y.Q., Wang, G.X. (2010): Stomatal clustering, a new marker for environmental perception and adaptation in terrestrial plants. *Botanical Studies* 51: 325–336.
- Gardiner, E.S., Hodges, J.D. (1996): Physiological, morphological and growth responses to rhizosphere hypoxia by seedlings of North American bottom-land oaks. *Annals of Forest Science* 53: 306–316.
- Garg, B.K., Kathju, S., Burman, U. (2001): Influence of water stress on water relation, photosynthetic parameters and nitrogen metabolism of moth bean genotype. *Biologia Plantarum* 44: 289–292.
- Gebre, G.M., Kuhns, M.R. (1991): Seasonal and clonal variations in drought tolerance of *Populus deltoides*. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 910–916.
- Gebre, G.M., Kuhns, M.R., Brandle, J.R. (1994): Organic solute accumulation and dehydration tolerance in tree water-stressed *Populus deltoides* clones. *Tree Physiology* 14: 575–587.
- Gebre, G.M., Tschaplinski, T.J., Tuskan, G.A., Todd, D.E. (1998): Clonal and seasonal differences in leaf osmotic potential and organic solutes of five hybrid poplar clones grown under field conditions. *Tree Physiology* 18: 645–652.

- Geravandi, M., Farshadfar, E., Kahrizi, D. (2011): Evaluation of some physiological traits as indicators of drought tolerance in bread wheat genotypes. *Russian Journal of Plant Physiology* 58: 69–75.
- Gibbs, J. N., Greig, B.J. (1997): Biotic and abiotic factors affecting the dying back of pedunculate oak *Quercus robur* L. *Forestry* 70: 399–406.
- Gieger, T., Thomas, F. (2005): Differential response of two Central-European oak species to single and combined stress factors. *Trees* 19: 607–618.
- Girousse, C., Bournoville, R., Bonnemain, J.-L. (1996): Water deficit-induced changes in concentrations in proline and some other amino acids in the phloem sap of alfalfa. *Plant Physiology* 111: 109–113.
- Gómez-del-Campo, M., Baeza, P., Ruiz, C., Sotés, V., Lissarrague, J.R. (2007): Effect of previous water conditions on vine response to rewatering. *Vitis* 46: 51–55.
- Gowing, D.J.G., Davies, W.J., Jones, H.G. (1990): A positive root-sourced signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus x domestica* Borkh. *Journal of Experimental Botany* 41: 1535–1540.
- Graan, T., Boyer, J.S. (1990): Very high CO₂ partially restores photosynthesis in sunflower at low water potential. *Planta* 181: 378–384.
- Grant, B.W., Vatnick, I. (1998): A multi-week inquiry for an undergraduate introductory biology laboratory: Investigating correlations between environmental variables and leaf stomata density. *Journal of College Science Teaching* 28: 109–112.
- Grassi, G., Magnani, F. (2005): Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell and Environment* 28: 834–849.
- Gratao, P.L., Polle, A., Lea, P.J., Azevedo, R.A. (2005): Making the life of heavy metalstressed plants a little easier. *Functional Plant Biology* 32: 481–494.
- Growing, D.J.G., Davies, W.J., Jones, H.G. (1990): A positive root-source signal as an indicator of soil drying in apple, *Malus domestica*. *Journal of Experimental Botany* 41: 1535–1540.
- Grzesiak, M.T., Grzesiak, S., Skoczowski, A. (2006): Changes of leaf water potential and gas exchange during and after drought in triticale and maize genotypes differing in drought tolerance. *Photosynthetica* 44: 561–568.
- Gu, S., Fuchigami, L.H., Guah, S.H., Shin, C. (1996): Effects of short-term water stress, hydrophilic polymer amendment and antitranspirant on stomatal status, transpiration, water loss and growth in 'Better Boy' tomato plants. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 121: 831–837.
- Guehl, J.M., Picon, C., Aussenac, G., Gross, P. (1994): Interactive effects of elevated CO₂ and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiology* 14: 707–724.
- Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Chaibi, W., Zarrouk, M. (2009): Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae* 119: 257–263.
- Guerrier, G., Brignolas, F., Thierry, C., Courtois, M., Kahlem, G. (2000): Organic solutes protect drought-tolerant *Populus x euramericana* against reactive oxygen species. *Journal of Plant Physiology* 156: 93–99.
- Guo, X.-Y., Zhang, X.-S., Huang, Z.-H. (2010): Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. *Journal of Plant Ecology* 3: 79–87.
- Hadžić, V., Belić, M., Nešić, Lj. (2004): Praktikum iz pedologije. Poljoprivredni fakultet Novi Sad. Departman za ratarstvo i povrtarstvo.
- Hageman, R.H., Reed, A.J. (1980): Nitrate reductase from higher plants. *Methods in Enzymology* 69: 270–279.

- Hakala, M., Tuominen, I., Keränen, M., Tyystjärvi, T., Tyystjärvi, E. (2005): Evidence for the role of the oxygen-evolving manganese complex in photoinhibition of Photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics* 1706: 68–80.
- Hamanishi, E.T., Thomas, B.R., Campbell, M.M. (2012): Drought induces alterations in the stomatal development program in *Populus*. *Journal of Experimental Botany* 63: 4959–4971.
- Hanson, A.D., Hitz, W.D. (1982): Metabolic responses of mesophytes to plant water deficits. *Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology* 33: 163–203.
- Harb, A., Krishnan, A., Ambavaram, M.M.R., Pereira, A. (2010): Molecular and physiological analysis of drought stress in *Arabidopsis* reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology* 154: 1254–1271.
- Hare, P.D., Cress, W.A. (1997): Metabolic implications of stress-induced proline accumulation in plants. *Plant Growth Regulation* 21:79–102.
- Hare, P.D., Cress, W.A., Van Staden, J. (1998): Dissecting roles of osmolyte accumulation during stress, *Plant, Cell and Environment* 21: 535–553.
- Hare, P.D., Cress, W.A., van Staden, J. (2001): The effects of exogenous proline and proline analogues on in vitro shoot organogenesis in *Arabidopsis*. *Plant Growth Regulation* 34:203–207.
- Hartmann, G., Blank, R., Lewark, S. (1989): Eichensterben in Norddeutschland-Verbreitung, Schadbilder, mögliche Ursachen. *Forst Holz* 44: 475–487.
- Harvey, H.P., van den Driessche, R. (1997): Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar. *Tree Physiology* 17: 647–654.
- Havaux, M. (1998): Carotenoids as membrane stabilizers in chloroplasts. *Trends in Plant Science* 3: 147–151.
- Havaux, M., Canaani, O., Malkin, S. (1987): Inhibition of photosynthetic activities under slow water stress measured in vivo by the photoacoustic method. *Physiologia Plantarum* 70: 503–510.
- He, C., Zhang, J., Duan, A., Zheng, S., Sun, H., Fu, L. (2008): Proteins responding to drought and high-temperature stress in *Populus × euramericana* cv. '74/76'. *Trees-Structure and Function* 22: 803–813.
- 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. *Physiologia Plantarum* 93: 771–777.
- Hendry, G.A. (2005): Oxygen free radical process and seed longevity. *Research Journal of Seed Science* 3: 141–147.
- Hetherington, A.M., Woodward, F.I. (2003): The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901–908.
- Hinckley, T.M., Aslin, R.G., Aubuchon, R.R., Metcalf, C.L., Roberts, J.E. (1978): Leaf conductance and photosynthesis in four species of the oak-hickory forest type. *Forest Science* 24: 73–84.
- Hinckley, T.M., Teskey, R.O., Duhme, F., Richter, H. (1981): Temperate hardwood forests. In: Kozlowski, T.T. (Ed.). *Water Deficits and Plant Growth, Volume 6, Woody Plant Communities*, New York: Academic Press, pp. 153–208.
- Hogg, E.H., Brandt, J.P., Kochtubajda, B. (2005): Factors affecting interannual variation in growth of western Canadian aspen forests during 1951–2000. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 610–622.
- Holm, G. (1954): Chlorophyll mutations in barley. *Acta Agriculturae Scandinavica* 4: 457–471.
- Holtman, W.L., Heistek, J.C., Mattern, K.A., Bakhuizen, R., Dumas, A.C. (1994): Oxidation of fatty acids is linked to the glyoxylate cycle in the aleurone but not in the embryo of germinating barley. *Plant Science* 99: 43–53.
- Hong, Z.L., Lakkineni, K., Zhang, A.M., Verma, D.P.S. (2000): Removal of feedback inhibition of D1-pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiology* 122: 1129–1136.

- Horváth, E., Pál, M., Szalai, G., Páldi, E., Janda, T. (2007): Exogenous 4-hydroxybenzoic acid and salicylic acid modulate the effect of short-term drought and freezing stress on wheat plants. *Biologia Plantarum* 51: 480–487.
- Hsiao, T.C. (1973): Plant response to water stress. *Annual Review of Plant Physiology* 24: 519–570.
- Hsiao, T.C., Acevedo, E., Fereres, E., Henderson, D.W. (1976): Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 237: 479–500.
- Hu, Y.C., Shao, H.B., Chu, L.Y., Wu, G. (2006): Relationship between water use efficiency (WUE) and production of different wheat genotypes at soil water deficit. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 53: 271–277.
- Huffaker, R.C., Radin, T., Kleinkopf, G.E., Cox, E.L. (1970): Effects of mild water stress on enzymes of nitrate assimilation and of the carboxylative phase of photosynthesis in barley. *Crop Science* 10: 471–474.
- Hura, T., Grzesiak, S., Hura, K., Grzesiak, M., Rzepka, A. (2006): Differences in the physiological state between triticale and maize plants during drought stress and followed rehydration expressed by the leaf gas exchange and spectrofluorimetric methods. *Acta Physiologiae Plantarum* 28: 433–443.
- Huseynova, M., Suleymanov, S.Y., Rustamova, S.M., Aliyev, J.A. (2009): Drought-induced changes in photosynthetic membranes of two wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Biochemistry (Moscow)* 74: 1109–1116.
- Hussain, M., Malik, M.A., Farooq, M., Ashraf, M.Y., Cheema, M.A. (2008): Improving drought tolerance by exogenous application of glycinebetaine and salicylic acid in sunflower. *Journal of Agronomy and Crop Science* 194: 193–199.
- Ibrahim, L., Proe, M.F., Cameron, A.D. (1997): Main effects of nitrogen supply and drought stress upon whole-plant carbon allocation in poplar. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1412–1419.
- Inamullah, Isoda, A. (2005): Adaptive responses of soybean and cotton to water stress. I. Transpiration changes in relation to stomatal area and stomatal conductance. *Plant Production Science* 8: 16–26.
- Ingram, J., Bartels, D. (1996): The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47: 377–403.
- Jackson, G.E., Irvine, J., Grace, J., Khalil, A.A.M. (1995): Abscisic acid concentrations and fluxes in droughted conifer saplings. *Plant, Cell and Environment* 18: 13–22.
- Jackson, R.B., Sperry, J.S., Dawson, T.E. (2000): Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science* 5: 482–488.
- Jaleel, C.A., Gopi, R., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Gomathinayagam, M., Panneerselvam, R. (2007b): Changes in biochemical constituents and induction of early sprouting by triadimefon treatment in white yam (*Dioscorea rotundata* Poir.) tubers during storage. *Journal of Zhejiang University* 8: 283–288.
- Jaleel, C.A., Gopi, R., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sankar, B., Panneerselvam, R. (2006): Paclobutrazol influences vegetative growth and floral characteristics of *Catharanthus roseus* (L.) G. Don. *Indian Journal of Applied and Pure Biology* 21: 369–372.
- Jaleel, C.A., Gopi, R., Sankar, B., Gomathinayagam, M., Panneerselvam, R. (2008): Differential responses in water use efficiency in two varieties of *Catharanthus roseus* under drought stress. *Comptes Rendus Biologies* 331: 42–47.
- Jaleel, C.A., Gopi, R., Sankar, B., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sridharan, R., Panneerselvam, R. (2007a): Alterations in germination, seedling vigour lipid peroxidation and proline metabolism in *Catharanthus roseus* seedlings under salt stress. *South African Journal of Botany* 73: 190–195.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Kishorekumar, A., Sankar, B., Gopi, R., Somasundam, R., Panneerselvam, R. (2007): Alterations in osmoregulation, antioxidant enzymes and indole

- alkaloid levels in *Catharanthus roseus* exposed to water deficit. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 59: 150–157.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Lakshmanan, G.M.A., Gomathinayagam, M., Panneerselvam, R. (2008a): Alterations in morphological parameters and photosynthetic pigment responses of *Catharanthus roseus* under soil water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 61: 298–303.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Somasundaram, R. Panneerselvam, R. (2009): Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology* 11: 100–105.
- Janković, M.M. (1956): Polimorfizam listova cera (*Quercus cerris* L) na Fruškoj Gori i njegov ekološki i taksonomski značaj. Matica srpska, Novi Sad.
- Janković, M.M. (1970): Fam. Fagaceae Dum. In: Josifović, M. (Ed.). Flora RS Srbije II, SANU, Beograd, pp. 69-98.
- Janković, M.M. (1971): Fitoekologija sa osnovama fitocenologije i pregledom tipova vegetacije na Zemlji. Naučna knjiga, Beograd.
- Janković, M.M. (1973): Prilog poznavanju taksonomije, ekologije i cenologije Hrastova (*Quercus spp.*) Đerdapskog područja. Glasnik instituta za botaniku I botaničke baste univerziteta u Beogradu, Beograd.
- Jansson, S., Douglas, C.J. (2007): Populus: a model system for plant biology. *Annual Review of Plant Biology* 58: 435–458.
- Jayakumar, K., Jaleel, C.A., Vijayarangan, P. (2007): Changes in growth, biochemical constituents and antioxidant potentials in radish (*Raphanus sativus* L.) under cobalt stress. *Turkish Journal of Biology* 31: 112–117.
- Jie, Y., Yang, H., Cui, M., Luo, X. (2001): Relationship between soil water content and water use efficiency of apple leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology* 12: 387–390.
- Johnson, G.N., Young, A.J., Scholes, J.D., Horton, P. (1993): The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant, Cell and Environment* 16: 673–679.
- Johnson, J.D., Tognetti, R., Paris, P. (2002): Water relations and gas exchange in poplar and willow under water stress and elevated atmospheric CO₂. *Physiologia Plantarum* 115: 93–100.
- Jones, H.G. (1992): Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology, second edition, University Press, Cambridge.
- Jošt, M., Glatki-Još, M., Milohnić, J. (1972): Utjecaj površine lista, broja i veličine puči a neke komponente rodosti pšenice. *Savremena poljoprivreda, Novi Sad* 20: 5–17.
- Jovanović, B. (1967): Dendrologija sa osnovama fitocenologije. Univerzitet u Beogradu, Naučna knjiga, Beograd.
- Jung, S. (2004): Variation in antioxidant metabolism of young and mature leaves of *Arabidopsis thaliana* subjected to drought. *Plant Science* 166: 459–466.
- Kaiser, W.M., Brendle-Behnisch, E. (1991): Rapid modulation of spinach leaf nitrate reductase activity by photosynthesis. I. Modulation *in vivo* by CO₂ availability. *Plant Physiology* 96: 363–367.
- Kaiser, W.M., Förster, J. (1989): Low CO₂ prevents nitrate reduction in leaves. *Plant Physiology* 91: 970–974.
- Kaiser, W.M., Kaiser, G., Schöner, S., Neimanis, S. (1981): Photosynthesis under osmotic stress. Differential recovery of photosynthetic activities of stroma enzymes, intact chloroplasts and leaf slices after exposure to high solute concentrations. *Planta* 153: 430–435.
- Karthikeyan, B., Jaleel, C.A., Gopi, R., Deiveekasundaram, M. (2007): Alterations in seedling vigour and antioxidant enzyme activities in *Catharanthus roseus* under seed priming with native diazotrophs. *Journal of Zhejiang University-SCIENCE B* 8: 453–457.

- Kastori, R., Dencic, S., Petrovic, M., Kobiljski, B. (1995). Drought effect on stomatal density in wheat genotypes originating from different parts of the world. *Zbornik radova Naucni institut za ratarstvo i povrtarstvo* 24: 53–61.
- Katanić, M., Kovačević, B., Glowska, N., Paoletti, E., Vasić, S., Matavulj, M., Kraigher, H. (2013): Naseljenost korena topola ektomikoriznim, arbuskularno mikoriznim i tamnim septiranim endofitskim gljivama. *Topola* 191/192: 17–29.
- Kavi Kishor, P.B., Hong, Z., Miao, G.H., Hu, C.-A.A., Verma, D.P.S. (1995): Overexpression of D1-pyrroline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiology* 108: 1387–1394.
- Khan, M.B., Hussain, N., Iqbal, M. (2001): Effect of water stress on growth and yield components of maize variety YHS 202. *Journal of Research (Science)*, Bahauddin Zakariya University, Multan, Pakistan 12: 15–18.
- Kiani, S.P., Maury, P., Sarrafi, A., Grieu, P. (2008): QTL analysis of chlorophyll fluorescence parameters in sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Plant Science* 175: 565–573.
- Kicheva, M.E., Tsonev, T.D., Popova, L.P. (1994): Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis in two wheat cultivars subjected to water stress. *Photosynthetica* 30: 107–116.
- Kieffer, P., Schröder, P., Dommès, J., Hoffmann, L., Renaut, J., Hausman, J.F. (2009): Proteomic and enzymatic response of poplar to cadmium stress. *Journal of Proteome Research* 72: 379–396.
- Kim, T.-H., Böhmer, M., Hu, H., Nishimura, N., Schroeder, J.I. (2010): Guard cell signal transduction network: Advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. *Annual Review of Plant Biology* 61: 561–591.
- Kirschbaum, M.U.F. (1987): Water-stress in *Eucalyptus pauciflora*—comparison of effects on stomatal conductance with effects on the mesophyll capacity for photosynthesis, and investigation of a possible involvement of photoinhibition. *Planta* 171: 466–473.
- Kirschbaum, M.U.F. (1988): Recovery of photosynthesis from water stress in *Eucalyptus pauciflora*—a process in two stages. *Plant, Cell and Environment* 11: 685–694.
- Kishor, P.B.K., Hong, Z.L., Miao, G.H., Hu, C.A.A., Verma, D.P.S. (1995): Overexpression of delta-pyr roline-5-carboxylate synthetase increases proline production and confers osmotolerance in transgenic plants. *Plant Physiology* 108: 1387–1394.
- Klamkowski, K., Treder, W. (2006): Morphological and physiological responses of strawberry plants to water stress. *Agriculturae Conspectus Scientificus* 71: 159–165.
- Klamkowski, K., Treder, W. (2008): Response to drought stress of three strawberry cultivars grown under greenhouse conditions. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research* 16: 179–188.
- Kleiner, K.W., Abrams, M.D., Schultz, J.C. (1992): The impact of water and nutrient deficiencies on the growth, gas exchange and water relations of red oak and chestnut oak. *Tree Physiology* 11: 271–287.
- Knapp, A.K., Cocke, M., Hamerlynck, E.P., Clenton, E. (1994): Effect of elevated CO₂ on stomatal density and distribution in a C₄ grass and a C₃ forb under field conditions. *Annals of Botany* 74: 595–599.
- Köşkeröğlü, S., Tuna, A.L. (2010): The investigation on accumulation levels of proline and stress parameters of the maize (*Zea mays* L.) plants under salt and water stress. *Acta Physiologiae Plantarum* 32: 541–549.
- Kozłowski, T.T. (1982a): Water supply and tree growth. Part I. Water deficits. *Forestry Abstracts* 43: 57–95.
- Kozłowski, T.T., Kramer, P.J., Pallardy, S.G. (1991): *The Physiological Ecology of Woody Plants*. Academic Press, San Diego.
- Krause, G.H., Weis, F. (1991): Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 313–349.

- Kronfub, G., Polle, A., Tausz, M., Havranek, W.M., Wieser, G. (1998): Effects of ozone and mild drought stress on gas exchange, antioxidants and chloroplast pigments in current-year needles of young Norway spruce (*Picea abies* L., Karst.). *Trees* 12: 482–489.
- Kubiske, M.E., Abrams, M.D. (1993): Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis in 19 temperate tree species on contrasting sites during wet and dry years. *Plant Cell and Environment* 16: 1123–1129.
- Kubota, F., Hamid, A. (1992): Comparative analysis of the dry matter production and photosynthesis between mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) and black gram (*V. Mungo* (L.) Hepper) grown in different light intensities. *Journal Of The Faculty Of Agriculture Kyushu University* 37: 71-80.
- Kumar, S.G., Reddy, A.M., Sudhakar, C. (2003): NaCl effects on proline metabolism in two high yielding genotypes of mulberry (*Morus alba* L.) with contrasting salt tolerance. *Plant Science* 165: 1245–1251.
- Kusaka, M., Lalusin, A.G., Fujimura, T. (2005): The maintenance of growth and turgor in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) Leeke) cultivars with different root structures and osmoregulation under drought stress. *Plant Science* 168: 1–14.
- Kuznetsov, V.S., Kholodova, V.P., Kuznetsov, V.I., Yagodin, B.L. (2003): Selenium regulates the water status of plants exposed to drought. *Doklady Biological Sciences* 390: 266–268.
- Kyparissis, A., Petropoulun, Y., Manetas, Y. (1995): Summer survival of leaves in a soft-leaved shrub (*Phlomis fruticosa* L., Labiatae) under Mediterranean field conditions: avoidance of photoinhibitory damage through decreased chlorophyll contents. *Journal of Experimental Botany* 46: 1825–1831.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L. (2008): *Plant physiological ecology*, second edition, Springer.
- Lambs, L., Loubiat, M., Girel, J., Tissier, J., Peltier, J.P., Marigo, G. (2006): Survival and acclimation of *Populus nigra* to drier conditions after damming of an alpine river, southeast France. *Annals of Forest Science* 63: 377–385.
- Landsberg, J., Sands, P. (2011): *Physiological ecology of forest production : principles, processes and models* Amsterdam; Boston : Elsevier/Academic Press.
- Lansac, A.R., Zaballos, J.P., Martin, A. (1994): Seasonal water potential changes and proline accumulation in mediterranean shrubland species. *Vegetatio* 113: 141–154.
- Larcher, W. (1995): *Physiological plant ecology*. Springer-Verlag, Berlin.
- Larcher, W. (2000): Temperature stress and survival ability of Mediterranean sclerophyllous plants. *Plant Biosystems* 134: 279–295.
- Larcher, W. (2003): *Physiological plant ecology*, fourth edition. Springer-Verlag, Berlin.
- Larsen, C.M. (1961): Développement des stomates de peupliers au cours d'une année sèche. *Physiologia Plantarum* 14:877–889.
- Lawlor, D.W. (2002): Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: Stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany* 89: 871–885.
- Lawlor, D.W., Cornic, G. (2002): Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell and Environment* 25: 275–294.
- Lawlor, D.W., Tezara, W. (2009): Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany* 103: 561–579.
- Lawson, T., Oxborough, K., Morison, J.I.L., Baker, N.R. (2003): The responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO₂, O₂, light and water stress in a range of species are similar. *Journal of Experimental Botany* 54: 1743–1752.
- Lee, D.G., Ahsan, N., Lee, S.H., Lee, J.J., Bahk, J.D., Kang, K.Y., Lee, B.H. (2009): Chilling stress-induced proteomic changes in rice roots. *Journal of Plant Physiology* 166: 1–11.

- Lei, Y., Yin, C., Li, C. (2006): Differences in some morphological, physiological, and biochemical responses to drought stress in two contrasting populations of *Populus przewalskii*. *Physiologia Plantarum* 127: 182–191.
- Lei, Y., Yin, C., Li, C. (2007): Adaptive responses of *Populus przewalskii* to drought stress and SNP application. *Acta Physiol Plant* 29: 519–526.
- Levitt, J. (1972): Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.
- Levitt, J. (1980): Responses of plants to environmental stresses, second edition. Water, Radiation, Salt and Other Stresses, Vol. II. Academic Press, New York, pp. 25–280.
- Li, C. (1998): Some aspects of leaf water relations in four provenances of *Eucalyptus microtheca* seedlings. *Forest Ecology and Management* 111: 303–308.
- Li, C. (2000): Population differences in water use efficiency of *Eucalyptus microtheca* seedlings under different watering regimes. *Physiologia Plantarum* 108: 134–139.
- Li, C., Berninger, F., Koskela, J., Sonninen, E. (2000): Drought responses of *Eucalyptus microtheca* provenances depend on seasonality of rainfall in their place of origin. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 231–238.
- Li, C., Liu, S., Berninger, F. (2004): *Picea* seedlings show apparent acclimation to drought with increasing altitude in the eastern Himalaya. *Trees* 18: 277–283.
- Li, Y., Wang, G.-X., Xin, M. et al (2004): The parameters of guard cell calcium oscillation encodes stomatal oscillation and closure in *Vicia faba*. *Plant Science* 166: 415–421.
- Liang, J., Zhang, J., Wong, M.H. (1997): Can stomatal closure caused by xylem ABA explain the inhibition of leaf photosynthesis under soil drying? *Photosynthesis Research* 51: 149–159.
- Liang, Z., Yang, J., Shao, H., Han, R. (2006): Investigation on water consumption characteristics and water use efficiency of poplar under soil water deficits on the Loess Plateau. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 53: 23–28.
- Lisar, S.Y.S., Motafakkerzad, R., Hossain, M.M., Rahman, I.M.M. (2012): Water stress in plants: causes, effects and responses. In: Rahman, I.M.M., Hasegawa, H. (Eds.). *Water Stress*. InTech, pp. 1–14.
- Liu, C., Liu, Y., Guo, K., Fan, D., Li, G., Zheng, Y. (2011): Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environmental and Experimental Botany* 71: 174–183.
- 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. *Physiologia Plantarum* 139: 39–54.
- Liu, Z., Dickmann, D.I. (1992): Abscisic acid accumulation in leaves of two contrasting hybrid poplar clones affected by nitrogen fertilization plus cyclic flooding and soil drying. *Tree Physiology* 11: 109–122.
- Liu, Z., Dickmann, D.I. (1996): Effects of water and nitrogen interaction on net photosynthesis, stomatal conductance, and water-use efficiency in two hybrid poplar clones. *Physiologia Plantarum* 97: 507–512.
- Loggini, B., Scartazza, A., Brugnoli, E., Navari-Izzo, F. (1999): Antioxidative defense system, pigment composition, and photosynthetic efficiency in two wheat cultivars subjected to drought. *Plant Physiology* 119: 1091–1099.
- Lowry, O.H., Rosenbrough, N.J., Farr, A.L., Randall, R.J. (1951): Protein measurement with the Folin Phenol Reagen. *The Journal of Biological Chemistry* 193: 265–275.
- Lu, C., Zhang, J., (1999): Effect of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany* 336: 1199–1206.
- Ludlow, M.M. (1989): Strategies of response to water stress. In: Kreeb, K.H., Richter, H., Hinckley, T.M. (Eds.). *Structural and Functional Responses to Environmental Stressess*, SPB Academic: The Hague, pp. 269–281.

- Luković, J., Maksimović, I., Zorić, L., Nagl, N., Perčić, M., Polić, D., Putnik-Delić, M. (2009): Histological characteristics of sugar beet leaves potentially linked to drought tolerance. *Industrial Crops and Products* 30: 281-286.
- Luo, H.-H., Zhang, Y.-L., Zhang, W.-F., Bai, H.-D., He, Z.-J., Du, M.-W., Zhang, H.-Z. (2008): Effect of rewatering after drought stress on photosynthesis and yield during flowering and boll-setting stage of cotton under mulch-drip irrigation in Xinjiang. *Acta Agronomica Sinica* 34: 171-174.
- Luo, L.J. (2010): Breeding for water-saving and drought-resistance rice (WDR) in China. *Journal of Experimental Botany* 61: 3509-3517.
- Luo, L.J., Zhang, Q.F. (2001): The status and strategies on studying drought resistance of rice. *Chinese Journal of Rice Science* 15: 209-214.
- Ma, B.L., Morison, M.J., Videng, H.D. (1995): Leaf greenness and photosynthetic rates in soybean. *Crop Science* 35: 1411-1414.
- MacKintosh, C., Meek, S.E.M. (2001): Regulation of plant NR activity by reversible phosphorylation, 14-3-3 proteins and proteolysis. *Cellular and Molecular Life Science* 58: 205-214.
- MacRobbie, E.A.C. (1983): Effects of light/dark on cation fluxes in guard cells of *Commelina communis* L. *Journal of Experimental Botany* 34: 1695-1710.
- Maes, W.H., Achten, W.M.J., Reubens, B., Raes, D., Samson, R., Muys, B. (2009): Plant-water relationships and growth strategies of *Jatropha curcas* L. seedlings under different levels of drought stress. *Journal of Arid Environment* 73: 877-884.
- Mahan, J.R., Oliver, M.J., Sherman, T.D. (1998): Nitrate reductase activity during desiccation and rehydration of the desiccation tolerant moss *Tortula ruralis*. *Environmental and Experimental Botany* 39: 67-76.
- Majumdar, S., Ghosh, S., Glick, B.R., Dumbroff, E.B. (1991): Activities of chlorophyllase, phosphoenolpyruvate carboxylase and ribulose-1,5- biphosphate carboxylase in the primary leaves of soybean during senescence and drought. *Physiologia Plantarum* 81: 473-480.
- Makbul, S., Saruhan Güler, N., Durmuş, N., Güven, S. (2011): Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. *Turkish Journal of Botany* 35: 369-377.
- Mamnouie, E., FotouhiGhazvini, R., Esfahany, M., Nakhoda, B. (2006): The effects of water deficit on crop yield and the physiological characteristics of barley (*Hordeum vulgare* L.) varieties. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 8: 211-219.
- Manivannan, P., Jaleel, C.A., Kishorekumar, A., Sankar, B., Somasundaram, R., Sridharan, R., Panneerselvam, R. (2007): Changes in antioxidant metabolism of *Vigna unguiculata* L. Walp. by propiconazole under water deficit stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 57: 69-74.
- Manivannan, P., Jaleel, C.A., Sankar, B., Kishorekumar, A., Somasundaram, R., Alagu Lakshmanan, G.M., Panneerselvam, R. (2007a): Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 59: 141-149.
- Manojlović, P. (1924): Sušenje hrastovih šuma (hrast lužnjak). *Šumarski list XIVIII*: 502-505.
- MansWeld, T.J., Atkinson, C.J. (1990): Stomatal behaviour in water stressed plants. In: Alscher, R.G., Cumming, J.R. (Eds.). *Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms*, New York: Wiley-Liss, pp. 241-264.
- Maroco, J.P., Pereira, J.S., Chaves, M.M. (2000): Growth, photosynthesis and water-use efficiency of two C₄ Sahelian grasses subjected to water deficits. *Journal of Arid Environments* 45: 119-137.

- Marron, N., Delay, D., Petit, J.M., Dreyer, E., Kahlem, G., Delmotte, F.M., Brignolas, F. (2002): Physiological traits of two *Populus × euramericana* clones, Luisa Avanzo and Dorskamp, during a water stress and re-watering cycle. *Tree Physiology* 22: 849–858.
- Marron, N., Dreyer, E., Boudouresque, E., Delay, D., Petit, J.M., Delmotte, F.M., Brignolas, F. (2003): Impact of successive drought and re-watering cycles on growth and specific leaf area of two *Populus × canadensis* (Moench) clones, ‘Dorskamp’ and ‘Luisa Avanzo’. *Tree Physiology* 23: 1225–1235.
- Marron, N., Maury, S., Rinaldi, C., Brignolas F. (2006): Impact of drought and leaf development stage on enzymatic antioxidant system of two *Populus deltoides × nigra* clones. *Annals of Forest Science* 63: 323–327.
- Martinez, J.P., Silva, H., Ledent, J.F., Pinto, M. (2007): Effect of drought stress on the osmotic adjustment, cell wall elasticity and cell volume of six cultivars of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *European Journal of Agronomy* 26: 30–38.
- Masarovicova, E. (1991): Leaf shape, stomata density and photosynthetic rate of the common oak leaves. *Biologia Plantarum* 33: 495–500.
- Massacci, A., Loreto, F. (2001): Diffusive resistances to CO₂ entry in the leaves and their limitations to photosynthesis. In: Pessaraki, M. (Ed.). *Handbook of plant and crop physiology*, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, pp. 327–336.
- Matraszek, R. (2008): Nitrate reductase activity of two leafy vegetables as affected by nickel and different nitrogen forms. *Acta Physiologiae Plantarum* 3: 361–370.
- Matsuda, K., McBride, J.R., Kimura, M. (1989): Seedling growth form of oaks. *Annals of Botany* 64: 439–446.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. (2000): Chlorophyll fluorescence: a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659–668.
- McCree, K.J., Davis, S.D. (1974): Effect of water stress and temperature on leaf size and number of epidermal cells in grain sorghum. *Crop Science* 14: 751–755.
- McNaughton, K.G., Jarvis, P.G. (1991): Effects of spatial scale on stomatal control of transpiration. *Agricultural and Forest Meteorology* 54:279–301.
- Medarević, M., Banković, S., Cvetković, Đ., Abjanović, Z. (2009): Problem sušenja šuma u Gornjem Sremu. *Šumarstvo* 61: 61–73.
- Medarević, M., Banković, S., Šljukić, B., Sviličić, A. (2007): Održivo upravljanje šumama-šumski biodiverzitet i promena klime. In: Kadović, R., Medarević, M. (Eds.). *Šume i promena klime, Zbornik radova, Univerzitet u Beogradu, Šumarski fakultet, Beograd*.
- Medrano, H., Escalona, J.M., Bota, J., Gulias, J., Flexas, J. (2002): Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* 89: 895–905
- Medrano, H., Parry, M.A., Socias, X., Lawlor, D.W. (1997): Long term water stress inactivates Rubisco in subterranean clover. *Annals of Applied Biology* 131: 491–501.
- Mehri, N., Fotovat, R., Saba, J., Jabbari, F. (2009): Variation of stomata dimensions and densities in tolerant and susceptible wheat cultivars under drought stress. *Journal of Food, Agriculture and Environment* 7: 167–170.
- Meinander, O., Somersalo, S., Holopainen, T., Strasser, R.J. (1996): Scots pine after exposure to elevated ozone and carbon dioxide probed by reflectance spectra and chlorophyll a fluorescence transients. *Journal of Plant Physiology* 148: 229–236.
- Meng, L., Li, L., Chen, W., Xu, Z., Liu, L. (1999): Effect of water stress on stomatal density, length, width and net photosynthetic rate in rice leaves. *Journal of Shenyang Agricultural University* 30: 477–480.
- Merkulov, Lj., Ivezić, J., Krstić, B., Kovačev, L., Pajević, S. (1997): Structural characteristics of leaf blade of differentially drought-tolerant sugar beet genotypes. In: *Proceedings: Drought and Plant Production, Agricultural Research Institute “Serbia”*, pp. 487–492.

- Meyer, S., Genty, B. (1998): Mapping intercellular CO₂ mole fraction (C_i) in *Rosa rubiginosa* leaves fed with abscisic acid by using chlorophyll fluorescence imaging: significance of C_i estimated from leaf gas exchange. *Plant Physiology* 116: 947–957.
- Michelena, V.A., Boyer, J.S. (1982): Complete turgor maintenance at low water potentials in the elongation region of maize leaves. *Plant Physiology* 69: 1145–1149.
- Mihailović, N., Lazarević, M., Dželetović, Z., Vucković, M., Đurđević, M. (1997): Chlorophyllase activity in wheat *Triticum aestivum* L. leaves during drought and its dependence on the nitrogen ion form applied. *Plant Science* 129: 141–146.
- Miyashita, K., Tanakamaru, S., Maitani, T., Kimura, K. (2005): Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany* 53: 205–214.
- Molinari, H.B.C., Marur, C.J., Daros, E., De Campos, M.K.F., De Carvalho, J.F.R.P., Filho, J.C.B., Pereira, L.F.P., Vieira, L.G.E. (2007): Evaluation of the stress-inducible production of proline in transgenic sugarcane (*Saccharum* spp.): osmotic adjustment, chlorophyll fluorescence and oxidative stress. *Physiologia Plantarum* 130: 218–229.
- Moller, I.M., Jensen, P.E., Hansson, A. (2007): Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology* 58: 459–481.
- Monclus, R., Dreyer, E., Villar, M., Delmotte, F.M., Delay, D., Petit, J.M., Barbaroux, C., LeThiec, D., Bréchet, C., Brignolas, F. (2006): Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* x *Populus nigra*. *New Phytologist* 169: 765–777.
- Monclus, R., Villar, M., Barbaroux, C., Bastien, C., Fichot, R., Delmotte, F.M., Delay, D., Petit, J.M., Bréchet, C., Dreyer, E., Brignolas, F. (2009): Productivity, water-use efficiency and tolerance to moderate water deficit correlate in 33 poplar genotypes from a *Populus deltoides* x *Populus trichocarpa* F1 progeny. *Tree Physiology* 29: 1329–1339.
- Montanaro, G., Dichio, B., Xiloyannis, C. (2007): Response of photosynthetic machinery of field-grown kiwifruit under Mediterranean conditions during drought and rewatering. *Photosynthetica* 45: 533–540.
- Mooney, H.A., Pearcy, R.W., Ehleringer, J. (1987): Plant physiological ecology today. *BioScience* 37: 18–20.
- Moran, J.F., Becana, M., Iturbe-Ormaetxe, I., Frechilla, S., Klucas, R.V., Aparicio-Tejo, P. (1994): Drought induces oxidative stress in pea plants. *Planta* 194: 346–352.
- Morgan, J.M. (1984): Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology* 35: 299–319.
- Morilla, C.A., Boyer, J.S., Hageman, R.H. (1973): Nitrate reductase activity and polyribosomal content of corn (*Zea mays* L.) having low leaf water potentials. *Plant Physiology* 51: 817–824.
- Morison, J.I.L. (1993): Response of plants to CO₂ under water limited conditions. *Vegetatio* 104–105: 193–209.
- Moussa, H.R., Abdel-Aziz, S.M. (2008): Comparative response of drought tolerant and drought sensitive maize genotypes to water stress. *Australian Journal of Crop Science* 1: 31–36.
- Moustakas, M., Sperdouli, I., Kouna, T., Antonopoulou, C.-I., Therios, I. (2011): Exogenous proline induces soluble sugar accumulation and alleviates drought stress effects on photosystem II functioning of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Plant Growth Regulation* 66: 315–325.
- Müller-Edzards C; De Vries W; Erisman JW (eds). 1997. Ten Years of Monitoring Forest Condition in Europe. Studies on Temporal Development, Spatial Distribution and Impacts of Natural and Anthropogenic Stress Factors. Technical Background Report. Brussels Geneva.

- Nair, A., Abraham, T.K., Jaya, D.S. (2008): Studies on the changes in lipid peroxidation and antioxidants in drought stress induced Cowpea (*Vigna unguiculata* L.) varieties. *Journal of Environmental Biology* 29: 689–691.
- Nardini, A., Lo Gullo, M., Salleo, S. (1999): Competitive strategies for water availability in two Mediterranean *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment* 22: 109–116.
- Nash, R.M. (2009): Drought adaptations of hybrid poplar clones commonly grown on the canadian prairies. (M.Sc., University of Saskatchewan).
- Nativ, R., Ephrath, J.E., Berliner, P.R., Saranga, Y. (1999): Drought resistance and water use efficiency in *Acacia saligna*. *Australian Journal of Botany* 47: 577–586.
- Nautiyal, S., Badola, H.K., Negi, D.S. (1994): Plant responses to water stress: changes in growth, dry matter production, stomatal frequency and leaf anatomy. *Plant Biology* 36: 91–97.
- Nayyar, H., Walia, D.P. (2003): Water stress induced proline accumulation in contrasting wheat genotypes as affected by calcium and abscisic acid. *Biologia Plantarum* 46: 275–279.
- Nešković, M., Konjević, R., Čulafić, Lj. (2003): Fiziologija biljaka, NNK-International, Beograd.
- Ni, B.R., Pallardy, S.G. (1992): Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms. *Plant Physiology* 99: 1502–1508.
- Nikolić, N. (2002): Anatomsko fiziološka proučavanja različitih genotipova hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) Magistarska teza. Univerzitet u Novom Sadu, PMF, Novi Sad.
- Nikolić, N. (2009): Uticaj teških metala na morfo-anatomske i fiziološke karakteristike klonova crne topole. Doktorska disertacija. Univerzitet u Novom Sadu, Prirodno-matematički fakultet, Departman za biologiju i ekologiju.
- Nilsen, E.T., Orcutt, D.M. (1996): The physiology of plants under stress. John Wiley and Sons, New York, pp. 322–361.
- Nishiyama, Y., Allakhverdiev, S.I., Murata, N. (2006): A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics* 1757: 742–749.
- Niyogi, K.K. (1999): Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 50: 333–359.
- Noctor, G., Foyer, C. H. (1998): Ascorbate and glutathione: keeping active oxygen under control. *Annual Review of Plant Biology* 49: 249–279.
- Ogata, Y., Suzuki, H., Shibata, D. (2009): A database for poplar gene co-expression analysis for systematic understanding of biological processes, including stress responses. *Journal of Wood Science* 55: 395–400.
- Ogaya, R., Peñuelas, J. (2003): Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany* 50: 137–148.
- Ögren, E. (1990): Evaluation of chlorophyll fluorescence as a probe for drought Stress in willow leaves. *Plant Physiology* 93: 1280–1285.
- Ögren, E., Öquist, G. (1985): Effects of drought on photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photoinhibition susceptibility in intact willow leaves. *Planta* 166: 380–388.
- Oleksyn, J., Przybyl, K. (1987): Oak decline in the Soviet Union-scale and hypotheses. *European Journal of Forest Pathology* 17: 321–336.
- Oljača, R., Krstić, B., Pajević, S. (2006): Fiziologija biljaka. Šumarski fakultet Univerziteta u Banja Luci.
- Öquist, G., Wass, R. (1988): A portable microprocessor operated instrument for measuring chlorophyll fluorescence kinetics in stress physiology, Technical report. *Physiologia Plantarum* 73: 211–217.
- Orlović, S., Pajević, S., Krstić, B. (2002): Selection of black poplars for water use efficiency. *Proceedings for Natural Sciences, Matica Srpska* 102: 45–51.

- Ort, D.R., Oxborough, K., Wise, R.R. (1994): Depressions of photosynthesis in crops with water deficits. In: Baker, N.R., Bowyer, J.R. (Eds.). *Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field*, Bio Scientific Publisher, Oxford, UK, pp. 315–329.
- Ouzounidou, G., Moustakas, M., Eleftheriou, E.P. (1997): Physiological and ultrastructural effects of cadmium on wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 32: 154–160.
- Özörgücü, B., Gemici, Y., Türkan, İ. (1991): Karşılaştırmalı Bitki Anatomisi. Ege Üniversitesi, Fen Fakültesi Yayını, No:129, İzmir.
- Öztürk, L., Demir, Y. (2002): *In vivo* and *in vitro* protective role of proline. *Plant Growth Regulation* 38: 259–264.
- Pagter, M., Bragato, C., Brix, H. (2005): Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany* 81: 285–299.
- Pajević, S. (1996): Genotipska specifičnost fotosintetičke aktivnosti listova pšenice tokom vegetacije. Doktorska disertacija. Univerzitet u Novom Sadu, PMF, Institut za biologiju.
- Pajević, S., Nikolić, N., Borišev, M., Župunski, M. (2014): Osnovi fiziologije biljaka. Praktikum za studente ekologije. Prirodno-matematički fakultet, Departman za biologiju i ekologiju, Novi Sad.
- Pallardy, S.G. (2008): *Physiology of woody plants*, third edition. Academic Press, San Diego, CA.
- Pallardy, S.G., Kozłowski, T.T. (1981): Water relations in *Populus* clones. *Ecology* 62: 159–169.
- Pallardy, S.G., Rhoads, J.L. (1993): Morphological adaptations to drought in seedlings of deciduous angiosperms. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1766–1774.
- Pandey, H.C., Baig, M.J., Chandra, A., Bhatt, R.K. (2010): Drought stress induced changes in lipid peroxidation and antioxidant system in genus *Avena*. *Journal of Environmental Biology* 31: 435–440.
- Panneerselvam, R., Jaleel, C.A., Somasundaram, R., Sridharan, R., Gomathinayagam, M. (2007): Carbohydrate metabolism in *Dioscorea esculenta* (Lour.) Burk. tubers and *Curcuma longa* L. rhizomes during two phases of dormancy. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 59: 59–66.
- Parent, B., Hachez, C., Redondo, E., Simonneau, T., Chaumont, F., Tardieu, F. (2009): Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: a trans-scale approach. *Plant Physiology* 149: 2000–2012.
- Passioura, J.B. (1982): Water in soil-plant-atmosphere continuum. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). *Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation*, Springer, Berlin, New York, pp. 5–33.
- Passioura, J.B. (1996): Drought and drought tolerance. *Plant Growth Regulation* 20: 79–83.
- Pearce, D.W., Millard, S., Bray, D.F., Rood, S.B. (2006): Stomatal characteristics of riparian poplar species in a semi-arid environment. *Tree Physiology* 26: 211–218.
- Perry, C.H., Miller, R.C., Brooks, K.N., Brooks, R.T., Lust, N. (2001): Impact of short-rotation hybrid poplar plantations on regional water yield. *Forest Ecology and Management* 143: 143–151.
- Picon, C., Guehl, J.M., Ferhi, A. (1996): Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations. *Plant, Cell and Environment* 19: 182–190.
- Pierce, M., Raschke, K. (1980): Correlation between loss of turgor and accumulation of abscisic acid in detached leaves. *Planta* 148: 174–182.
- Pietkiewicz, S., Wyszynski, Z., Łoboda, T. (2005): Współczynnik wykorzystania wody buraka cukrowego na tle wybranych czynników agrotechnicznych. *Fragmenta Agronomica* 23: 521–529.
- Pinheiro, C., Chaves, M.M. (2011): Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany* 62: 869–882.

- Pintarić, K. (2002): Šumsko-uzgojna svojstva i život važnijih vrsta šumskog drveća, UŠIT, Sarajevo, p. 221
- Placer, Z.A., Cushman, L.L., Johnson, B.C. (1966): Estimation of product of lipid peroxidation malonyldialdehyde in biochemical systems. *Analytical Biochemistry* 16: 359–364.
- Plomion, C., Lalanne, C., Claverol, S., Meddour, H., Kohler, A., Bogeat-Triboulot, M.B., Barre, A., Le Provost, G., Dumazet, H., Jacob, D., Bastien, C., Dreyer, E., de Daruvar, A., Guehl, J.M., Schmitter, J.M., Martin, F., Bonneau, M. (2006): Mapping the proteome of poplar and application to the discovery of drought-stress responsive proteins. *Proteomics* 6: 6509–6527.
- Ponton, S., Dupouey, J., Breda, N., Dreyer, E. (2002): Comparison of water-use efficiency of seedlings from two sympatric oak species: genotype x environment interactions. *Tree Physiology* 22: 413–422.
- Poulson, M.E., Boeger, M.R.T., Donahue, R.A. (2006): Response of photosynthesis to high light and drought for *Arabidopsis thaliana* grown under a UV-B enhanced light regime. *Photosynthesis Research* 90: 79–90.
- Praba, M.L., Cairns, J.E., Babu, R.C., Lafitte, H.R. (2009): Identification of physiological traits underlying cultivar differences in drought tolerance in rice and wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science* 195: 30–46.
- Price, A.H., Cairns, J.E., Horton, P., Jones, H.G., Griffiths, H. (2002): Linking drought-resistance mechanisms to drought avoidance in upland rice using a QTL approach: progress and new opportunities to integrate stomatal and mesophyll responses. *Journal of Experimental Botany* 53: 989–1004.
- Price, A.H., Steele, K.A., Moore, B.J., Jones, R.G.W. (2002a): Upland rice grown in soil filled chambers and exposed to contrasting water-deficit regimes: I. Root distribution, water use and plant water status. *Field Crops Research* 76: 11–24.
- Prochazkova, D., Sairam, R.K., Srivastava, G.C., Singh, D.V. (2001): Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves. *Plant Science* 161: 765–771.
- Pugnaire, F.I., Endoliz, L.S., Pardos, J. (1994): Constraints by water stress on plant growth. In: Pessarakli, M. (Ed.). *Handbook of Plant and Crop Stress*, Marcel Dekker, New York, pp. 247–259.
- Pugnaire, F.I., Serrano, L., Pardos, J. (1999): Constraints by water stress on plant growth. In: Pessarakli, M. (Ed.). *Handbook of Plant and Crop Stress*, second edition, Marcel Dekker, Inc., New York, pp. 271–283.
- Putnik-Delić, M., Maksimović, I., Venezia, A., Nagl, N. (2013): Free proline accumulation in young sugar beet plants and in tissue culture explants under water deficiency as tools for assessment of drought tolerance. *Romanian Agricultural Research* 30: 141–148.
- Quarrie, S.A., Jones, H.G. (1977): Effects of abscisic acid and water stress on development and morphology of wheat. *Journal of Experimental Botany* 28: 192–203.
- Queiroz, C.G.S., Alonso, A., Mares-Guia, M., Magalhães, A.C. (1998): Chilling induced changes in membrane fluidity and antioxidant enzyme activities in *Coffea arabica* L. roots. *Biology of Plants* 41: 403–413.
- Quick, W.P., Chaves, M.M., Wendler, R., David, M., Rodrigues, M.L., Passaharinho, J.A., Pereira, J. S., Adcock, M. D., Leegood, R. C., Stitt, M. (1992): The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant, Cell and Environment* 15: 25–35.
- Rahdari, P., Hoseini, S.M. (2012): Drought stress: a review. *International Journal of Agronomy and Plant Production*. 3: 443–446.
- Rahdari, P., Hoseini, S.M., Tavakoli, S. (2012): The studying effect of drought stress on germination, proline, sugar, lipid, protein and chlorophyll content in Purslane (*Portulacaoleraceae* L.) leaves. *Journal of Medicinal Plants Research* 6: 1539–1547.

- Rajendrakumar, C.S.V., Reddy, B.V.B., Reddy, A.R. (1994): Proline-protein interactions-Protection of structural and functional integrity of M (4) lactate-dehydrogenase. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 201: 957–963.
- Raschke, K. (1979): Movements of stomata. In: Hale, W., Feinleib, E. (Ed.). *Encyclopedia of Plant Physiology*, Berlin: Springer-Verlag, pp. 384–441.
- Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. (2005): *Biology of plants*, seventh edition. W.H. Freeman and Company Publishers.
- Reddy, A.R., Chaitanya, K.V., Jutur, P.P., Sumithra, K. (2004a): Differential antioxidative responses to water stress among five mulberry (*Morus alba* L.) cultivars. *Environmental and Experimental Botany* 52: 33–42.
- Reddy, A.R., Chaitanya, K.V., Vivekanandan, M. (2004): Drought induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology* 161: 1189–1202.
- Reddy, C.P., Vajranabhaian, S.N., Udaya Kumar, M. (1998): Lipid peroxidation as a mechanism of stress tolerance in upland rice (*Oryza sativa* L.) calli. *Indian Journal of Plant Physiology* 3: 68–70.
- Reddy, R.A., Chaitanya, K.V., Vivekanandan, M. (2004): Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology* 161: 1189–1202.
- Redfern, D.B., Boswell, R., Proudfoot, J. (1993): *Forest Condition 1992*. Forestry Commission Research Information Note 236. Edinburgh, UK: Forestry Commission.
- Reiger, N., Streb, S., Cocozza, C., Schaub, M., Cherubini, P., Zeeman, S.C., Frey, B. (2009): Drought tolerance of two black poplar (*Populus nigra* L.) clones: contribution of carbohydrates and oxidative stress defence. *Plant, Cell and Environment* 32: 1724–1736.
- Ren, H., Wei, K.F., Jia, W.S., Davies, W.J., Zhang, J. (2007): Modulation of root signals in relation to stomatal sensitivity to root-sourced ABA in droughted plants. *Journal of Integrative Plant Biology* 49: 1413–1421.
- Ren, J., Dai, W., Xuan, Z., Yao, Y., Korpelainen, H., Li, C. (2007a): The effect of drought and enhanced UV-B radiation on the growth and physiological traits of two contrasting poplar species. *Forest Ecology Management* 239: 112–119.
- Rhizopoulou, S., Meletiou-Christou, M.S., Diamantoglou, S. (1991): Water relations for sun and shade leaves of four mediterranean evergreen sclerophyllis. *Journal of Experimental Botany* 42: 627–635.
- Ripley, B.S., Gilbert, M.E., Ibrahim, D.G., Osborne, C.P. (2007): Drought constraints on C4 photosynthesis: stomatal and metabolic limitations in C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata*. *Journal of Experimental Botany* 58: 1351–1363.
- Rodriguez-Campos, A., Diaz-Maroto, I.J., Barcala-Perez, E., Vila-Lameiro, P. (2010): Comparison of the autoecology of *Quercus robur* L. and *Q. petraea* (Mattuschka) Liebl. *Stands in the Northwest of the Iberian Peninsula*. *Annals of Forest Research* 53: 7–25.
- Romano, N. (2014): Soil moisture at local scale: measurements and simulations. *Journal of Hydrology* 516: 6–20.
- Rončević, S., Andrašev, S., Ivanišević, P., Kovačević, B., Pekeč, S. (2010): Istraživanje mogućnosti obnavljanja sečina topola na deposalima u zoni osnovne kanalske mreže u Vojvodini. *Topola* 185/186: 87–95.
- Rontein, D., Basset, G., Hason, A.D. (2002): Metabolic engineering of osmoprotectant accumulation in plants. *Metabolic Engineering* 4: 49–56.
- Rouhi, V., Samson, R., Lemeur, R., Damme, P.V. (2007): Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environmental and Experimental Botany* 59: 117–129.

- Roupsard, O., Gross, P., Dreyer, E. (1996): Limitation of photosynthetic activity by CO₂ availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Annales des Sciences Forestières* 53: 243–254.
- Saab, I.N., Sharp, R.E. (1989): Non-hydraulic signals from maize roots in drying soil: Inhibition of leaf elongation but not stomatal conductance. *Planta* 179: 466–474.
- Saccardy, K., Cornic, G., Brulfert, J., Reyss, A. (1996): Effects of drought stress on net CO₂ uptake by leaf *Zea mays* L. cv Adonis. *Planta* 199: 589–595.
- Sacks, M.M., Silk, W.K., Burman, P. (1997): Effect of water stress on cortical cell division rates within the apical meristem of primary roots of maize. *Plant Physiology* 114: 519–527.
- Sainz, M., Díaz, P., Monza, J., Borsani, O. (2010): Heat stress results in loss of chloroplast Cu/Zn superoxide dismutase and increased damage to Photosystem II in combined drought-heat stressed *Lotus japonicus*. *Physiologia Plantarum* 140:46–56.
- Sairam, R.K., Saxena, D.C. (2000): Oxidative stress and antioxidants in wheat genotypes: possible mechanism of water stress tolerance. *Journal of Agronomy and Crop Science* 184: 55–61.
- Sairam, R.K., Srivastava, G.C., Saxena, D.C. (2000): Increased antioxidant activity under elevated temperature: a mechanism of heat stress tolerance in wheat genotypes. *Biologia Plantarum* 43:245–251.
- Salisbury, E. (1927): On the causes and ecological significance of stomatal frequency with special reference to woodland flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society London* 216: 1–65.
- Sammar Raza, M.A., Saleem, M.F., Khan, I.H., Jamil, M., Ijaz, M., Khan, M.A. (2012): Evaluating the drought stress tolerance efficiency of wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Russian Journal of Agricultural and Socio-Economic Sciences* 12: 41–46.
- Samuel, D., Kumar, T.K.S., Ganesh, G., Jayaraman, G., Yang, P.W., Chang, M.M., Trivedi, V.D., Wang, S.L., Hwang, K.C., Chang, D.K., Yu, C. (2000): Proline inhibits aggregation during protein refolding. *Protein Science* 9: 344–352.
- Sánchez, F.J., Andrés, E.F., Tenorio, J.L., Ayerbe, L. (2004): Growth of epicotyls, turgor maintenance and osmotic adjustment in pea plants (*Pisum sativum* L.) subjected to water stress. *Field Crops Research* 86: 81–90.
- Sanchez-Diaz, M., Aguirreolea, J. (1993): Efectos fisiologicos que causa la falta persistente de agua en los cultivos. *Phytoma* 51: 26–36.
- Saranga, Y., Flash, I., Paterson, A.H., Yakir, D. (1999): Carbon isotope ratio in cotton varies with growth stage and plant organ. *Plant Science* 142: 47–56.
- Sarker, B., Hara, M. (2011): Effects of elevated CO₂ and water stress on the adaptation of stomata and gas exchange in leaves of eggplants (*Solanum melongena* L.). *Bangladesh Journal of Botany* 40: 1–8.
- Schachtman, D.P., Gooder, J.Q. (2008): Chemical root to shoot signaling under drought. *Trends in Plant Science* 13: 281–287.
- Schreiber, U., Bilger, W., Neubauer, C. (1994): Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: Schulze, E.D., Caldwell, M.M. (Eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*, Ecological Studies 100: 49–70.
- Schroeder, J.I., Gethyn, J.A., Hugouvieux, V., Kwak, J.M., Waner, D. (2001): Guard cell signal. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 52: 627–658.
- Schulze, E. D. (1986a): Whole-plant responses to drought. *Australian Journal of Plant Physiology* 13: 127–141.
- Schulze, E.D. (1986): Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annual Review of Plant Physiology* 37: 247–274.
- Schulze, E.D. (1991): Water and nutrient interactions with plant water stress. In: Mooney, H.A., Winner, W.E., Pell, E.J. (Eds.). *Response of plants to multiple stresses*, San Diego, Academic Press.

- Schulze, E.-D., Hall, A.E. (1982): Stomatal responses to water loss and CO₂ assimilation rates in plants of contrasting environments. In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.). Encyclopedia of plant physiology. Physiological plant ecology, vol 12B. Springer-Verlag, Berlin, pp. 181–230.
- Schwanz, P., Picon, C., Vivin, P., Dreyer, E., Guehi, J.M., Polle, A. (1996): Response of antioxidative systems to drought stress in pedunculate oak and maritime pine as modulated by elevated CO₂. *Plant Physiology* 110: 393–402.
- Schwanz, P., Polle, A. (2001): Differential stress responses of antioxidative systems to drought in pedunculate oak (*Quercus robur*) and maritime pine (*Pinus pinaster*) grown under high CO₂ concentrations. *Journal of Experimental Botany* 52: 133–143.
- Semane, B., Dupae, J., Cuypers, A., Noben, J.P., Tuomainen, M., Tervahauta, A., Käenlampi, S., Van Belleghem, F., Smeets, K., Vangronsveld, J. (2010): Leaf proteome responses of *Arabidopsis thaliana* exposed to mild cadmium stress. *Journal of Plant Physiology*: 167: 247–254.
- Sgherri, C.L.M., Navari-Izzo, F. (1995): Sunflower seedlings subjected to increasing water deficit stress: oxidative stress and defence mechanisms. *Physiologia Plantarum* 93: 25–30.
- Shangguan, Z., Shao, M., Dyckmans, J. (1999): Interaction of osmotic adjustment and photosynthesis in winter wheat under soil drought. *Journal of Plant Physiology* 154: 753–758.
- Shao, H.B., Chu, L.Y., Jaleel, C.H., Zhao, C.X. (2008a): Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331: 215–225.
- Shao, H.B., Chu, L.Y., Shao, M.A., Abdul Jaleel, C., Hong-Mei, M. (2008): Higher plant antioxidants and redox signaling under environmental stresses. *Comptes Rendus Biologies* 331: 433–441.
- Shao, H.B., Chu, L.Y., Wu, G., Zhang, J.H., Lu, Z.H., Hu, Y.C. (2007): Changes of some anti-oxidative physiological indices under soil water deficits among 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at tillering stage. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 54: 143–149.
- Sharkey, T.D. (1990): Water stress effects on photosynthesis. *Photosynthetica* 24: 651–656.
- Sharkey, T.D., Seemann, J.R. (1989): Mild water stress effects on carbon reduction-cycle intermediates, ribulose biphosphate carboxylase activity, and spatial homogeneity of photosynthesis in intact leaves. *Plant Physiology* 89: 1060–1065.
- Sharma, P., Jha, A.B., Dubey, R.S., Pessarakli, M. (2012): Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *Journal of Botany*, Article ID 217037.
- Sharp, R.E., Davies, W.J. (1989): Regulation of growth and development of plants growing with a restricted supply of water. In: Jones, H.G., Flowers, T.L., Jones, M.B. (Eds.). *Plants Under Stress*, Cambridge: Cambridge University Press, pp. 71–93.
- Sharp, R.E., LeNoble, M.E. (2002): ABA, ethylene and central of shoot and root growth under water stress. *Journal of Experimental Botany* 53: 33–37.
- Shi, Y., Wang, Y., Li, W., Gao, S., Li, X. (2007): Effects of water stress on soluble protein, soluble sugar, and proline content in *Tamarix hispida*. *Journal of Xinjiang Agricultural University* 30: 5–8.
- Siddique, M.R.B., Hamid, A., Islam, M.S. (1999): Drought stress effects on photosynthetic rates and leaf gas exchange of wheat. *Botanical Bulletin-Academia Sinica* 40: 141–145.
- Siefermann-Harms, D. (1987): The light-harvesting and protective functions of carotenoids in photosynthetic membranes. *Physiologia Plantarum* 69: 561–568.
- Siemens, J.A., Zwiazek, J.J. (2003): Effects of water deficit stress and recovery on the root water relations of trembling aspen (*Populus tremuloides*) seedlings. *Plant Science* 165: 113–120.
- Simon, L.M., Fatrai, Z., Jonas, D.E., Matkovics, B. (1974): Study of metabolism enzymes during the development of *Phaseolus vulgaris*. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen* 166: 387–392.

- Simon, L.M., Fatrai, Z., Jonas, D.E., Matkovics, B. (1974): Study of metabolism enzymes during the development of *Phaseolus vulgaris*. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen* 166: 389 – 393.
- Sinclair, T.R., Tanner, C.B., Bennett, J.M. (1984): Water-use efficiency in crop production. *Bioscience* 34: 36–40.
- Sinha, S.K., Nicholas, J. (1981): Nitrate reductase. In: Paleg, L.G., Aspinall, D. (Eds.). *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. Academic Press, London, pp. 145–169.
- Skotnica, J., Matoušková, M., Nauš, J., Lazar, D., Dvořák, L. (2000): Thermoluminescence and fluorescence study of changes in Photosystem II photochemistry in desiccating barley leaves. *Photosynthesis Research* 65: 29–40.
- Smirnoff, N., Wheeler, G.L. (2000): Ascorbic acid in plants: biosynthesis and function. *Critical Reviews in Plant Sciences* 19: 267–290.
- Smith, B.N., Harris, L.C., McCarlie, V.W., Stradling, D.L., Thygeson, T., Walker, J., Criddle, R.S., Hansen, L.D. Part I Plants/Crops Growth Responses to Environmental Factors and Climatic Changes, In: (Eds. Pessaraki, M.) *Handbook of plant and crop physiology*, Second edition, Marcel Dekker, Inc. 2002. 1–12.
- Socias, X., Correia, M.J., Chaves, M.M., Medrano, H. (1997): The role of abscisic acid and water relations in drought responses of subterranean clover. *Journal of Experimental Botany* 48: 1281–1288.
- Sofa, A., Dichio, B., Xiloyannis, C., Masia, A. (2004): Effects of different irradiance levels on some antioxidant enzymes and on malondialdehyde content during rewatering in olive tree. *Plant Science* 166: 293–302.
- Somers, D.A., Kuo, T.M., Kleinhofs, A., Warner, R.L., Oaks, A. (1983): Synthesis and degradation of barley nitrate reductase. *Plant Physiology* 72: 949–952.
- Sonesson, K. (1999): Oak decline in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 368–375.
- Sonesson, K. (1999): Oak decline in southern Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14: 368–375.
- Souch, C.A., Stephens, W. (1998): Growth, productivity and water use in three hybrid poplar clones. *Tree Physiology* 18: 829–835.
- Spence, R.D., Wu, H., Sharpe, P.J.H., Clark, K.G. (1986): Water stress effects on guard cell anatomy and the mechanical advantage of the epidermal cells. *Plant, Cell and Environment* 9: 197–202.
- Sperdoui, I., Moustakas, M. (2012): Spatio-temporal heterogeneity in *Arabidopsis thaliana* leaves under drought stress. *Plant Biology* 14: 118–128.
- Stanković, Ž., Petrović, M., Krstić, B., Erić, Ž. (2006): *Fiziologija biljaka*. Prirodno-matematički fakultet, Departman za biologiju i ekologiju, Novi Sad.
- Stefanović, V., V. Beus, V., Burlica, Č., Dizdarević, H., Vukorep, I. (1983): *Ekološko-vegetacijska rejonizacija Bosne i Hercegovine*, Sarajevo, Šumarski fakultet, Posebna izdanja br. 17.
- Stefanović, V., (1986): *Fitocenologija sa pregledom šumskih fitocenoza Jugoslavije*, Svjetlost OOUR Zavod za udžbenike i nastavna sredstva, Sarajevo.
- Stenglein, S.A., Arambarri, A.M., Vizgarra, O.N., Balatti, P.A. (2004): Micromorphological variability of leaf epidermis in Mesoamerican common bean (*Phaseolus vulgaris*, Leguminosae). *Australian Journal of Botany* 52: 73–80.
- Stedle, E., Meshceryakov, A. (1996): Hydraulic and osmotic properties of oak roots. *Journal of Experimental Botany* 47: 387–401.
- Stoll, M., Loveys, B., Dry, P. (2000): Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany* 51: 1627–1634.
- Struve, D.K., Ferrini, F., Fini, A., Pennati, L. (2009): Relative growth and water use of seedlings from three Italian *Quercus* species. *Arboriculture and Urban Forestry* 35: 113–121.

- Subrahmanyam, D., Subash, N., Haris, A., Sikka, A.K. (2006): Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica* 44: 125–129.
- Szepesi, A. (1997): Forest health status in Hungary. *Environmental Pollution* 98: 393–398.
- Tahir, M.H.N., Imran, M., Hussain, M.K. (2002): Evaluation of sunflower (*Helianthus annuus* L.) inbred lines for drought tolerance. *International Journal of Agriculture and Biology* 3: 398–400.
- Taiz, L., Zeiger, E. (2002): *Plant physiology*, third edition. Sinauer Associates, Sunderland, MA. 690 pps.
- Talbott, L.D., Zeiger, E. (1998): The role of sucrose in guard cell osmoregulation. *Journal of Experimental Botany* 49: 329–337.
- Tardieu, F., Davies, W.J. (1992): Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiology* 98: 540–545.
- Tardieu, F., Katerjil, N., Bethenod, O., Zhang, J., Davies, W.J. (1991): Maize stomatal conductance in the field: its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. *Plant, Cell and Environment* 14: 121–126.
- Tatić, B., Blečić, V. (2002): *Sistematika i filogenija viših biljaka*. Zavod za udžbenike i nastavna sredstva, Beograd, pp. 206–207.
- Taulavuori, E., Hellström, E., Taulavuori, K., Laine, K. (2001): Comparison of two methods used to analyse lipid peroxidation from *Vaccinium myrtillus* during snow removal, reacclimation and cold acclimation. *Journal of Experimental Botany* 52: 2375–2380.
- Taylor, N.L., Tan, Y.F., Jacoby, R.P., Millar, A.H. (2009): Abiotic environmental stress induced changes in the *Arabidopsis thaliana* chloroplast, mitochondria and peroxisome proteomes. *Journal of Proteomics* 72: 367–368.
- Tenhunen, J.D., Percy, R.W., Lange, O.L. (1987): Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. In: Zeiger, E., Farquhar, G.D., Cowan, I.R. (Eds.). *Stomatal function*, Stanford University Press, pp. 323–351.
- Teramura, A.H. (1983): Effects of UV-B radiation on the growth and yield of crops. *Physiol. Plantarum* 58: 415–427.
- Terashima, I., Wong, S.C., Osmond, C.B., Farquhar, G.D. (1988): Characterization of non-uniform photosynthesis induced by abscisic acid in leaves having different mesophyll anatomies. *Plant and Cell Physiology* 29: 385–394.
- Teskey, R.O., Fites, J.A., Samuelson, L.J., Bongarten, B.C. (1986): Stomatal and non-stomatal limitations to net photosynthesis in *Pinus taeda* L. under different environmental conditions. *Tree Physiology* 2: 131–142.
- Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D., Lawlor, D.W. (1999): Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* 401: 914–917.
- Thakur, P.S. (1990): Different physiological responses of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars to drought. *Acta Physiologiae Plantarum* 12: 175–182.
- Thankamani, C.K., Chempakam, B., Ashokan, P. (2003): Water stress induced changes in enzymatic activities and lipid peroxidation in black pepper (*Piper nigrum*). *Journal of Medicinal and Aromatic Plant Sciences* 25: 646–650.
- Thomas, F.M., Blank, R., Hartman, G. (2002): Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology* 32: 277–307.
- Thomas, H. (1986): Characteristics of *Dactylis glomerata* L., *Lolium perenne* L. and *L. multiflorum* Lam. plants. *Annals of Botany* 57: 211–223.
- Toivonen, P., Vidaver, W. (1988): Variable chlorophyll a fluorescence and CO₂ uptake in water stressed white spruce seedlings. *Plant Physiology* 86: 744–748.
- Trudić, B., Radović, S., Galović, V., Jovanović, Ž., Stanisavljević, N. (2012): Molekularni mehanizmi odgovora drvenastih vrsta biljaka na abiotički stres. *Topola* 189/190: 67–86.

- Tschaplinski, T.J., Blake, T.J. (1989): Water relations, photosynthetic capacity, and root/shoot partitioning of photosynthetic as determinants of productivity in hybrid poplar. *Canadian Journal of Botany* 67: 1689–1697.
- Tschaplinski, T.J., Tuskan, G.A., Gebre, D.E., Todd, D.E. (1998): Drought resistance of two hybrid *Populus* clones grown in a large-scale plantation. *Tree Physiology* 18: 653–658.
- Tschaplinski, T.J., Tuskan, G.A., Gunderson, C.A. (1994): Water-stress tolerance of black cottonwood and eastern cottonwood clones and four of their hybrid progeny. I. Growth, water relations and gas exchange. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 364–371.
- Tsugane, K., Kobayashi, K., Niwa, Y., Ohba, Y., Wada, K., Kobayashi, H. (1999): A recessive Arabidopsis mutant that grows photoautotrophically under salt stress shows enhanced active oxygen detoxification. *The Plant Cell* 11: 1195–1206.
- Turner, N.C. (1986): Crop water deficits: a decade of progress. *Advances in Agronomy* 39: 1–51.
- Tuskan, G.A., DiFazio, S., Jansson, S., Bohlmann, J., Grigoriev, I., Hellsten, U., Putnam, N., Ralph, S., Rombauts, S., Salamov, A., Schein, J., Sterck, L., Aerts, A., Bhalerao, R.R., Bhalerao, R.P., Blaudez, D., Boerjan, W., Brun, A., Brunner, A., Busov, V., Campbell, M., Carlson, J., Chalot, M., Chapman, J., Chen, G.-L., Cooper, D., Coutinho, P.M., Couturier, J., Covert, S., Cronk, Q., Cunningham, R., Davis, J., Degroeve, S., Déjardin, A., dePamphilis, C., Detter, J., Dirks, B., Dubchak, I., Duplessis, S., Ehlting, J., Ellis, B., Gendler, K., Goodstein, D., Gribskov, M., Grimwood, J., Groover, A., Gunter, L., Hamberger, B., Heinze, B., Helariutta, Y., Henrissat, B., Holligan, D., Holt, R., Huang, W., Islam-Faridi, N., Jones, S., Jones-Rhoades, M., Jorgensen, R., Joshi, C., Kangasjärvi, J., Karlsson, J., Kelleher, C., Kirkpatrick, R., Kirst, M., Kohler, A., Kalluri, U., Larimer, F., Leebens-Mack, J., Leplé, J.-C., Locascio, P., Lou, Y., Lucas, S., Martin, F., Montanini, B., Napoli, C., Nelson, D.R., Nelson, C., Nieminen, K., Nilsson, O., Pereda, V., Peter, G., Philippe, R., Pilate, G., Poliakov, A., Razumovskaya, J., Richardson, P., Rinaldi, C., Ritland, K., Rouzé, P., Ryaboy, D., Schmutz, J., Schrader, J., Segerman, B., Shin, H., Siddiqui, A., Sterky, F., Terry, A., Tsai, E., Uberbacher, P., Unneberg, J., Vahala, K., Wall, S., Wessler, G., Yang, T., Yin, C., Douglas, C.-J., Marra, M., Sandberg, G., Van de Peer, Y., Rokhsar, D. (2006): The genome of black cottonwood, *Populus trichocarpa* (Torr. & Gray). *Science* 313: 1596–1604.
- Vahdati, K., Lotfi, N. (2013): Abiotic stress tolerance in plants with emphasizing on drought and salinity stresses in walnut, In: Vahdati, K., Leslie, C. (Eds.) *Abiotic Stress-Plant Responses and Applications in Agriculture*, InTech, pp. 307–365.
- Valentini, R., Scarascia Mugnozza, G., Giordano, E., Vannini, A. (1992): Water relations of Mediterranean oaks. Possible influences on their dieback. *Proc International Congress "Recent Advances in Studies on Oak Decline"*, Selva di Fasano, Brindisi, Italy, pp. 439–446.
- Van Hess (1997): Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L) and beech (*Fagus sylvatica* L) seedlings in relation to shading and drought. *Annals of Forest Science* 54: 9–18.
- 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: 521–524.
- Vassileva, V., Signarbieux, C., Anders, I., Feller, U. (2011): Genotypic variation in drought stress response and subsequent recovery of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Plant Research* 124: 147–154.
- Vendruscolo, E.C., Schuster, I., Pileggi, M., Scapim, C.A., Molinari, H.B., Marur, C.J., Vieira, L.G. (2007): Stress-induced synthesis of proline confers tolerance to water deficit in transgenic wheat. *Journal of Plant Physiology* 164: 1367–1376.
- Verbruggen, N., Hermans, C. (2008): Proline accumulation in plants: a review. *Amino Acids* 35: 753–759.
- Verma, S., Mishra, S.N. (2005): Putrescine alleviation of growth in salt stressed *Brassica juncea* by inducing antioxidative defense system. *Journal of Plant Physiology* 162: 669–677.

- Verslues, P.E., Agarwal, M., Katiyar-Agarwal, S., Zhu, J., Zhu, J.K. (2006): Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *The Plant Journal* 45: 523–539.
- Vivin, P., Aussenac, G., Levy, G. (1993): Differences in drought resistance among 3 deciduous oak species grown in large boxes. *Annals of Forest Science* 50: 221–233.
- Wahid, A. (2007): Physiological implications of metabolites biosynthesis in net assimilation and heat stress tolerance of sugarcane sprouts. *Journal of Plant Research* 120: 219–228.
- Wahid, A., Ghazanfar, A. (2006): Possible involvement of some secondary metabolites in salt tolerance of sugarcane. *Journal of Plant Physiology* 163: 723–730.
- Wellburn, A.R. (1994): The special determination of Chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144: 307–313.
- Wettstein D von (1975) Chlorophyll-letale und der submikroskopische Formwechsel der Plastiden. *Experimental Cell Research* 12: 427–506.
- Wilkinson, S. (1999): pH as a stress signal. *Plant Growth Regulation* 29: 87–99.
- Wille, A., Lucas, W. (1984): Ultrastructural and histochemical studies on guard cells. *Planta* 160: 129–142.
- Willmer, C., Fricker, M.D. (1996): *Stomata*. London: Chapman and Hall.
- Wong, S.C., Cowan, I.R., Farquhar, G.D. (1979): Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282: 424–426.
- Woo, N.S., Badger, M.R., Pogson, B.J. (2008): A rapid, non-invasive procedure for quantitative assessment of drought survival using chlorophyll fluorescence. *Plant Methods* 4: 27.
- Woodward, F.I. (1987): Stomata numbers are sensitive to increase in CO₂ from preindustrial levels. *Nature* 327: 617–618.
- Wu, Q.S., Xia, R.X., Zou, Y.N. (2008): Improved soil structure and citrus growth after inoculation with three arbuscular mycorrhizal fungi under drought stress. *European Journal of Soil Biology* 44: 122–128.
- Wu, Y., Cosgrove, D.J. (2000): Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany* 51: 1543–1553.
- Wuenschel, J.E., Kozlowski, T.T. (1971): Relationship of gas-exchange resistance to tree-seedling ecology. *Ecology* 52: 1016–1023.
- Wullschlegel, S.D., Yin, T.M., DiFazio, S.P., Tschaplinski, T.J., Gunter, L.E., Davis, M.F., Tuskan, G.A. (2005): Phenotypic variation in growth and biomass distribution for two advanced-generation pedigrees of hybrid poplar. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 1779–1789.
- Wyckoff, G., Zasada, J. (2003): *Populus L.* URL <http://wpsm.net/Populus.pdf>. March 18.
- Xiao, X., Xu, X., Yang, F. (2008): Adaptive responses to progressive drought stress in two *Populus cathayana* populations. *Silva Fennica* 42: 705–719.
- Xiao, X., Yang, F., Zhang, S., Korpelainen, H., Li, C. (2009): Physiological and proteomic responses of two contrasting *Populus cathayana* populations to drought stress. *Physiologia Plantarum* 136: 150–168.
- Xiong, L., Zhu, J.K. (2002): Molecular and genetic aspects of plant response to osmotic stress. *Plant, Cell and Environment* 25: 131–139.
- Xu, X., Peng, G., Wu, C., Korpelainen, H., Li, C. (2008): Drought inhibits photosynthetic capacity more in females than in males of *Populus cathayana*. *Tree Physiology* 28: 1751–1759.
- Xu, Z.Z., Zhou, G.S. (2005): Effects of water stress and nocturnal temperature on carbon allocation in the perennial grass, *Leymus chinensis*. *Physiologia Plantarum* 123: 272–280.
- Yamamoto, H.Y., Bassi, R. (1996): Carotenoids: localization and function Oxygenic Photosynthesis-The light Reactions. Kluwer Academic Publisher, 539–563.

- Yan, S.P., Zhang, Q.Y., Tang, Z.C., Su, W.A., Sun, W.N. (2006): Comparative proteomic analysis provides new insights into chilling stress responses in rice. *Molecular and Cellular Proteomics* 5: 484–496.
- Yancey, P.H., Clark, M.E., Hand, S.C., Bowlus, R.D., Somero, G.N. (1982): Living with water stress: evolution of osmolyte systems. *Science* 217: 1214–1222.
- Yang, F., Miao, L.F. (2010): Adaptive responses to progressive drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Silva Fennica* 44: 23–37.
- Yang, F., Wang, Y., Miao, L.-F. (2010): Comparative physiological and proteomic responses to drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Physiologia Plantarum* 139: 388–400.
- Yang, F., Xiao, X., Zhang, S., Korpelainen, H., Li, C. (2009a): Salt stress responses in *Populus cathayana* Rehder. *Plant Science* 176: 669–677.
- Yang, F., Xu, X., Xiao, X., Li, C. (2009): Responses to drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Biologia Plantarum* 53: 511–516.
- Yang, H.M., Wang, G.X. (2001): Leaf stomatal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO₂ enrichment. *Acta Phytoecologica Sinica* 25: 312–316.
- Yang, H.M., Zhang, X.Y., Wang, G.X. (2004): Relationships between stomatal character, photosynthetic character and seed chemical composition in grass pea at different water availabilities. *Journal of Agricultural Science* 142: 675–681.
- Yang, J., Jonathan, W., Zhu, Q., Peng, Z. (1995): Effect of water deficit stress on the stomatal frequency, stomatal conductance and abscisic acid in rice leaves. *Acta Agronomica Sinica* 21: 533–539.
- Yang, X. (2006): Tolerance of photosynthesis hybridization line and its parents grown under field conditions. *Plant Science* 171: 389–397.
- Yang, Y., Yao, Y., Xu, G., Li, C. (2005): Growth and physiological responses to drought and elevated ultraviolet-B in two contrasting populations of *Hippophae rhamnoides*. *Physiologia Plantarum* 124: 431–440.
- Yao, X., Chu, J., Liang, L., Geng, W., Li, J., Hou, G. (2012): Selenium improves recovery of wheat seedlings at rewatering after drought stress. *Russian Journal of Plant Physiology* 59: 701–707.
- Yin, C., Duan, B., Wang, X., Li, C. (2004): Morphological and physiological responses of two contrasting Poplar species to drought stress and exogenous abscisic acid application. *Plant Science* 167: 1091–1097.
- Yin, C., Pang, X., Lei, Y. (2009): *Populus* from high altitude has more efficient protective mechanisms under water stress than from low-altitude habitats: a study in greenhouse for cuttings. *Physiologia Plantarum* 137: 22–35.
- Yin, C., Peng, Y., Zang, R., Zhu, Y., Li, C. (2005a): Adaptive responses of *Populus kangdingensis* to drought stress. *Physiologia Plantarum* 123: 445–451.
- Yin, C., Wang, X., Duan, B., Luo, J., Li, C. (2005): Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric *Populus* species as affected by water stress. *Environmental and Experimental Botany* 53: 315–322.
- Yin, C.Y., Berninger, F., Li, C.Y. (2006): Photosynthetic responses of *Populus przewalski* subjected to drought stress. *Photosynthetica* 44: 62–68.
- Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, A. (2000): Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica* 38: 171–186.
- Yordanov, I., Velikova, V., Tsonev, T. (2003): Plant responses to drought and stress tolerance. *Bulgarian Journal of Plant Physiology Special Issue*: 187–206.
- Zhang, J., Kirkham, M.B. (1996): Antioxidant response to drought in sunflower and sorghum seedlings. *New Phytologist* 132: 361–373.

- Zhang, M., Duan, L., Zhai, Z., Li, J., Tian, X., Wang, B., He, Z., Li, Z. (2004a): Effects of plant growth regulators on water deficit-induced yield loss in soybean. Proceedings of the 4th International Crop Science Congress, Brisbane, Australia.
- Zhang, X., Wu, N., Li, C. (2005): Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents. *Journal of Arid Environments* 60: 567–579.
- Zhang, X., Zang, R., Li, C. (2004): Population differences in physiological and morphological adaptations of *Populus davidiana* seedlings in response to progressive drought stress. *Plant Science* 166: 791–797.
- 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 Agronomica Sinica* 32: 70–75.
- Zhu, J.K. (2002): Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology* 53: 247–273.
- Zlatev, Z.S., Yordanov, I.T. (2004): Effects of soil drought on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in bean plants. *Bulgarian Journal of Plant Physiology* 30: 3–18.
- Zsuffa, L., Giordano, E., Pryor, L.D., Stettler, R.F. (1996): Trends in poplar culture: some global and regional perspectives. In: Stettler, R.F., Bradshaw, H.D.Jr., Heilman, P.E., Hinckley, T.M. (Eds.). *Biology of Populus and its implications for management and conservation, Part II*, Ch. 19. Ottawa, Canada: NRC Research Press, National Research Council of Canada, pp. 515–539.

Elektronske reference

http://fr.wikipedia.org/wiki/Peuplier_noir

http://en.wikipedia.org/wiki/Quercus_robur

http://ville-saint-sylvain-anjou.fr/foret-enfants/Quercus_cerris_1.1.htm

Fizički opis rada: FO	Broj poglavlja: 8; strana: 179; lit.citata: 602 tabela: 33; slika: 13; grafikona: 54; priloga: 0
Naučna oblast: NO	Ekologija
Naučna disciplina: ND	Fiziologija biljaka, ekofiziologija
Predmetna odrednica/Ključne reči: PO	klonovi crne topole, populacije hrasta lužnjaka i cera, vodni deficit, oporavak, vlažnost zemljišta, morfo-anatomske, fiziološke i biohemijske parametri, tolerancija na vodni deficit
UDK Čuva se: ČU	U biblioteci Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom, Sadu 21000 Novi Sad, Trg D. Obradovića 3, Srbija
Važna napomena: VN	Nema
Izvod: IZ	<p>U radu je ispitan uticaj vodnog deficita na fiziološke osobine klonova crne topole i populacija hrasta lužnjaka i cera, kao i mogućnost oporavka ovih biljaka nakon ponovnog uspostavljanja optimalnog vodnog režima. Cilj istraživanja je bio da se ukaže na potencijal ispitivanih genotipova topole i hrastova za opstanak u promenljivim uslovima životne sredine, u skladu sa aktuelnim klimatskim promenama koje uključuju smanjenje količine padavina i ograničenu dostupnost vode. Dobijeni rezultati su pokazali specifično variranje ispitivanih morfo-anatomskih, fizioloških i biohemijskih parametara koje je zavisilo od momentalne vlažnosti zemljišta na primenjenom tretmanu (kontrola, suša praćena oporavkom, konstantna suša) i od genotipa biljke.</p> <p>Negativan uticaj vodnog deficita na tretmanu konstantne suše je u najmanjoj meri bio ispoljen na rastenje klona topole X/32, populaciju hrasta lužnjaka L1 i populaciju hrasta cera C1. Indeks tolerancije na stres izračunat na osnovu visine biljke (PHSI) takođe je potvrdio dobru morfološku prilagođenost pomenutih genotipova na uslove suše. Dobijene vrednosti indeksa stoma ukazuju da vodni status ispitivanih populacija hrastova nije bio naročito pogođen vodnim deficitom na sušnim tretmanima.</p> <p>Tretman konstantne suše je u oba oglada</p>

doveo do najvećeg smanjenja vrednosti parametara razmene gasova kod skoro svih genotipova. S druge strane, primenjeni sušni tretmani nisu usloveli smanjenje sadržaja fotosintetičkih pigmenata, kao ni parametra Fv/Fm, kod većine ispitivanih biljaka. U odnosu na kontrolu, sadržaj prolina u listovima ispitivanih biljaka na tretmanu konstantne suše bio je značajno povećan, a aktivnost enzima nitrat-reduktaze značajno smanjena, kod većine genotipova.

Genotipovi kod kojih u uslovima jakog vodnog deficita nije došlo do značajne promene većine ispitivanih morfo-anatomskih, fizioloških i biohemijskih parametara mogu biti od velike važnosti kad je u pitanju njihov odabir i upotreba za uspešno pošumljavanje sušnih staništa, kojih će biti sve više usled negativnog uticaja brojnih ekoloških činilaca nastalih kao posledica klimatskih promena.

Datum prihvatanja teme od NN veća: 23.12.2013.
DP

Datum odbrane:
DO

Članovi komisije:
KO

Predsednik: dr Slobodanka Pajević, redovni profesor
Univerzitet u Novom Sadu,
Prirodno-matematički fakultet

Član (Mentor): dr Nataša Nikolić, vanredni profesor,
Univerzitet u Novom Sadu,
Prirodno-matematički fakultet

Član: dr Milan Borišev, docent,
Univerzitet u Novom Sadu,
Prirodno-matematički fakultet

Član: dr Ivana Maksimović, redovni profesor
Univerzitet u Novom Sadu,
Poljoprivredni fakultet

Član: dr Srđan Stojnić, naučni saradnik
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

Mirjana Topić

Menthor:

MN

Professor Nataša Nikolić, PhD, University of Novi Sad, Faculty of Science

Title:

TI

Physiological aspects of resistance of common oak (*Quercus robur* L.), the Turkey oak (*Quercus cerris* L.) and black poplar (*Populus nigra* L.) under conditions of water deficit

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:

PY

2015.

Publisher:

PU

Author's reprint

Publication place:
PP Novi Sad, Department of Biology and Ecology,
Faculty of Sciences, Trg Dositeja Obradovica 2

Physical description:
PD Chapters: 8; Pages: 179; References: 602; Tables:
33; Figures:13; Charts: 54

Scientific field:
SF Ecology

Scientific discipline:
SD Plant Physiology, Ecophysiology

Subject/Key words:
SKW black poplar clones, populations of pedunculate
oak and the Turkey oak, water deficit, recovery,
soil humidity, morpho-anatomical, physiological
and biochemical parameters, tolerance to water
deficit

UC:
Holding data:
HD Faculty of Science Library, 21000 Novi Sad, Trg
D. Obradovica 3, Serbia

Note:
N No

Abstract:
AB The impact of water deficit and recovery on
physiological features of the black poplar clones, as
well as of the oaks populations were analyzed. The
aim of this research was to indicate the potential of
the studied genotypes for survival under changing
environmental conditions, in accordance with
current climate changes, which include the
reduction in amount of rainfall and limited water
availability. Obtained results have shown a specific
variation of studied morpho-anatomical,
physiological and biochemical parameters which
depended on soil humidity on the applied treatment
(control, drought followed by recovery and
permanent drought), as well as on plant genotype.
Water deficit on permanent drought treatment
had little negative effect on plant growth of poplar
clone X/32, as well as oak populations L1 and C1.
Plant height stress tolerance index also confirmed
good morphological adaptation to drought of these
genotypes. Stomatal index was not negatively
affected by water deficit in oak plants.
In both experiments, a permanent drought
treatment led to the largest reduction in the values
of gas exchange parameters in almost all
genotypes. On the other hand, concentration of

photosynthetic pigments was not considerably decreased in plants exposed to water deficit, as well as the parameter Fv/Fm, in most examined plants. Compared to the control, the impact of permanent drought treatment on biochemical parameters was expected, in the most cases. Compared to the control, proline content in leaves of most examined genotypes was significantly increased on permanent drought treatment, while nitrate reductase activity was significantly decreased.

Examined genotypes exhibiting slight or no reduction in values of the most examined parameters during severe drought stress, could be used for afforestation in arid sites. Arid habitats appeared to be more numerous due to the effects of global climate changes.

Accepted by the Scientific Board on: 23 December 2013
ASB

Defended:
DE

Thesis defend board:
DB
(Degree/name/surname/title/faculty)

President: dr Slobodanka Pajević, full professor
University of Novi Sad, Faculty of Science

Member (mentor): dr Nataša Nikolić, associate professor
University of Novi Sad, Faculty of Science

Member: dr Milan Borišev, assistant professor
University of Novi Sad, Faculty of Science

Member: dr Ivana Maksimović, full professor
University of Novi Sad, Faculty of Agriculture

Member: dr Srđan Stojnić, research associate
University of Novi Sad, Institute of Lowland
Forestry and Environment

BIOGRAFIJA AUTORA



Mirjana Topić rođena je 28.05.1985. godine u Zrenjaninu gde je završila osnovnu školu i gimnaziju. Na Prirodno-matematičkom fakultetu Univerziteta u Novom Sadu diplomirala je 2008. godine, kao prvi student na smeru profesor biologije, u svojoj generaciji. Iste godine je upisala master studije, profesorski modul, koje je završila u roku, sa prosečnom ocenom 9,14. Tokom master studija, kao istraživač pripravnik, bila je angažovana u izvođenju nastave iz metodičkih predmeta na Katedri za humanu biologiju i metodiku nastave biologije. Doktorke studije iz ekologije, na Prirodno-matematičkom fakultetu

u Novom Sadu upisala je 2009. god. na predmetu Fiziologija biljaka. Tokom studija, radila je kao profesor biologije u nekoliko osnovnih škola i gimnazija u Novom Sadu i Zrenjaninu. Koautor je udžbenika Biologija za 7. razred osnovne škole, u izdanju izdavačke kuće Gerundijum. Do sada je objavila 5 naučnih radova kao autor ili koautor u domaćim i stranim časopisima, od toga 2 rada u međunarodnim časopisima sa SCI liste. Govori, čita i piše engleski jezik.

Novi Sad, 18.05.2015.

MSc Mirjana Topić
