

UNIVERZITET U BEOGRADU

BIOLOŠKI FAKULTET

Dražen D. Vicić

Adaptivni odgovor vrsta *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörfl., *Cheilanthes marantae* (L.) Domin. i *Seseli rigidum* Waldst. et Kit. na fizičko-hemijske uslove serpentinskog zemljišta

doktorska disertacija

Beograd, 2014.

UNIVERSITY OF BELGRADE

FACULTY OF BIOLOGY

Dražen D. Vicić

**Adaptive response of *Halacsya
sendtneri* (Boiss.) Dörfl., *Cheilanthes
marantae* (L.) Domin. and *Seseli rigidum
Waldst. et Kit.* to physical and chemical
conditions of serpentine soil**

doctoral dissertation

Belgrade, 2014

MENTORI:

dr Marko Sabovljević, vanredni profesor
Biološki fakultet
Univerzitet u Beogradu

dr Milovan Stoilković, viši naučni saradnik
Institut za nuklearna istraživanja „Vinča“
Univerzitet u Beogradu

ČLANOVI KOMISIJE:

dr Branka Stevanović, redovni profesor u penziji
Biološki fakultet
Univerzitet u Beogradu

DATUM ODBRANE:

Zahvalnica

Na ovom mestu želim da izrazim zahvalnost dr Branki Stevanović, redovnom profesoru Biološkog fakulteta u penziji, koja mi je pružala podršku, podsticaj i inspiraciju tokom celokupnog školovanja na Biološkom fakultetu. Neizmerna mi je čast i zadovoljstvo bilo saradivati sa njom na pitanjima ekologije biljaka koja nas oboje interesuju. Veliku zahvalnost za odličnu komunikaciju, razumevanje i efikasan rad uputio bih mentorima: vanrednom profesoru na Biološkom fakultetu Marku Sabovljeviću, i višem naučnom saradniku Instituta za nuklearne nauke "Vinča" Milovanu Stoilkoviću.

Za saradnju i motivaciju zahvalan sam svim kolegama sa Fakulteta za ekologiju i zaštitu životne sredine, kolegi dr Nenadu Bojatu za inicijativu u naučno-istraživačkom radu, dr Jordani Ninkov iz laboratorije za zemljište Instituta za ratarstvo i povrtarstvo u Novom Sadu, Ryan-u O'Dell-u za savete i pomoć pri pisanju jednog naučnog rada. Zahvalnost upućujem i brojnim kolegama sa katedre za Ekologiju i geografiju biljaka Biološkog fakulteta, koji su mi uvek nesebično izlazili u susret, posebno Tamari Rakić, Dmitru Lakušiću, Vladimiru Stevanoviću, Ivani Živković, Neveni Kuzmanović, Jasmini Šinžar-Sekulić, Evi Kabaš, Maji Lazarević, Gordani Tomović, Veri Batanjski i drugima. Hvala kolegama i kolegamicama iz Laboratorije za fizičku hemiju Instituta za nuklearne nauke "Vinča", uz čiju pomoć sam uradio ogroman deo istraživanja: Banetu Nastasijeviću, Miri Pavlović, Leli Savić, Milošu Momčiloviću.

Hvala porodici na poverenju, podršci i motivaciji.

**Adaptivni odgovor vrsta *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörf.,
Cheilanthes marantae (L.) Domin. i *Seseli rigidum* Waldst. et Kit.
na fizičko-hemijske uslove serpentinitiskog zemljišta**

REZIME

Raznovrsne klimatske, orografske, hidrološke i geološke odlike Balkanskog poluostrva učinile su njegov ekosistemski diverzitet izuzetno velikim i kompleksnim. Ukupnoj raznovrsnosti flore na Balkanskom poluostrvu značajno doprinosi i velika zastupljenost disjunktnih serpentinitiskih staništa. Plitko, eroziji i suši podložno serpentinitisko zemljište odlikuje se višestruko većim sadržajem magnezijuma u odnosu na kalcijum, nedovoljnom količinom neophodnih mineralnih nutrijenata (N, P, K) i visokom koncentracijom teških metala (Ni, Cr, i Co). Vegetacija serpentinitiskih staništa je siromašna, slabo-produktivna, proređena, spore i specifične sukcesije. Iako su serpentinitiska staništa generalno sličnih osobina širom sveta, ipak su međusobno vrlo heterogena, kao što su različiti i adaptivni odgovori biljaka koje na njima rastu.

Istraživanja u okviru ove doktorske disertacije obavljena su na tri serpentinitiska lokaliteta u zapadnoj Srbiji: Brđanska klisura, klisura Đetinje i Ravnik. Studija je obuhvatila analizu fizičko-hemijskih karakteristika zemljišta, kao i analizu ekofizioloških odlika serpentinofilnih biljaka *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörf., *Cheilanthes marantae* (L.) Domin. i *Seseli rigidum* Waldst. et Kit. Ove tri biljne vrste se međusobno ekološki razlikuju, pre svega po afinitetu i vezanosti za serpentinitiska staništa. *Halacsya sendtneri* (Boraginaceae) je dikotiledona cvetnica, endemična obligatna serpentinofitna; *Cheilanthes marantae* (Pteridaceae) je kserofilna poikilohidrična paprat, indikatorska serpentinofitna; *Seseli rigidum* (Apiaceae) je dikotiledona cvetnica označena kao fakultativna serpentinofitna s obzirom da raste i na serpentinitiskim i na krečnjačkim zemljištima. *Seseli rigidum* je uporedo ispitivana na serpentinitiskom zemljištu, kao i na krečnjačkom zemljištu na lokalitetu Ovčar Banja.

Na sva četiri staništa (tri serpentinitiska i jedno krečnjačko) određene su sledeće odlike zemljišta: granulometrijski sastav, pH vrednost, vodni kapacitet, kapacitet razmene katjona, količina kalcijum-karbonata, količina organske supstance, koncentracija fosfora, kalijuma, azota, ugljenika, sumpora, ukupnog organskog ugljenika, ukupan sadržaj 14 elemenata (Al, Ba, Ca, Co, Cr, Cu, Fe, Mg, Mn, Ni, Sc, Sr, Ti, Zn) i njihove količine u sedam različito dostupnih frakcija. Radi definisanja adaptivnog odgovora biljaka, analiziran je tip alokacije mineralnih elemenata, odnosno metala, u različite organe istraživanih vrsta, kao i sezonska dinamika sadržaja ovih elemenata u listovima. Pored toga, praćena je i sezonska promena stanja fotosintetičkog aparata, i utvrđivano prisustvo endomikorizne simbioze u korenovima, odnosno rizomu ovih serpentinofita.

Biljni pokrivač na tri serpentinitiska staništa upadljivo se razlikovao: u klisuri Đetinje oskudna zeljasta vegetacija, u Brđanskoj klisuri kserofilna travna vegetacija, a na lokalitetu Ravnik četinarska šuma. Serpentinitiska zemljišta su bila blago kisele reakcije, krupnozrne teksture, sa oko 80% krupnog i sitnog peska, sa gradijentom vodnog kapaciteta i količine organske supstance u zemljištu koji je opadao u smeru Ravnik > Brđanska klisura > Klisura Đetinje. Razlaganje organske supstance u serpentinitiskim zemljištima bilo je usporeno, jer zemljišna mikroflora koristi dostupne elemente N, P i S, pre svega za sopstveni rast. Uporedo sa porastom količine organske supstance, postignut je povoljniji vodni režim, i uravnoteženiji odnos dostupnih količina Mg i Ca u zemljištu. Biljkama su u velikoj meri bili dostupni tipično serpentinitiski metali nikel i kobalt, dok je hrom bio slabo dostupan, a količine ostalih analiziranih metala nedovoljne da bi značajno uticale na intenziviranje stresnih uslova u zemljištu. Plitko krečnjačko zemljište na lokalitetu Ovčar Banja odlikovalo se veoma niskim odnosom Mg:Ca ($\ll 1$), malom količinom dostupnog fosfora, osrednjim vodnim kapacitetom i količinama organske supstance, K, N, S, C, i ukupnog organskog ugljenika. Najveće

razlike u odnosu na serpentinitiska zemljišta identifikovane su u ukupnom i dostupnom sadržaju većine kvantifikovanih metala.

Obligatna serpentinofita *H. sendtneri* je izuzetno efikasno apsorbirala kalcijum iz serpentinitiskog zemljišta i efikasno ga translocirala u nadzemne delove. Zbog toga odnos Mg:Ca u korenu, stablu, kao i listovima tokom celokupne vegetacijske sezone nije bio viši od 0,8. Smanjenje sadržaja kalcijuma u listovima jesenjeg u odnosu na listove letnjeg perioda, ukazalo je na mogućnost resorpcije kalcijuma iz senescentnih listova. Najkarakterističniji adaptivni mehanizam ove vrste prema zemljišnim metalima bila je njihova ekskluzija. *Halacsya sendtneri* je najaktivnije vršila fotosintezu u prolećnom periodu, kada je uočen i najviši sadržaj hlorofila u listovima. Sadržaj karotenoida bio je povišen na intenzivno osvetljenom serpentinitiskom staništu Brđanske klisure, što je ukazalo na njihovu foto-protektivnu ulogu. U korenu ove vrste potvrđeno je prisustvo endomikorize.

Rizom i list (frondovi) paprati *Cheilanthes marantae* odlikovali su se odnosom Mg:Ca > 1, slično odnosu ovih elemenata u zemljištu na kojem je rasla. Cink i bakar je ova vrsta u većoj meri apsorbirala i translocirala u listove, zbog čega je faktor bioakumulacije ova dva metala bio visok. Adaptivna strategija ove paprati prema visokim količinama lako dostupnog nikla i hroma zasnivala se na umerenoj sekvenciji, a kobalta na ekskluziji. Visoka koncentracija fotosintetičkih pigmenata tokom prolećnog perioda ukazuje da je *Cheilanthes marantae* jedino tada fotosintetički aktivna. Kao poikilohidrična paprat, ova vrsta sredinom jula prelazi u stanje anabioze, kada se količina hlorofila i karotenoida u njenim listovima višestruko smanjuje. U rizomima ove vrste je na oba serpentinitiska staništa koja je naseljavala konstatovana simbioza sa endomikoriznim gljivama.

Jedinke *Seseli rigidum* iz populacija sa serpentinitiskog i krečnjačkog zemljišta odlikovale su se sličnim odnosom Mg:Ca u listovima (< 0,7), dok je u korenu i stablu

odnos ovih elemenata bio sličan zemljišnom – na serpentinitu > 1 , na krečnjaku < 1 . Za jedinke iz populacija sa različitih geoloških podloga bila je karakteristična različita sezonska dinamika sadržaja kalcijuma i magnezijuma u listovima. Biljke iz serpentinitne populacije su bile fotosintetički efikasnije u odnosu na biljke sa krečnjačkog zemljišta, pri čemu su znatnom količinom karotenoida bile i veoma dobro prilagođene intenzivnoj insolaciji na serpentinitnom staništu. U korenovima jedinki sa serpentinitnog, kao i onih sa krečnjačkog zemljišta, utvrđena je endomikoriza. Značajne razlike u adaptivnim odlikama *S. rigidum* sa pedološki različitih staništa, ukazale su na postojanje serpentinitnog i krečnjačkog edafskog ekotipa ove vrste.

Ključne reči: *Halacsya sendtneri*, *Cheilanthes marantae*, *Seseli rigidum*, serpentinitno zemljište, akumulacija metala, alokacija metala, odnos Mg:Ca, sezonska dinamika, sadržaj hlorofila, endomikoriza

Naučna oblast: Biologija

Uža naučna oblast: Ekologija biljaka i fitogeografija

UDK broj: 581.522.4(5)(582.35)(582.683.2)(582.948):332.36:631.43

**Adaptive response of *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörfl.,
Cheilanthes marantae (L.) Domin. and *Seseli rigidum* Waldst. et Kit.
to physical and chemical conditions of serpentine soil**

ABSTRACT

A variety of climatic, orographic, hydrological and geological conditions in Balkan Peninsula make its ecosystem diversity rich and complex. In addition, high proportion of disjunct serpentine habitats greatly contributes to the diversity of flora and vegetation of the Balkan Peninsula. Shallow serpentine soil is prone to erosion and drought; it contains much more magnesium than calcium, is usually insufficiently supplied with mineral nutrients (N, P, K), and has a high heavy metal content (Ni, Cr, Co). Vegetation in serpentine habitats is often low-productive, dwarfed and sparse, so that serpentine ecosystems have a slow and distinctive ecological succession. Although consistently sharing these typical characters in different parts of the world, serpentine soils display regional and local variation in these features, which in their turn lead to the diversity of plant cover.

The present research encompassed three serpentine habitats in West Serbia: Brđani Gorge, Đetinja River Gorge, and Ravnik. The study comprised analyses of physical and chemical properties of the soils, and investigations of ecophysiological traits of serpentinophyllous plants *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörfl., *Cheilanthes marantae* (L.) Domin., and *Seseli rigidum* Waldst. et Kit. These three plant species ecologically differ by their affinity to serpentine habitats. *Halacsya sendtneri* (Boraginaceae) is a dicotyledonous flowering plant, a strict serpentine endemic; *Cheilanthes marantae* (Pteridaceae) is a xerophilous resurrection fern, an indicator of serpentine soil; *Seseli rigidum* (Apiaceae) is a dicotyledonous flowering plant, a facultative serpentinophyte that grows both on serpentine and calcareous soils. *Seseli*

rigidum was therefore explored in parallel, in serpentine soil, and in calcareous soil of Ovčar Banja habitat.

The following properties of the soils were examined in four habitats (three with serpentine, and one with calcareous soil): soil texture, pH, field capacity, cation exchange capacity, quantity of calcium-carbonate, organic matter, P, K, N C, S, and total organic carbon. Also, total content of 14 elements (Al, Ba, Ca, Co, Cr, Cu, Fe, Mg, Mn, Ni, Sc, Sr, Ti, Zn) was determined, and the quantities of these 14 elements in seven differently mobile fractions. In order to define the adaptive response, a pattern of allocation to specific organs of the three plant species was determined for 14 mineral elements, i.e. metals, as well as seasonal changes in quantity of these elements in leaves. In addition, seasonal changes in the activity of photosynthetic apparatus were also recorded. Roots and rhizomes of the three serpentinophytes were screened for the presence of mycorrhiza.

The plant cover in three studied serpentine habitats was noticeably different: a scarce vegetation in the Đetinja River Gorge, xerophilous grass vegetation in the Brđani Gorge, and a conifer forest in Ravnik. Mildly acidic serpentine soils had a rough texture, with about 80% of coarse and fine sand. Field capacity and organic matter content in soils decreased from Ravnik, over the Brđani Gorge, to the lowest values determined in the Đetinja River Gorge soil. Decomposition of the organic matter in serpentine soils was delayed, as soil microflora utilized available N, P and S, primarily for its own growth. Along with the increase in organic matter content in soil, the field capacity also increased, bringing about a more favorable ratio of the available magnesium and calcium. It is clearly evident that the positive shift in organic matter content and field capacity provided a more balanced Mg:Ca ratio since the bulk (70-80%) of readily available calcium was contained in the water-soluble fraction. Typically abundant serpentine metals such as nickel and cobalt, were also amply bioavailable in the serpentine soils, chromium was mostly unavailable, and the quantities of other analyzed

metals were too low to significantly increase the stressful character of the soils. The shallow calcareous soil in the Ovčar Banja locality, had a very low Mg:Ca ratio ($\ll 1$), low phosphorus content, and intermediate amounts of K, N, S, C, as well as of the total organic carbon. The most significant differences distinguishing limestone soil from the serpentine soils were found in the quantities of the total and bioavailable metals in soil.

The obligate serpentinophyte *H. sendtneri* was very efficient in absorbing calcium from serpentine soil, as well as translocating it to shoots. Consequently, the Mg:Ca ratio was below 0.8 in the roots, stems, and in the leaves throughout the vegetation season. The decrease of calcium content in autumn leaves, compared to content in summer leaves, indicated a possibility of calcium resorption from the senescent leaves. The most common adaptive mechanism of this species towards soil metals, was their exclusion. *Halacsya sendtneri* was the most photosynthetically active in the spring period, when the highest leaf chlorophyll content was noticed. The leaves of *H. sendtneri* from the xerothermic habitat in Brđani Gorge had an elevated content of carotenoids, indicating their photoprotective role. Endomycorrhizal fungi were detected in the roots of this species.

Fronds and rhizomes of the fern *C. marantae* were characterized by a Mg:Ca ratio > 1 , similarly to this ratio in soils. Zinc and copper were readily absorbed and translocated to the fronds, which resulted in elevated bioaccumulation factor for these two metals. The adaptive strategy of the species concerning the high nickel and chromium content in soil was moderate sequestration, and in case of cobalt it was exclusion. The highest amounts of photosynthetic pigments in the fronds of *C. marantae* were recorded during the spring, indicating that the plant was photosynthetically active only in that period. This resurrection fern entered the state of anabiosis in mid-July, when chlorophyll and carotenoid content in its fronds rapidly decreased through disintegration. On both explored habitats, this fern had a symbiosis with endomycorrhizal fungi, established within their rhizomes.

Individuals of *S. rigidum* from serpentine and limestone populations did not differ in leaf Mg:Ca ratio (< 0.7), whereas the ratios in roots from different substrates were similar to the ratios in soils: it was > 1 in serpentine, and > 1 in limestone soil. Individuals from habitats on different geological substrates also had a different seasonal dynamics of leaf calcium and magnesium concentrations. Plants growing on serpentine were photosynthetically more efficient, and better adapted to the intense insolation due to elevated carotenoid content in their leaves. Endomycorrhizal symbiosis was identified in roots of the plants from both serpentine and limestone soil. Significant differences in adaptive traits of *S. rigidum* from edaphically different habitats, suggested the existence of distinct serpentine and limestone ecotypes of this species.

Keywords: *Halacsya sendtneri*, *Cheilanthes marantae*, *Seseli rigidum*, serpentine soil, metal accumulation, metal allocation, Mg:Ca ratio, seasonal dynamics, chlorophyll content, endomycorrhiza

Scientific field: Biology

Field of scientific specialization: Plant ecology and phytogeography

UDC number: 581.522.4(5)(582.35)(582.683.2)(582.948):332.36:631.43

SADRŽAJ

1	UVOD	1
1.1	Geologija ultramafičnih stena	2
1.2	Karakteristike serpentinitičkih zemljišta.....	7
1.2.1	Fizička komponenta.....	8
1.2.2	Hemijska komponenta	9
1.2.3	Biotička komponenta.....	14
1.3	Biljni svet serpentinitičkih staništa	16
1.3.1	Adaptacije.....	17
1.3.2	Ekotipska diferencijacija i modeli specijacije.....	20
1.3.3	Endemizam	22
1.4	Serpentiniti i serpentinofiti na Balkanskom poluostrvu	23
1.4.1	Ultramafične stene na Balkanskom poluostrvu	23
1.4.2	Biljni svet serpentinita Balkanskog poluostrva.....	25
1.5	Opšte odlike ispitivanih biljaka	28
1.5.1	<i>Halacsya sendtneri</i>	28
1.5.2	<i>Cheilanthes marantae</i>	32
1.5.3	<i>Seseli rigidum</i>	33
2	CILJEVI RADA.....	36
3	MATERIJAL I METODE	38
3.1	Izbor istraživanih staništa	38
3.1.1	Brđanska klisura	39
3.1.2	Ravnik	41
3.1.3	Klisura Đetinje	43
3.1.4	Ovčar Banja.....	43
3.2	Analiza zemljišta	45
3.2.1	Uzorkovanje i priprema zemljišta	45
3.2.2	Mehanički sastav zemljišta.....	45
3.2.3	pH vrednost zemljišta (aktivna i potencijalna kiselost)	46
3.2.4	Određivanje sadržaja slobodnog kalcijum karbonata	47
3.2.5	Određivanje sadržaja organske supstance.....	47
3.2.6	Vodni kapacitet zemljišta	48
3.2.7	Kapacitet razmene katjona.....	48

3.2.8	Određivanje sadržaja lako pristupačnog fosfora i kalijuma.....	49
3.2.9	Određivanje sadržaja ukupnog azota, sumpora i ugljenika.....	50
3.2.10	Određivanje sadržaja organskog ugljenika	50
3.2.11	Određivanje sadržaja metala u zemljištu.....	51
3.2.11.1	Ekstrakcija ukupnog sadržaja metala	51
3.2.11.2	Sekvencijalna ekstrakcija	51
3.2.11.3	Određivanje sadržaja metala u ekstrahovanim frakcijama i totalnoj ekstrakciji iz zemljišta.....	53
3.3	Analiza biljnog materijala	55
3.3.1	Uzorkovanje biljnog materijala	55
3.3.1.1	Uzorkovanje biljnog materijala za elementarnu analizu	55
3.3.1.2	Uzorkovanje biljnog materijala za analizu sadržaja fotosintetičkih pigmenata.....	55
3.3.1.3	Uzorkovanje biljnog materijala za identifikaciju endomikorize.....	56
3.3.2	Ekstrakcija mineralnog sadržaja iz uzoraka biljnog materijala	56
3.3.3	Ekstrakcija fotosintetičkih pigmenata	57
3.3.4	Merenje intenziteta fotosinteze kod <i>H. sentneri</i>	57
3.3.5	Određivanje prisustva endomikorizne simbioze	59
3.4	Statističke analize	60
3.4.1	Analiza varijanse.....	60
3.4.2	Linearne korelacije	60
3.4.3	Analiza osnovnih komponenti	60
4	REZULTATI.....	62
4.1	Fizičke i hemijske karakteristike zemljišta.....	62
4.1.1	Granulometrijski sastav zemljišta	62
4.1.2	pH zemljišta, sadržaj slobodnog CaCO ₃ i organske supstance	63
4.1.3	Vodni kapacitet i kapacitet razmene katjona.....	64
4.1.4	Sadržaj fosfora, kalijuma, azota, ugljenika, sumpora, i ukupnog organskog ugljenika	66
4.1.5	Ukupan sadržaj metala u zemljištu.....	68
4.1.6	Raspodela metala po frakcijama dostupnosti	69
4.1.7	Ukupne biodostupne količine metala.....	71
4.1.8	Analiza osnovnih komponenti za ispitivana zemljišta	72
4.2	Akumulacija i alokacija metala kod istraživanih vrsta.....	74
4.3	Sezonsko variranje sadržaja metala u listovima odabranih vrsta	77

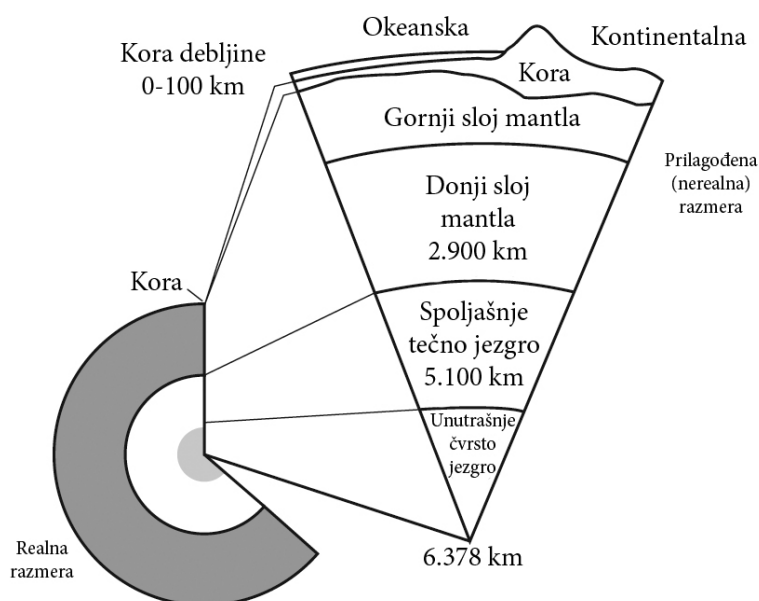
4.4	Sezonsko variranje količine fotosintetičkih pigmenata u listovima	80
4.4.1	Fotosintetički pigmenti kod <i>Halacsya sendtneri</i>	80
4.4.2	Fotosintetički pigmenti kod <i>Cheilanthes marantae</i>	82
4.4.3	Fotosintetički pigmenti kod <i>Seseli rigidum</i>	84
4.5	Sezonsko variranje intenziteta fotosinteze kod <i>H. sendtneri</i>	86
4.6	Endomikorizne simbioze istraživanih vrsta	88
5	DISKUSIJA.....	90
5.1	Fizičko-hemijske odlike zemljišta i njihova uloga u razvoju edafskih uslova staništa..	90
5.1.1	Odlike serpentinitičkih staništa i zemljišta.....	90
5.1.2	Molarni odnos Mg:Ca na serpentinitičkim zemljištima.....	94
5.1.3	Opterećenje serpentinitičkih zemljišta metalima	98
5.1.4	Uporedna analiza krečnjačkog zemljišta.....	103
5.2	Alokacija metala u različite organe istraživanih vrsta	106
5.2.1	Magnezijum, kalcijum i njihov molarni odnos	106
5.2.2	Akumulacija i alokacija metala.....	111
5.2.2.1	Aluminijum	112
5.2.2.2	Barijum i stroncijum.....	113
5.2.2.3	Cink i bakar.....	114
5.2.2.4	Gvožđe i mangan	116
5.2.2.5	Nikl, hrom i kobalt.....	118
5.3	Sezonska dinamika sadržaja mineralnih elemenata u listovima.....	120
5.3.1	Sezonska dinamika mineralnog sadržaja listova <i>H. sendtneri</i>	121
5.3.2	Sezonska dinamika mineralnog sadržaja listova <i>C. marantae</i>	124
5.3.3	Sezonska dinamika mineralnog sadržaja listova <i>S. rigidum</i>	125
5.4	Sezonska dinamika efikasnosti fotosintetičkog aparata.....	127
5.4.1	Sezonska dinamika količina fotosintetičkih pigmenata i intenziteta fotosinteze u listovima <i>H. sendtneri</i>	128
5.4.2	Sezonska dinamika količina fotosintetičkih pigmenata u listovima <i>C. marantae</i>	131
5.4.3	Sezonska dinamika količina fotosintetičkih pigmenata u listovima <i>S. rigidum</i> ..	133
5.5	Prisustvo i uloga endomikorize.....	135
6	ZAKLJUČAK.....	138
7	LITERATURA.....	144
8	PRILOZI.....	163

1 UVOD

Za funkcionisanje kompleksnih, pre svega enzimskih sistema koji omogućavaju transformaciju svetlosne energije i fiksaciju ugljen-dioksida, neophodna je voda, kao i niz mineralnih elemenata poreklom iz zemljišta. Za njihovu adekvatnu apsorpciju zadužen je korenov sistem. Zemljište je rezervoar esencijalnih mikro- i makroelemenata kroz koji svaki od njih prolazi tokom biogeohemijskih ciklusa. Razrastanjem i aktivnošću korena vaskularnih biljaka mineralni elementi se apsorbuju iz zemljišta, zatim provodnim sistemom transportuju u druge podzemne i nadzemne delove biljke, i tamo koriste. Nizak sadržaj i/ili slaba dostupnost nekog elementa u zemljištu dovodi do deficijencije, dok visok sadržaj, posebno nekih elemenata, izaziva toksične efekte u različitim delovima biljke. Granice deficijencije i toksičnosti različite su za različite elemente, a i potrebe biljaka za određenim elementima su species-specifične. Zemljišta koja su usled visoke ili niske koncentracije određenog hemijskog elementa, fizički i hemijski specifična, kao što su ona koja se formiraju na serpentinitskoj geološkoj podlozi, pružaju izuzetne, za veliki broj biljaka veoma stresne uslove za rast. Zbog toga takva edafski posebna staništa često predstavljaju pribežište manje kompetitivnim vrstama, i snažno usmeravaju evoluciju biljaka koje na njima dolaze u kontakt sa karakterističnim mineralnim elementima. Načini tolerancije kompleksnog edafskog stresa i adaptacije biljaka koje rastu na serpentinitskim zemljištima se stoga smatraju važnim za bliže objašnjavanje procesa mikro- i makroevolucije kod biljaka.

1.1 Geologija ultramafičnih stena

Litosfera je sloj Zemlje koji obuhvata čvrste, relativno hladne stene. Debljina litosfere je u proseku oko 100 km, a ispod kontinenata može iznositi i do 250 km. Litosferu čine kontinentalna kora, okeanska kora, i gornji sloj plašta. Zemljin plašt (ili mantl) je 2900 km debeli omotač sačinjen uglavnom od otopljenih stena, koji čini oko 84% zapremine Zemlje (Robertson, 2001). Preko sloja plašta najbližeg litosferi (astenosfere) tektonskim procesima „klize“ kontinentalne i okeanske ploče, a ispod dubokog sloja plašta nalaze se spoljašnje i unutrašnje usijano jezgro planete – Slika 1.1.1 (Alexander et al., 2007; Moores, 2011). Ultramafične stene (ultramafiti) potiču iz gornjeg sloja plašta, koji čine očvrslе stene, a koji se nalazi neposredno ispod relativno tanke okeanske i kontinentalne kore (Twiss & Moores, 1992; Moores, 2011).



Slika 1.1.1. Shematski prikaz preseka planete, sa prikazom slojeva.

(izmenjeno prema Alexander et al., 2007).

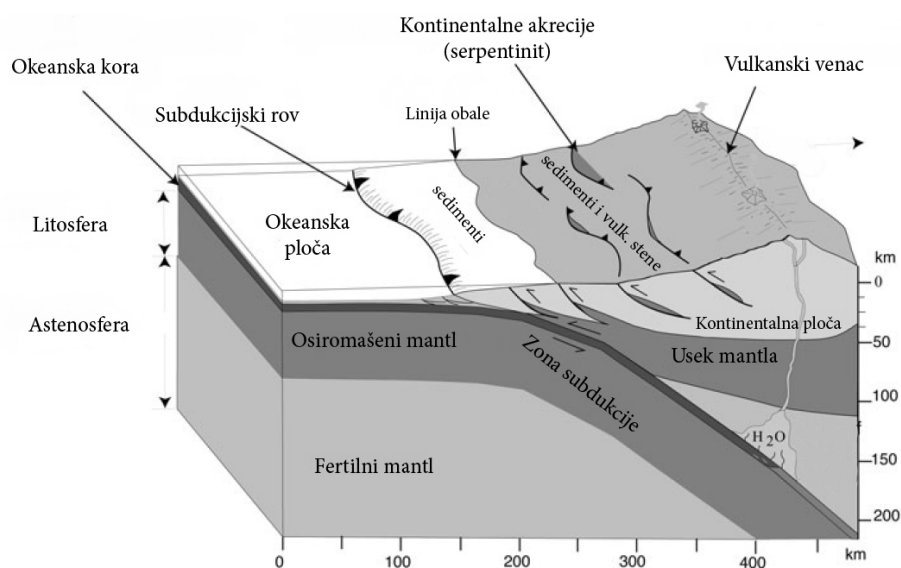
Nasuprot velikom udelu u zapremini Zemlje, pojava ultramafičnih stena na površini kontinentalnih ploča je proporcionalno veoma mala, i čini nešto manje od jednog procenta ukupne površine (Kazakou et al., 2008). Distribucija ultramafične geološke podloge na kontinentalnim pločama je tipično disjunktna i čine je pojave

nejednakih veličina i neravnomernog rasporeda, u različitim delovima sveta (Roberts, 1980). Neke od zemalja Evrope u kojima se pojavljuju ultramafiti su Švedska, Norveška, Finska, Velika Britanija, Austrija, Švajcarska, Italija, Španija, Portugalija i Francuska. Međutim, najveći deo evropskih ultramafita nalazi se na Balkanskom poluostrvu (Whittaker, 1954; Stevanović et al., 2003).

Razlog za malu zastupljenost na površini Zemlje i disjunktну distribuciju ultramafičnih stena nalazi se u načinu na koji ove stene dospevaju na kontinentalnu ploču. U proseku oko 35 km debelu kontinentalnu koru čine različite sedimentne, metamorfne i magmatske stene, dok tanju okeansku koru čine pretežno bazaltne stene. Okeanska kora nastaje u srednjookeanskim grebenima odakle se širi prema kontinentima, i najvećim delom tone na ivici kontinentalnih margina nazad u plašt gde se „reciklira”. Ovaj proces naziva se podvlačenje ili subdukcija (Slika 1.1.2.). Tokom podvlačenja, dešava se da mali i izolovani delovi ultramafičnih stena bivaju otkinuti od glavnog korpusa plašta, i vezani uz sedimente na marginama kontinenta. Delovi okeanske ploče takođe mogu biti naneseni preko kontinentalnih margina, u procesu obdukcije (navlačenja). Kada se delovi okeanske ploče ovako nađu na kontinentu, oni zajedno sa ultramafičnim stenama čine tzv. ofiolite. Termin *ofiolit* isprva se odnosio na samo na ultramafične stene da bi kasnije njime bile obuhvaćene i druge neultramafične stene – magmatske, metamorfne i sedimentne (Alexander et al., 2007; Kumar & Maiti, 2013). Ofioliti se stoga nekada nazivaju i ofiolitskim melanžom – pojasom u kome su ultramafične stene mozaično izmešane sa stenama raznorodnog porekla i starosti, npr. neogenim i kvartarnim depozitima poreklom iz Panonskog basena (Babić et al., 2002; Harrison & Rajakaruna, 2011).

Ultramafične stene odlikuje nizak sadržaj silicijuma (< 45 %), i relativno visok sadržaj magnezijuma (> 18 %), gvožđa, hroma i nikla (Roberts, 1980). Termin *ultramafičnost* označava visok sadržaj magnezijuma i gvožđa u stenama (ma-f – lat: *magnesium, ferrum*). Ultrabazičnost o kojoj se često govori uz pojam ultramafičnih

stena i zemljišta, odnosi se na snižen sadržaj silikata, a ne direktno na pH zemljišta, koje je, po pravilu, blago kisele reakcije (Brooks, 1987; Alexander et al., 2007; Moores, 2011).



Slika 1.1.2. Pacifički tip aktivne subdukcije (podvlačenja) i akrecije okeanske kore (nanošenja) na kontinentalnu ploču. Sedimenti u subdukcijskom rovu nanoseni su na kontinentalnu marginu.

Ponekad se delovi okeanske kore i plašta zajedno izdižu na površinu subdukcijom. Nekad se mali delovi ultramafične stene odvajaju i ugrađuju u sedimente rova, a nekada se veći delovi okeanske kore postavljaju na kontinentalnu marginu (izmenjeno prema Alexander et al., 2007).

Najčešća primarna (nemetamorfisana) ultramafična stena je peridotit, koji je taman i težak (gust), a čine ga pretežno minerali olivin i piroksen. Olivin je silikatni mineral koji uz silicijum i kiseonik sadrži pre svega magnezijum i gvožđe. Piroksen je smeša dva minerala, jednog bogatog magnezijumom i gvoždem, i drugog sa značajnim količinama kalcijuma uz to. Aluminijum, kalijum i natrijum nisu zastupljeni u većoj meri ni u olivinu, ni u piroksenu (Alexander et al., 2007).

Gustina primarnih ultramafičnih stena poput peridotita je velika ($\approx 3,3 \text{ g cm}^{-3}$), a stena je čvrsta. Do hidrotermičke transformacije (tzv. serpentinizacije) olivina ili piroksena dolazi u svakoj sredini u kojoj ultramafične stene dolaze u kontakt sa vodom, na temperaturama do 500° C . Transformacijom se formiraju serpentinitski minerali, i serpentinitske stene čija je gustina manja ($\approx 2,5 \text{ g cm}^{-3}$), zbog čega primarna stena gubi

na čvrstini, i to formiranjem listastih (planarnih) oslabljenja. Uprkos ovim oslabljenjima, na visokim pritiscima (duboko u steni) stene održavaju svoju strukturu, ali bliže zemljinoj površini serpentiniti gube čvrstinu i krune se. Obzirom na relativno malu gustinu i veliku krtost, serpentinitne stene se relativno lako mobilizuju u pokretima Zemlje, time i odvajaju od prvobitne lokacije. Serpentinizacija se može desiti tokom obdukcije, ili na mestu na koje je ultramafična stena već prethodno dospela. (Alexander et al., 2007; Moores, 2011). U literaturi se termin *serpentinit* (eng. *serpentine*) upotrebljava za grupu minerala, stene, zemljišta, kao i za staništa koja nastaju na ultramafičnoj geološkoj podlozi (Roberts, 1980; Proctor, 1999; Brady et al., 2005). Serpentinit u užem smislu predstavlja grupu tri serpentinitna minerala koji ulaze u sastav serpentinitnih stena – antigorit, lizardit i hrizolit – približne hemijske formule $H_4(MgFe)_3Si_2O_9$ (Alexander et al., 2007).



Slika 1.1.3. Levo: Sjajna, glatka površina zelenkaste boje poreklom od olivina, klisura Đetinje.
Desno: Zagasita braon boja većeg komada serpentinitne stene, Brđanska klisura.

Foto: Vicić D, 2012.

Izgled serpentinizovanih stena je, kao i mineraloški sastav, veoma raznolik (Slika 1.1.3). Zelene nijanse najčešće dominiraju, ali stena može biti i bela, crna, ili crvena, ili pak prelaznih boja, što zavisi od stepena metamorfoze primarnih minerala (Alexander et al., 2007). Na mestima tektonskih preloma, često se mogu uočiti sjajne i glatke površine sive do crne boje, nalik na zmijsku krljušt, tako da termine *serpentinit* i *ofiolit* povezuje i

etimološko značenje: gr. *ὄφις*, lat. *serpens* – zmija. Sa druge strane, veći blokovi izloženih stena mogu imati zagasitu tamno sivo-zelenu, ili braon-crvenu boju i grubu površinu (Brooks, 1987; Alexander et al., 2007).

Metamorfoza serpentinitičkih stena odnosno promena primarne ultramafične stene u serpentinit se zbog promene gustine, odnosno zapremine, dešava postupno, i bez bitnih promena u relativnim količinama silicijuma, aluminijuma, magnezijuma, hroma, mangana, gvožđa, kobalta i nikla. Tokom serpentinizacije jedino se kalcijum gubi iz minerala, jer reaguje sa CO₂ i taloži kao karbonat. Sadržaj gvožđa (FeO) u ultramafičnoj steni je oko 7%, a u serpentinitičkoj oko 5%. Nikl i kobalt su prisutni u višim količinama u većini ovih stena, i najčešće nisu deo mineralne strukture serpentinita. Sitna zrna hromita ostaju uglavnom nepromenjena serpentinizacijom (Alexander et al., 2007).

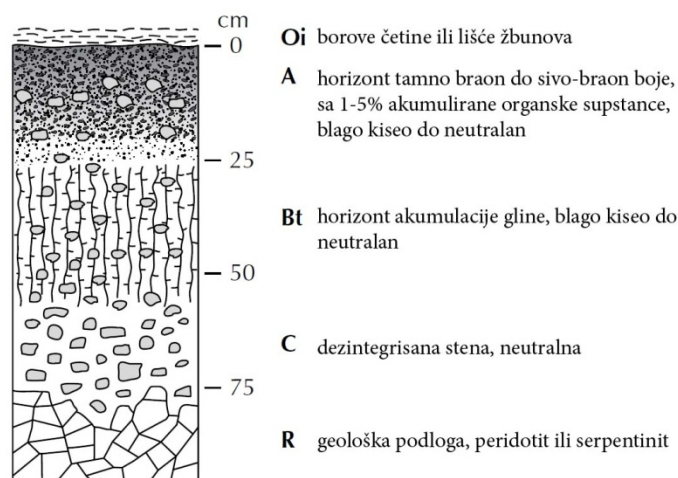
Tabela 1.1.1. Prosečan hemijski sastav plašta, okeanske i kontinentalne kore
(prema Alexander et al., 2007).

	Masa (%)							CaO/MgO	
	SiO ₂	Al ₂ O ₃	FeO	MgO	CaO	Na ₂ O	K ₂ O	g/g	mol/mol
Plašt	46,0	4,1	7,5	37,8	3,2	0,33	0,026	0,08	0,06
Okeanska kora	50,4	15,3	10,4	7,6	11,3	2,68	0,088	1,49	1,07
Kontinentalna kora	59,7	15,7	6,5	4,3	6,0	3,1	1,8	1,40	1,01

Tokom geološke istorije, život na kopnu (time i terestrične biljke) evoluirao je pre svega na kontinentalnoj ploči, u kojoj su koncentracije hemijskih elemenata više zavisne od mineralošskog sadržaja kore, nego plašta. Plašt u odnosu na kontinentalnu i okeansku ploču sadrži manje silikata, aluminijumovih oksida, natrijuma, kalijuma, i kalcijuma, ali znatno više magnezijuma – Tabela 1.1.1 (Alexander et al., 2007). Hemijski sastav matične ultramafične stene je presudan za konačne karakteristike zemljišta koje se formira na njoj, kao i za adaptacije i jedinstvenost živog sveta na serpentinitičkim staništima.

1.2 Karakteristike serpentinitiskih zemljišta

Razvoj serpentinitiskog zemljišta započinje raspadanjem matičnih ultramafičnih stena, njihovim izlaganjem atmosferi i padavinama (Slika 1.2.1). Raspadanje se dešava na dubini ne većoj od jednog metra u izdignutim sušnim oblastima, a u vlažnim tropskim klimatskim uslovima čak i na više desetina metara dubine (Alexander et al., 2007).



Slika 1.2.1. Tipičan profil serpentinitiskog zemljišta sa svim horizontima koji se formiraju paralelno sa površinom tla (prema Alexander et al., 2007).

Zemljište koje se formira na serpentinitskoj geološkoj podlozi karakteriše se nizom fizičko-hemijskih odlika koje mogu biti stresne po biljke. Višestruka ekstremnost ovog zemljišta utiče na specifične adaptacije biljaka, pri čemu većina vaskularnih biljaka nije sposobna da preživi na serpentinitским zemljištima. Hans Jenny (1980) je stoga skovao termin *serpentinitiski sindrom* da bi opisao kumulativni efekat stresnih komponenti serpentinitiskog zemljišta. Upravo je taj skup uticaja ono na šta se biljke, u svim stadijumima razvoja, moraju adaptirati da bi opstale na serpentinitskom staništu. Uticaji obuhvataju ne samo specifične, mahom nepovoljne koncentracije hemijskih elemenata u zemljištu, već i niz fizičkih i biotičkih faktora koji se međusobno uslovljavaju (Brady et al., 2005). Koji je od faktora vezanih za zemljište presudan za

adaptaciju na serpentinitički sindrom nije lako odgovoriti, niti postoji konsenzus o tome među istraživačima (Reddy et al., 2012).

Budući da sindrom čini kompleks fizičkih, hemijskih i biotičkih faktora, to je malo verovatno da će studije koje pokušavaju da odgovore na pitanje presudne važnosti jednog faktora dati jednostavan zaključak – npr. jedan gen za adaptaciju na serpentinit, ili jedna presudna fenotipska karakteristika. Uz to, problem dodatno komplikuju različiti životni ciklusi i evolucione istorije biljaka, kao i promene klime tokom istorije Zemlje. Stoga je izvesno da kod biljaka postoji veliki broj ekoloških i evolucionih strategija koje su dovodile, ili dovode do edafske adaptacije i/ili specijalizacije za život na serpentinitičkom zemljištu (Anacker, 2011).

1.2.1 Fizička komponenta

Fizička komponenta edafskih uslova staništa ukazuje na strukturne karakteristike stene. Fizičke osobine peridotita, koji je čvrsta i gusta stena, menjaju se serpentinizacijom u serpentinit, koji je lakša, mekša i manje gusta stena. Fizičko raspadanje ultramafičnih stena nastavlja u svim klimatskim uslovima, pri čemu su fizičko i hemijsko raspadanje povezani procesi. Fizičkom raspadanju doprinose hemijske reakcije koje dovode do izmene minerala, kao i delovanje toplote i hladnoće, kvašenja i sušenja, leđenja i topljenja (Alexander et al., 2007). Pored toga, serpentinitička staništa su često strma, što podstiče eroziju i održava zemljište plitkim. Sadržaj praha i gline u granulometrijskom sadržaju zemljišta je generalno veoma nizak. Preduslov za veću vlažnost zemljišta je njegova finija tekstura (više gline i praha, a manje peska), kao i manja godišnja osunčanost i toplota staništa u umerenoj zoni tokom letnjih meseci (Tsiripidis et al., 2010). Tokom hladne sezone, mala količina organske supstance (stelje) pojačava efekat mraza, čime se raznovrsnost stresnih uslova u serpentinitičkim zemljištima proširuje (Rune, 1954).

U svakom slučaju, direktno dejstvo fizičke i hemijske komponente na biotičku rezultira zemljištem niske plodnosti sa oskudnom vegetacijom. Uzročno-posledično slaboproduktivna fitocenoza teško stvara zemljište, čini ga plitkim, podložnim eroziji i visokim temperaturama, i održava relativno nizak vodni kapacitet (Kruckeberg, 2002; Brady et al., 2005; Tsiripidis et al., 2010; Vicić et al., 2014a).

1.2.2 Hemijska komponenta

Hemijski sastav serpentinitnog zemljišta se najčešće ističe kao glavni pokretač stresnih uslova na serpentinitnim staništima (Kazakou et al., 2008). Hemizam zemljišta tipično uključuje ekstremno niske koncentracije makronutrijenata P, K, i Ca, ekstremno visoke (toksične) koncentracije makronutrijenata Mg, kao i ekstremno visok odnos Mg:Ca. Toksične koncentracije mikronutrijenata kao što su Ni, Mn, Fe, Cu i Zn, i toksične koncentracije neesencijalnih teških metala kakvi su Cr i Co doprinose hemijskom opterećenju serpentinitnog zemljišta (Kruckeberg, 1984; Brooks, 1987; Alexander et al., 2007; Vicić et al., 2014a).

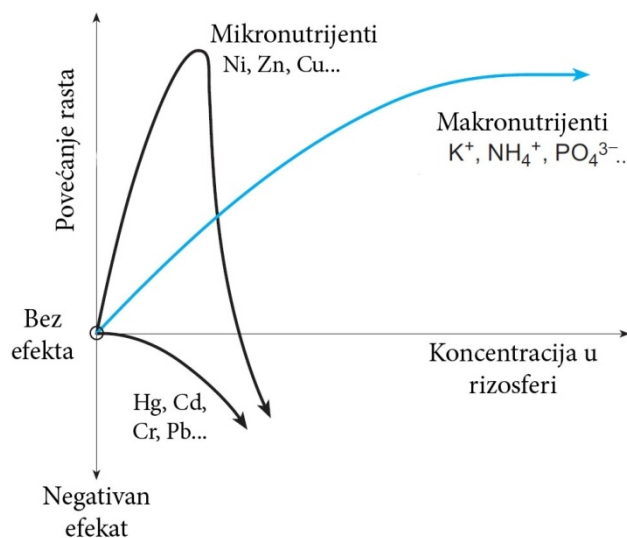
Ograničavajući makronutrijent u serpentinitnim zemljištima može biti različit, N, P, K ili Ca, i ne postoji saglasnost oko toga koji je presudan. Na primer, proučavanjem serpentinitnih zemljišta u Kaliforniji utvrđeno je da rast vegetacije ograničava deficijencija azota. Suprotno tome, kod evropskih serpentinitnih staništa je ograničavajući faktor češće fosfor nego azot (Brady et al., 2005). Razlog deficijencije P i K leži u ograničenom sadržaju organske supstance sa jedne strane (Brooks, 1987), i njihovom nedostatku u mineralima koji čine matičnu stenu, sa druge strane (Burt et al., 2001). Poznato je da nedostatak kalcijuma značajno umanjuje izduživanje korena, a u ekstremnim slučajevima izaziva i nekrozu korenove kape (Marschner, 2002). Pošto se Ca ne može transportovati floemom, kalcijum potreban za rast i izduživanje korena mora se dobiti iz neposrednog okruženja korenske kape. Višak magnezijuma u zemljištu, kao što je to slučaj kod serpentinita, antagonistički deluje na apsorpciju Ca od

strane korena (O'Dell & Claassen, 2006a). Pokazano je ipak da deficijencija Ca nije univerzalno objašnjenje neplodnosti serpentinitiskog zemljišta (Proctor & Woodel, 1975; Turitzin, 1982). Uopšteno gledano, ono što dovodi do smanjenog rasta verovatno je istovremena deficijencija više mineralnih elemenata (Brady et al., 2005; O'Dell et al., 2006; Kazakou et al., 2008). Značaj deficijencije makronutrijenata takođe se tumači različito, od toga da je to faktor važniji nego visoka koncentracija toksičnih metala (Nagy & Proctor, 1997), do suprotnog zaključka da nedostatak makronutrijenata manje utiče na serpentinitisku vegetaciju nego velike količine lako dostupnog nikla (D'Amico & Previtali, 2012).

Toksičnost makronutrijenata odnosi se na ekstremno visoke koncentracije magnezijuma, koji deluje prvenstveno putem kompeticije za apsorpciju sa Ca, i nekroze koju uzrokuje deficijencija Ca (O'Dell & Claassen, 2006a). Obilje Mg može da dovede do smanjenja apsorpcije i drugih esencijalnih mikro i makronutrijenata, zbog čega je magnezijum svojevremeno bio označen i kao najvažniji faktor stresa u serpentinitiskom sindromu (Brady et al., 2005). Toksičnost Mg određena je i kao razlog odsustva smrče na nekom serpentinitiskim staništima u Češkoj i Japanu (Krám et al., 1997; Kayama et al., 2005). Iako su istraživači isprva smatrali da je slaba produkcija rezultat toksičnosti magnezijuma, kasnije se pokazalo da je dejstvo Mg veoma zavisno od odnosa Mg:Ca (Brady et al., 2005; McGahan et al., 2008). Ukrštanjem tolerantnijih serpentinitiskih ekotipova *Agropyron spicatum* (Pursh) Scribn. & J.G.Sm. (Poaceae) i manje tolerantnih ekotipova sa druge geološke podloge, dobijaju se hibridi tolerantni na srednje vrednosti Mg (Main, 1974). Stoga je Brooks (1987) definisao da je za preživljavanje na serpentinitiskom zemljištu neophodna nasledna tolerancija na toksične koncentracije magnezijuma.

Pod toksičnim koncentracijama mikronutrijenata u serpentinitiskim zemljištima najčešće se podrazumeva visoka količina nikla. Njegova koncentracija u serpentinitskoj steni se kreće od 0,5 do 3 g kg⁻¹. Stoga se neke oblasti na serpentinitiskim stenama i

zemljištu prepoznaju i kao ležišta ruda (Alexander et al., 2007). Pored nikla, od mikronutrijenata bi se u ovu grupu metala karakterističnih za serpentinite mogli ubrojati i Mn, Fe, Cu i Zn, ali njihove koncentracije variraju od jednog do drugog serpentinitiskog staništa. Granice između deficijencije, optimuma i toksičnosti su kod teških metala koji su mikronutrijenti veoma blizu jedna drugoj. Granica deficijencije je manje-više ujednačena među vrstama, suprotno granici toksičnosti čije vrednosti su u veoma širokom rasponu. Takođe, postoje distinktno reakcije rasta na količine makronutrijenata, mikronutrijenata i neesencijalnih teških metala – Slika 1.2.2 (Schulze et al., 2005). Količine mikronutrijenata potrebnih za razvoj biljaka dobro ilustruje primer eksperimenta u kome je jedinkama ječma uskraćivan nikl. Nakon proizvodnje semena na nedeficijentnom zemljištu, jedinke sledeće generacije rasle su u potpunom odsustvu nikla. Semena druge generacije, takođe su proključala i jedinke rasle bez prisustva nikla u zemljištu, kao i semena treće generacije. Tek nakon toga, pojavile su se posledice deficijencije nikla. Ovo je pokazalo da je u primarnom semenu bilo sadržano dovoljno nikla za čak naredne tri generacije (Brown et al., 1987). S obzirom da serpentinitiska staništa obiluju niklom, to su biljke koje u njima rastu uglavnom veoma tolerantne na visoke količine ovog metala. Ipak, odnos prema niklu iz zemljišta i stepen tolerancije, veoma se razlikuju između i unutar vrsta (Nagy & Proctor, 1997). Izbegavanje apsorpcije (ekskluzija) velikih količina metala je najčešći način na koji se biljke na serpentinitiskim staništima odnose prema ovom problemu. Manji broj biljaka apsorbuje izuzetno velike količine metala i translocira ih u nadzemne delove. Ovo su tzv. biljke *hiperakumulatori*, čija je pojava (pogotovo u slučaju nikla) prirodno vezana za serpentinitiska staništa. Na pojavu hiperakumulacije više različitih esencijalnih i neesencijalnih metala, nailazimo i na izmenjenim staništima koja su bogata metalima, poput jalovišta, odlagališta ruda nekih metala, ili u blizini rudnika (Brooks, 1998; O'Dell & Rajakaruna, 2011; Van der Ent et al., 2013).



Slika 1.2.2. Uticaj različitih mineralnih elemenata na produkciju
(izmenjeno prema Schulze et al., 2005).

Mangan je zastupljeniji u ultramafičnim nego u drugim vulkanskim stenama. Njegov uticaj zavisi od valentnog stanja u kome se nalazi, a njegova funkcija u sintezi molekularnog kiseonika tokom fotosinteze, i eliminaciji slobodnih radikala, upravo se zasniva na promenljivoj valenci (Alexander et al., 2007). Ipak, verovatnije je da Mn može predstavljati toksikant, nego deficijentni mikronutrijent na serpentinitu, s obzirom na količinu i mobilnost u zemljištu pod određenim uslovima (Adriano, 2001).

Većina stena sadrži značajne količine gvožđa. Poredeći sa prosečnom koncentracijom u kontinentalnoj kori koja iznosi 57 g kg⁻¹, biljke sadrže prosečno svega 0,2 g kg⁻¹ gvožđa. Po koncentracijama u biljci zastupljenije je od ostalih mikronutrijenata, ali manje zastupljeno od makronutrijenata poput Mg ili Ca (Schulze et al., 2005). U serpentinitским zemljištima gvožđe nije deficijentno, jer ga u velikoj količini sadrži matična stena. Deficijencija Fe obično se dešava u alkalnoj sredini, u kojoj prevladava njegov trovalentni oblik, koji je biljkama nedostupan. Iz zemljišta se Fe apsorbuje i kroz biljku transportuje u obliku helata, koji su poreklom od organskih jedinjenja. Uticaj gvožđa iz serpentinitskog zemljišta na biljke najčešće se ispoljava

preko formiranja fosfata gvožđa, čime se količina dostupnog fosfora smanjuje (Alexander et al., 2007).

Zbog strukturne sličnosti katjona i često nespecifičnog fiziološkog odgovora biljaka na njihovo dejstvo, efekti toksičnosti mikronutrijenata i neesencijalnih teških metala po biljke su neretko slični i povezani (Schulze et al., 2005). Iako mogu uključivati više različitih teških metala u različitim koncentracijama, za serpentinitiska zemljišta najkarakterističniji i za biljke neesencijalni teški metali su kobalt i hrom.

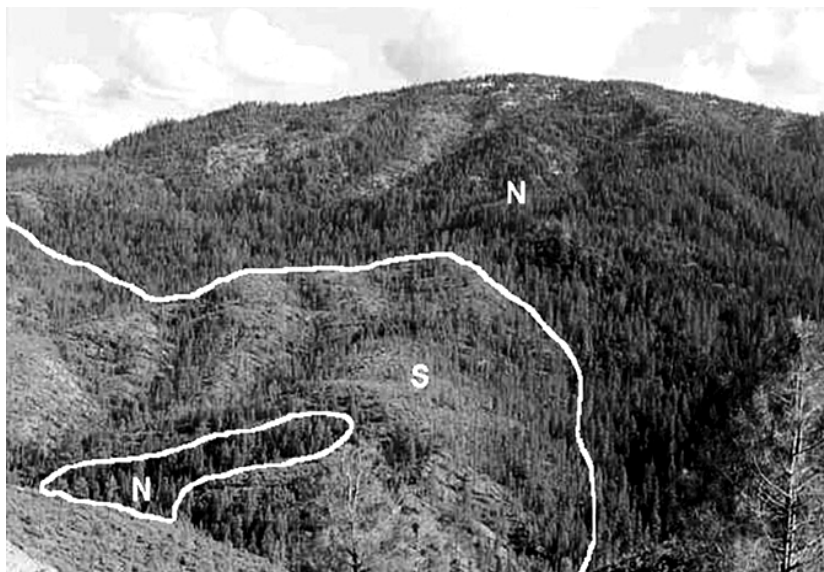
Kobalt količinski ne dominira u ultramafičnim stenama, ali ga tamo ipak ima više nego u drugim silikatnim stenama. Divalentni Co može da bude mobilan u kiselim zemljištima, ali mu se mobilnost značajno smanjuje povećanjem pH, kada se vezuje za Mn-okside i time imobilizuje (Alexander et al., 2007). Prosečne koncentracije kobalta u biljkama se kreću od 1 mg kg^{-1} na neserpentinitskim, do oko 10 mg kg^{-1} na serpentinitiskim zemljištima. Postoji i barem 18 biljnih vrsta hiperakumulatora kobalta u čijim nadzemnim delovima koncentracije prelaze granicu od 1000 mg kg^{-1} (Reeves & Baker, 2000). Kobalt nije esencijalan za biljke, ali jeste nutrijent zemljišnoj mikroflori. Uzimajući u obzir ulogu mikroflora u razgradnji, kruženju nutrijenata i njihovoj dostupnosti, smatra se da je kobalt vrlo blagotvoran za rast biljaka, iako ne esencijalni element (Marschner & Marschner, 2012).

Hrom se nakon raspadanja ultramafične stene, sporo oslobađa iz nje. Ovaj element postoji kao trovalentni i heksavalentni Cr, koji su različito mobilni i različito toksični (Alexander et al., 2007; Kabata-Pendias, 2011). Mišljenja nisu usaglašena u pogledu esencijalnosti hroma za biljke, jer prema nekim autorima nema dokaza za neku specifičnu namenu (Marschner & Marschner, 2012), dok drugi, iako bez čvrstih dokaza, esencijalnost hroma ne dovode u pitanje (Alexander et al., 2007; Kumar & Maiti, 2013).

1.2.3 Biotička komponenta

Jedna od upadljivih odlika serpentinitičkih staništa je specifičan, siromašan vegetacijski pokrivač (Slike 1.2.3 i 1.2.4). Izgled vegetacije je upravo i nagnao istraživače da se zainteresuju za razlog pojave oštarih granica između serpentinitičkih i neserpentinitičkih staništa u neposrednom susedstvu. Kao primarni proizvođači u ekosistemu, biljke, odnosno vegetacija koju čine, dodaju organsku supstancu zemljištu, formiraju njegov gornji sloj i učestvuju u formiranju dubljih slojeva zemljišta. Pored toga, biljke u određenoj meri kontrolišu promene na zemljištu, pojavu erozije, temperaturna kolebanja i slabiji ili jači kapacitet zadržavanja vode. U ovom smislu, njihov uticaj na formiranje zemljišta važi za matične stene svih vrsta, pa tako i za ultramafične (Alexander et al., 2007). Hemijski i fizički uslovi koje pruža serpentinitičko zemljište čine da vegetacija na njemu bude slabo-produktivna, proređena, da ima sporu i specifičnu sukcesiju i često uključuje vrste prilagođene isključivo na staništa sa ultramafičnom geološkom podlogom (Walker, 1954; Kazakou et al., 2008). Slaba produktivnost je dakle posledica slabe razvijenosti zemljišta i hemijskih ograničenja, ali istovremeno i razlog što zemljišta ostaju siromašna nutrijentima, pre svega N i P, delimično i K (Vicić et al., 2014a).

Serpentinofite su ekološka grupa biljaka sa specifičnim strukturnim i funkcionalnim adaptacijama na serpentinit. Poznato je da većina serpentinofita ostvaruje mikoriznu simbiozu, ali se malo zna o fungalnim vrstama koje čine zajednicu. Velike količine teških metala u serpentinitičkim zemljištima takođe mogu toksično delovati na gljive. Utvrđeno je, međutim, da zajednica ektomikoriznih gljiva na serpentinitu ne pokazuje posebne filogenetske karakteristike koje bi ukazale na specifične adaptacije i specijalizacije. Za ove gljive serpentinitička staništa nisu predstavljala edafski ekstrem, što nameće nova pitanja u objašnjavanju evolucije simbioze i razvoja edafske tolerancije (Branco & Ree, 2010).



Slika 1.2.3. Oštra granica vegetacije na serpentinitskoj (S) i na susednoj neserpentinitskoj – granitnoj (N) podlozi. Proređena šuma i niska vegetacija na serpentinitu i gusta šuma na granitu. Star Mountain, Okrug Tehama, Kalifornija (prema Alexander et al., 2007).

Stresni uslovi serpentinitskog zemljišta mogu se odraziti i na razgradnju organskog materijala, jer kvalitativni sastav stelje koja je poreklom od biljaka sa serpentinita može uticati na zajednicu razlagača. Tako je pokazano da delimično razgrađen organski materijal sadrži i do trinaest puta više nikla nego sveže lišće, što ukazuje na to da biljke akumuliraju Ni kako bi ga se u krajnjoj instanci oslobodile, i barem privremeno uklonile iz kruženja kroz sistem zemljište-biljka-zemljište (Kazakou et al., 2008; Boyd et al., 2008). Posledica uticaja hemijskog sastava zemljišta na mikrofloru moglo bi biti i veće učešće bakterija rezistentnih na visoke količine Ni, kao što je to slučaj u rizosferi hiperakumulatorske vrste *Sebertia acuminata* Pierre ex Baill. (Kazakou et al., 2008).



Slika 1.2.4. Žuti cvetovi vrste *Lasthenia californica* DC. ex Lindl. na serpentinitu (levo) i travna vegetacija na peščaru (desno). Lokacija: Jasper Ridge, Kalifornija (prema Brady et al., 2005).

Hipoteza o izbegavanju patogena (eng. *pathogen refuge hypothesis*) je još jedan biotički odnos moguć u razvoju određenog afiniteta biljaka prema serpentinitu. Ova hipoteza govori o pojavi potvrđenoj kod serpentinitičkih specijalista roda *Hesperolinon*, koji efikasno apsorbuju Ca iz zemljišta i uz pomoć toga efikasno brane od patogena. Stoga manje specijalizovane vrste lakše obolevaju na serpentinitičkom staništu. U serpentinitičkim staništima se na taj način, uprkos smanjene kompeticije među manjim brojem vrsta biljaka, usled veće podložnosti patogenima može povećati i biotički pritisak, a ne samo abiotički stres (Kay et al., 2011).

1.3 Biljni svet serpentinitičkih staništa

Uz pojavu koncepta moderne sinteze u evoluciji sredinom 20. veka, pojavile su se i prve hipoteze o serpentinitičkoj flori kao model-sistemu za razumevanje mehanizama adaptacije, ekotipske diferencijacije i veze prirodne selekcije i specijacije. Ekološkim istraživanjima u serpentinitičkim ekosistemima istražuju se efekti niske produktivnosti i disjunktnog staništa na strukturu i funkciju prirodnih zajednica. Pored primene u botaničkim istraživanjima, serpentinitička staništa mogu da budu model-

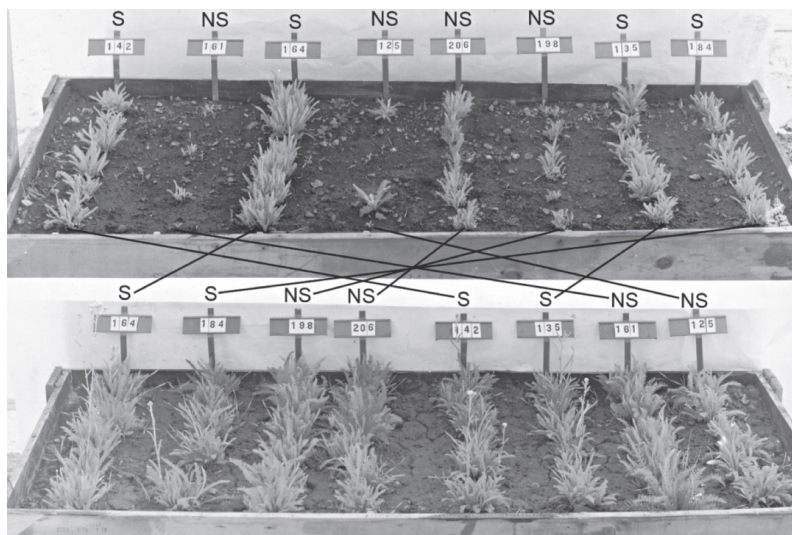
sistem i za istraživanja u oblasti opšte i ekosistemske ekologije, geologije, mikologije, evolucione biologije i drugih oblasti prirodnih nauka (Harrison & Rajakaruna, 2011).

S obzirom na kompleksnost abiotičkog stresa, ostrvski karakter staništa i vrlo specifične specijalizacije, serpentinozofite su odličan model za proučavanje ukupnog adaptivnog odgovora. Činjenica da se jednostavni zaključci koji se odnose na definisanje gena ili fenotipske karakteristike odgovorne za toleranciju i adaptaciju na serpentinitičke uslove ne mogu očekivati, ne relativizuju koncept model-sistema, već ga usmeravaju ka daljim istraživanjima (Anacker, 2011). U pogledu disperzije semena, ostrvski karakter serpentinitičkih staništa je veoma pogodan za proučavanje uloge prostorne izolovanosti na varijabilnost populacije, lokalnu adaptaciju i fenotipsku plastičnost (Strauss & Boyd, 2011). Posebno snažne veze između biljaka i oprašivača na serpentinitičkim staništima nisu utvrđene (Wolf & Thorp, 2011), što međutim ne umanjuje značaj analize ovog model-sistema.

1.3.1 Adaptacije

Identifikovane su i definisane brojne fiziološke adaptacije koje se smatraju važnim za toleranciju stresnih serpentinitičkih uslova, i koje rezultuju uspešnim rastom i razvojem biljaka. Prvenstveno su to adaptacije na malu količinu dostupnih nutrijenata, na visoke koncentracije teških metala, i tolerancija sušnih uslova staništa. Kruckeberg (1954) je ukazao na neke od karakterističnih morfoloških manifestacija ovih adaptacija. Poput biljaka koje žive na zemljištima siromašnim nutrijentima, biljke sa serpentinita odlikuje spori rast, znatna ulaganja produkovanih jedinjenja u odbranu od herbivora, selektivno apsorbovanje jona, nizak nivo saturacije nutrijentima (slabo reaguju na dodavanje đubriva), skladištenje nutrijenata, promenljiv sistem alokacije mineralnih elemenata i dr. (Slika 1.3.1). Pored odgovora na male količine makronutrijenata u zemljištu, brojne serpentinitičke vrste su kseromorfne, pa se stoga i nedostatak vode navodi kao jedan od važnih stresora na staništu (Proctor & Woodell, 1975). Freitas &

Mooney (1996) su poredili toleranciju na vodni stres kod dva ekotipa *Bromus hordeaceus* L. (sa peščara i serpentinita), i utvrdili da je serpentinitni ekotip bolje adaptiran na sušu, putem aktivnijeg zatvaranja stoma i održavanja nižeg intenziteta transpiracije (Kazakou et al., 2008).



Slika 1.3.1. Reakcije osam populacija vrste *Achillea borealis* Bong. na serpentinitno (gore) i nesperpentinitno zemljište (dole); S – serpentinitni ekotipovi; NS – nesperpentinitni ekotipovi (prema O'Dell & Rajakaruna, 2011).

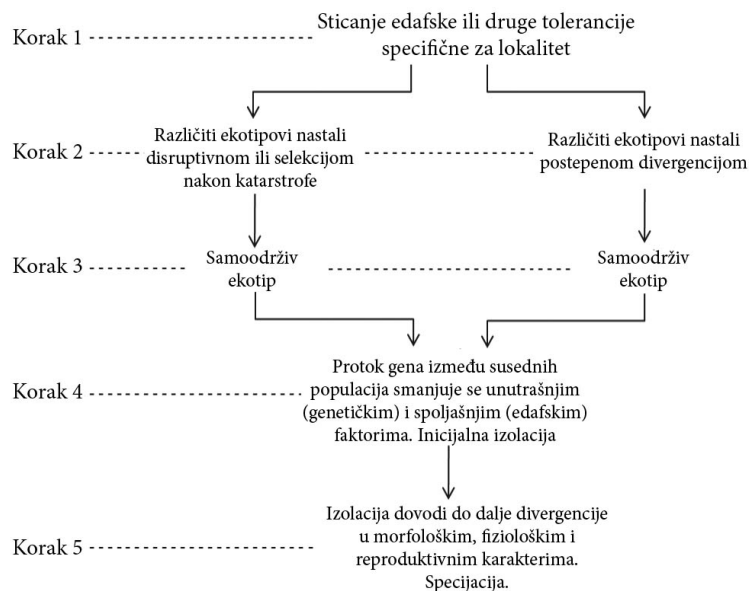
Pošto voda i nutrijenti nisu ravnomerno raspoređeni u zemljištu, biljke na serpentinitu moraju razviti korenov sistem kojim bi njihova apsorpcija bila efikasna. Iz tog razloga više ulažu u rast korena, otud makrorizija (eng. *macrorhizy*) odnosno visok odnos biomase korena i nadzemnog dela biljke (Brooks, 1987; Stevanović & Janković, 2001; O'Dell et al., 2006; Dudić et al., 2007). Sa druge strane, razrastanje korenja je i jedan od načina izbegavanja i/ili imobilizacije teških metala ili suviše količine nekih metala kojima serpentinitna zemljišta obiluju (Schulze et al., 2005). Genetski determinisana i trajno niska stopa rasta, uz visok odnos korenove prema nadzemnoj biomasi, omogućava biljci da lakše podnosi sušu i niske koncentracije esencijalnih makronutrijenata poput N, P i K (Kruckeberg, 1984; Alexander et al., 2007; O'Dell & Rajakaruna, 2011).

Kalcijum je esencijalni makronutrijent, potreban biljkama u većim koncentracijama nego magnezijum (Marschner, 2002). Odnos ova dva esencijalna mineralna elementa označen je kao najprikladniji za određivanje stresnih uslova serpentinitičkih staništa. U molarnom odnosu ova dva elementa u serpentinitičkom zemljištu po pravilu je Mg višestruko zastupljeniji. Kalcijum i magnezijum kompetiraju pri apsorpciji korenom. Visoka koncentracija Mg u odnosu na Ca može dovesti do deficijencije Ca kod neadaptiranih biljaka. Brojne vrste tolerantne na serpentinit razvile su mehanizme za savladavanje visokog molarnog odnosa Mg:Ca u serpentinitičkim zemljištima. Fiziološki mehanizmi adaptacije na visok odnos Mg:Ca obuhvataju selektivnu apsorpciju Ca korenom i translokaciju u nadzemni deo biljke, ekskluziju (neapsorpciju korenom) Mg, i sekvestraciju Mg u korenu (Lyon et al., 1971; Shewry & Peterson, 1975; Wallace et al., 1982; Kruckeberg, 1984; O'Dell et al., 2006; O'Dell & Claassen, 2006a, b; Alexander et al., 2007; Turner et al., 2010; O'Dell & Rajakaruna, 2011). Fiziološka regulacija apsorpcije Mg i Ca navedenim mehanizmima omogućava biljci da održi adekvatan odnos Mg:Ca u tkivima.

Generalno, fiziološki mehanizmi adaptacije na velike količine teških metala uključuju: 1) ekskluziju (neapsorpciju); 2) sekvestraciju (skladištenje) u različite organe; 3) toleranciju toksičnosti (Baker, 1987; Shaw, 1990; Alexander et al., 2007; O'Dell & Rajakaruna, 2011). Neke hiperakumulatorske vrste su sposobne da selektivno apsorbuju teške metale i prebace ih u listove gde dostižu izuzetno visoke koncentracije (Brooks, 1998; O'Dell & Rajakaruna, 2011; Van der Ent et al., 2013). Upoznavanje fizioloških adaptacija biljaka na serpentinit, a posebno mehanizama hiperakumulacije, od posebnog je interesa i pri odabiru vrsta za revitalizaciju i fitoremedijaciju ekosistema opterećenih teškim metalima (Salt et al., 1998; Díez Lázaro et al., 2006; Barzanti et al., 2011).

1.3.2 Ekotipska diferencijacija i modeli specijacije

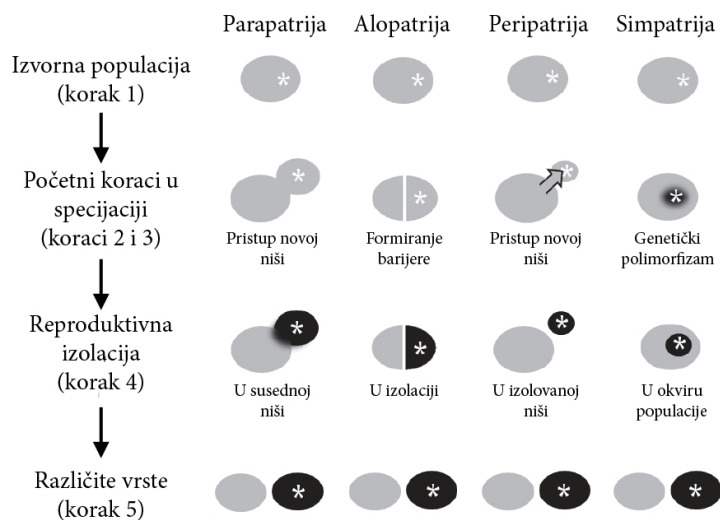
Specijacija i evolucionari razvoj nekog taksona na serpentinitu mogu se hipotetički predstaviti kroz pet sukcesivnih faza tokom razvojnog toka jedne populacije i stvaranja uslova za divergenciju – Slika 1.3.2 (O'Dell & Rajakaruna, 2011). Prvi korak je sticanje edafske tolerancije kod (nekih) jedinki jedne vrste. Ovo je preadaptivna karakteristika koja se javlja nasumičnom genetičkom mutacijom i pruža toleranciju na serpentinitne uslove, ali u okviru populacije koja raste na neserpentinitnom staništu. U drugom koraku disruptivna ili katastrofična selekcija, ili pak postepena divergencija razdvaja vrstu u ekotip koji toleriše, i onaj koji ne toleriše serpentinitne uslove. U trećem koraku se tolerantni ekotip dalje genetički diverzifikuje prema strukturnim i funkcionalnim karakteristikama. Na četvrtom koraku dešava se izolacija između dva ekotipa, čime se oba genetički fiksiraju, da bi u poslednjem, petom koraku, dalja divergencija tolerantnog ekotipa dovela do distinktno vrste.



Slika 1.3.2. Hipotetički model sticanja adaptacije na serpentinit i ekotipske diferencijacije

(izmenjeno prema O'Dell & Rajakaruna, 2011).

Različiti modeli specijacije imaju različitu izvesnost (u smislu evolucione istorije) za serpentinofite, zavisno od njihovog afiniteta prema serpentinitnoj podlozi. Parapatricija, peripatricija i simpatrija su najlogičniji modeli za ekotipsku diferencijaciju serpentinofita koje nisu strogi endemiti. Alopatrija je sa druge strane najprikladnija za vrste vezane isključivo za serpentinit (Slika 1.3.3).



Slika 1.3.3. Modeli specijacije; zvezdica predstavlja fenotipsku karakteristiku ekotipa (vrste) tolerantnog na serpentinit (izmenjeno prema O'Dell & Rajakaruna, 2011).

Disjunktno serpentinitno stanište se samo delimično može poistovetiti sa ostrvskim modelom, gde geografska razdvojenost sprečava protok gena. Ostrvski model biogeografije se na serpentinitnim staništima mora uzeti uslovno, jer su serpentinitna „ostrva” okružena drugim „kopnom”, gde raste niz drugih vrsta koje mogu naseliti „ostrvo”. Zbog ovoga je ostrvski model koristan prvenstveno za tumačenje uticaja prostorne izolovanosti na protok gena, inbriding i genetički drift (O'Dell & Rajakaruna, 2011). Serpentinitna zemljišta mogu uticati na specijaciju na dva glavna načina: prvo, adaptacija može stvoriti pre- ili post-zigotičnu reproduktivnu barijeru koja genetički izoluje serpentinitne populacije od njihovih neserpentinitnih srodnika; drugo, disjunktinim karakterom koji doprinosi geografskoj izolaciji (Kay et al., 2011).

1.3.3 Endemizam

Biljne vrste se po afinitetu prema serpentinitu mogu podeliti na više načina. Jedna od podela je na: 1) serpentinokolne vrste koje rastu isključivo na serpentinitnom zemljištu (endemiti serpentinita; obligatne serpentinofite); i 2) vrste tolerantne na serpentinit (fakultativne serpentinofite) koje mogu da prežive na serpentinitnom zemljištu, ali se nalaze i na drugim mestima gde obično i bolje rastu (Reeves et al., 1999; Kazakou et al., 2008, 2010). Pored ove podele, moguća je i ona na indiferentne (nem. *bodenvag* – one koje lutaju po različitim zemljištima), indikatorske i endemične vrste. Iako se *bodenvag* vrste čine indiferentnim na zemljište, one često na populacionom nivou pokazuju razlike u toleranciji na serpentinit. Indikatorske vrste se tipično nalaze na serpentinitu, ali ponekad (retko) se mogu naći i na neserpentinitnoj podlozi, dok su endemične vrste strogo vezane za serpentinit (Kay et al., 2011).

Ono što definiše serpentinitne ekosisteme širom sveta je velik broj lokalnih i regionalnih endemita. Razvoj endemizma različitih taksona pobuđuje veliko interesovanje istraživača. Stebbins (1942) je definisao da serpentinitni endemiti mogu biti osiromašene vrste koje su nekada bile šire, ali su danas uže rasprostranjene – paleoendemiti; ili to mogu biti i neoendemiti koji su relativno skoro formirali populacije od preadaptiranih jedinki iz populacija sa drugih podloga. Mehanizam razvoja serpentinitnih endemita proučavan je na vrstama roda *Streptanthus* u centralnoj Kaliforniji (Kruckeberg, 1954). Kod vrsta iz ovog roda je kontaktna zona „normalnog“ (peščarskog) i serpentinitnog zemljišta identifikovana kao mesto prvobitne selekcije preadaptiranih jedinki, koje formiraju ekotipove, u određenoj meri drugačije od izvorne populacije. Dalje širenje serpentinitne populacije na druga „ostrva“ ultramafičnih stena/zemljišta, može se desiti rasejavanjem semena, ili ponovnom adaptacijom od izvorne populacije. Kompleksni putevi razvoja serpentinitnog endemizma dokazani su i kod tribusa Lithospermeae fam. Boraginaceae, gde je utvrđeno da se formiranje

serpentinitskih endemita desilo više puta, i nezavisno u više grupa u okviru ovog tribusa (Cecchi & Selvi, 2009).

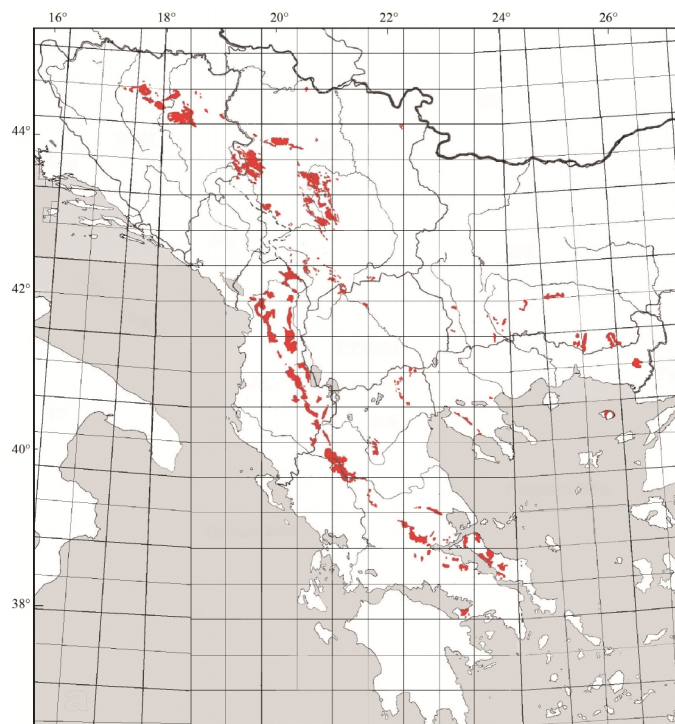
1.4 Serpentiniti i serpentinofite na Balkanskom poluostrvu

1.4.1 Ultramafične stene na Balkanskom poluostrvu

Pojava da delovi plašta dospevaju na površinu kontinenta vezana je za tektoniku ploča, tako da se pojave ovih stena dešavaju u pojasevima visoke orogene aktivnosti. Na Balkanskom poluostrvu, proces koji je doveo do pojave ultramafičnih stena na kontinentalnoj kori i njenoj površini je Alpska orogeneza (Schmid et al., 2004). Ona je rezultat sudara afričke i evropske kontinentalne ploče tokom Mezozoika, odnosno Jure. Kasno jurski tektonski događaji doveli su do navlačenja delova okeanske litosfere formirajući dinarske ofiolite u okviru Unutrašnjih Dinarida (Schmid et al., 2004).

Najveći deo evropskih serpentinitskih stena/staništa, ukoliko se izuzme Ural, nalazi se na Balkanskom poluostrvu. Distribucija većih ili manjih izolovanih blokova serpentinitske podloge pruža se od centralne Bosne prema istoku/jugoistoku odnosno centralnoj, zapadnoj i jugozapadnoj Srbiji. Zatim pružanje skreće prema jugu, ka severnoj, centralnoj i jugoistočnoj Albaniji, sve do serpentinitskih formacija u Tesaliji i Epiru u Grčkoj (Slika 1.4.1). Manje, pojedinačne pojave serpentinitske podloge nalaze se i u jugozapadnoj Bugarskoj (planine Vlahina i Ogražden na zapadu, u centralnim i istočnim Rodopima), severnoj Makedoniji (klisura reke Pčinje), istočnoj Srbiji (Deli Jovan) i središnjoj Grčkoj (Eubeja, Geranija, Kalidromo) (Pavlova et al., 2003; Stevanović et al., 2003; Pavlova, 2004, 2010; Jakovljević et al., 2011). Većina navedenih serpentinitskih stena je jurske starosti, i čini deo Unutrašnjih Dinarskih Alpa (Ćirić, 1996). Ređi su i izolovaniji slučajevi ultramafita paleozojske starosti (Ćirić, 1996; Dudić

et al., 2007). Navedena starost odnosi se na vreme prvog smeštanja u geološku sredinu u kojoj se nalaze, a ne na vreme formiranja stena (Popević & Karamata, 1996).



Slika 1.4.1. Distribucija ultramafičnih stena/zemljišta (crveno) na Balkanskom poluostrvu (izmenjeno prema Stevanović et al., 2003).

Najveći serpentinitički kompleksi u Srbiji uključuju delove doline Ibra, Brđansku klisuru, planine ili delove planina Zlatibor, Suvobor, Maljen, Tara, Mokra Gora, Goč, Stolovi, Kopaonik, Ostrovica, Koznik, okoline gradova Peć i Orahovac. Takođe, u Srbiji postoji više manjih izolovanih pojava serpentinita – Avala, Deli Jovan i dr. (Tatić & Veljović, 1992; Stevanović et al., 2003; Jakovljević et al., 2011).

Dok su na nekim delovima serpentinitički masivi goli, bez zemljišta i vegetacije, na drugim mestima ih prekriva zemljište različitih dubina, kao i raznovrsna travna ili šumska vegetacija, a često i antropogeno izmenjeni biljni pokrivači, posebno pašnjaci. Razlike u prirodnoj vegetaciji donekle oslikavaju mineraloški i petrološki sastav stena, vreme pojave kao i stepen serpentinizacije. U tabeli 1.4.1 dat je hemijski sastav nekih mafičnih i ultramafičnih stena sa Balkanskog poluostrva (Tatić & Veljović, 1992).

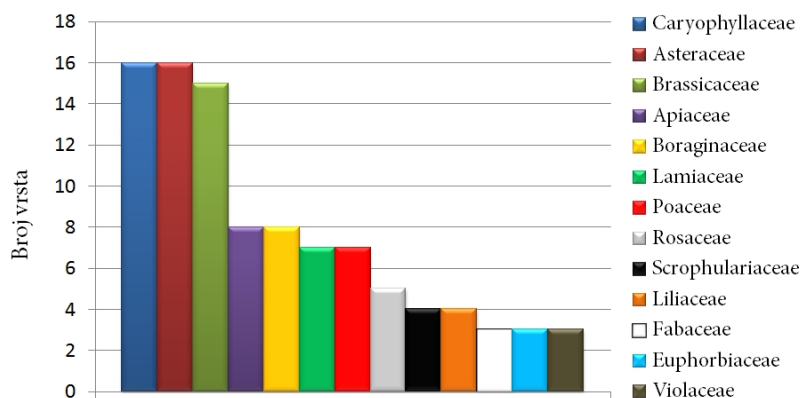
Tabela 1.4.1. Hemijski sastav (%) mafičnih i ultramafičnih stena na Balkanskom poluostrvu; tr – tragovi, n.d. – nije detektovano (izmenjeno prema Tatić & Veljović, 1992).

Stena	Lokalitet	SiO ₂	TiO ₂	Al ₂ O ₃	Cr ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃	FeO	MnO	NiO	MgO	CaO	Na ₂ O	K ₂ O	P ₂ O ₅	
Krupnozrni gabro	Kolnic	46,74	0,53	18,85	n.d.	2,34	3,62	0,15	n.d.	10,07	14,56	1,44	0,56	n.d.	
	Maljen	47,12	0,09	16,4	n.d.	3,61	2,93	tr.	n.d.	10,21	14,33	1,55	0,64	tr.	
	Bogut. banja	47,47	0,07	14,25	n.d.	4,36	4,79	0,08	n.d.	11,0	11,67	1,55	0,46	0,1	
Dialagit	Brezovica	51,8	tr.	1,75	0,18	1,39	3,41	0,07	tr.	18,79	20,76	0,26	0,49	-	
Gabro	Kožuh	46,51	0,29	17,8	n.d.	2,52	3,71	0,12	n.d.	10,4	15,12	1,43	0,38	tr.	
Harcburgit	Bogut. banja	38,87	tr.	1,58	0,11	7,86	1,27	tr.	0,1	37,09	1,1	0,11	tr.	n.d.	
	Lerzolit	Maljen	38,41	tr.	3,41	0,28	4,59	7,77	0,13	n.d.	38,24	2,58	0,34	tr.	-
	Višegr. banja	40,7	tr.	2,81	0,2	2,21	6,19	0,25	0,21	38,2	2,74	0,42	0,14	-	
	Kožuh	38,84	0,79	6,81	tr.	7,1	3,86	0,18	tr.	28,12	4,95	0,62	0,24	tr.	
Olivin, gabro i peridotit	Maljen	42,89	tr.	7,11	tr.	4,31	3,86	0,1	n.d.	27,57	7,07	1,04	0,8	n.d.	
	Višegr. banja	42,88	0,07	22,24	tr.	1,53	2,94	0,1	n.d.	14,03	12,14	1,59	0,24	tr.	
	Bogut. banja	47,26	tr.	18,62	tr.	4,07	2,92	0,14	n.d.	10,51	12,3	2,12	0,3	n.d.	
Serpentinit	K. Mitrovica	38,16	tr.	0,92	0,31	7,54	0,82	0,12	0,2	37,52	0,61	tr.	-	-	
	Partizanske v.	38,12	tr.	1,21	0,2	4,81	2,42	0,13	0,22	36,51	0,63	0,61	0,13	-	
	Duboštica	40,12	tr.	0,21	0,5	6,22	0,84	tr.	0,21	38,41	1,013	tr.	-	-	
	Zlatibor	41,58	0,1	3,48	0,19	1,81	6,48	0,08	0,17	37,5	3,5	0,47	0,16	n.d.	
Serpentinizovani harzburgit	Priboj (Lim)	40,4	tr.	0,91	0,14	8,6	0,77	0,1	0,12	35,41	1,26	tr.	-	n.d.	
	Konjuh	41,32	tr.	1,61	0,2	3,93	5,34	0,11	tr.	39,21	2,14	0,32	0,09	tr.	
	Trokolit	Deli Jovan	39,13	0,1	13,51	1,3	3,79	5,2	0,13	n.d.	23,61	6,5	0,83	tr.	
	Višegr. banja	43,13	tr.	21,93	n.d.	1,61	2,72	0,3	n.d.	13,5	11,03	1,54	0,5		
	Konjuh	37,58	0,03	10,65	0,1	7,08	2,87	0,07	n.d.	23,5	5,49	1,11	0,32	n.d.	

1.4.2 Biljni svet serpentinita Balkanskog poluostrva

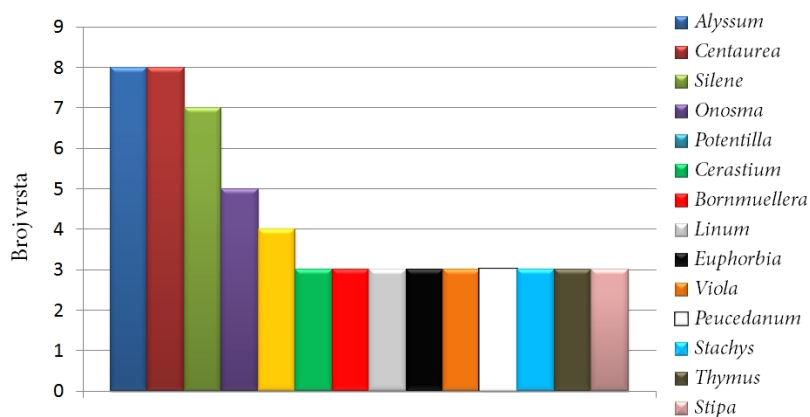
Već su prve studije flore Balkanskog poluostrva u 19. i početkom 20. veka razmatrale biljne vrste na serpentinitnim terenima. Tako je Pančić (1859) konstatovao da se serpentinitne vrste javljaju na tamnom zemljištu koje se veoma zagreva tokom leta, a uz to je sušno i krupnozrno teksture. Iako serpentinitna staništa naseljava manji broj vrsta nego staništa na drugim geološkim podlogama, flora serpentinitofita Balkana, kao i drugih oblasti u svetu, odlikuje se relativno visokim nivoom endemizma. Ova specifičnost rezultat je prisustva taksona različitog porekla i starosti, kao i brojnih edafskih ekotipova. Tako serpentinitna područja Kalifornije čine samo 1% ukupne površine države, ali na toj površini raste 10% biljaka specifičnih za celu Kaliforniju. Većina ovih taksona evoluirala je u poslednjih 10 miliona godina, za većinu se smatra da su neoendemiti ili "ostrvske" vrste koje su se skoro razvile od predaka sa

neserpentinitskih zemljišta, dok manji broj čine relikti ili paleoendemiti – vrste čiji su preci na drugim supstratima odumrli (Harrison & Inouye, 2002).



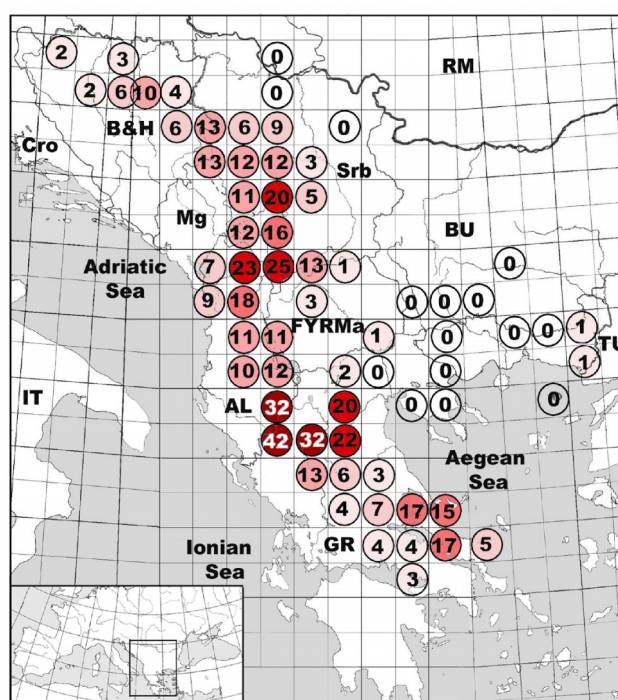
Slika 1.4.2. Broj endemičnih taksona serpentinofita Balkanskog poluostrva u 13 najbrojnijih familija (prema Stevanović et al., 2003).

Situacija u Kaliforniji uporediva je sa onom na Balkanskom poluostrvu. Ukupno endemiti Balkanskog poluostrva broje više od 2200 taksona. Od toga 335 do 350, odnosno 15 do 16 %, predstavlja taksoni koji se mogu naći na serpentinitu, iako je površina pod ovom podlogom znatno manja od tog procenta. Prema Stevanović et al. (2003), ukupan broj obligatnih serpentinitskih endemita na Balkanskom poluostrvu je 123, odnosno 6% ukupne endemične flore poluostrva. Floristički sastav ovih obligatnih endemita obuhvata 123 taksona na nivou vrste ili podvrste, u okviru 30 familija, i 73 roda. Na slikama 1.4.2 i 1.4.3 prikazane su brojnosti taksona u familijama, i broj vrsta u okviru najzastupljenijih rodova.



Slika 1.4.3. Broj endemičnih taksona serpentinofita Balkanskog poluostrva u 14 najzastupljenijih rodova (prema Stevanović et al., 2003).

Raspored familija u okviru serpentinitne flore odgovara raznovrsnosti celokupne flore poluostrva. Izolacija kakvu predstavljaju „ostrva” serpentinitne podloge doprinela je stvaranju i očuvanju velikog broja lokalnih, regionalnih i trans-regionalnih endemita u okviru serpentinitnih oblasti. Na Balkanskom poluostrvu, postoje centri serpentinitnog endemizma (Slika 1.4.4), kao i trend rasta broja endemita od severne Bosne, preko zapadne i centralne Srbije, prema jugozapadu Srbije, Albanije, sve do severne i severozapadne Grčke (Stevanović et al., 2003).



Slika 1.4.4. Broj obligatnih serpentinitnih taksona u 67 UTM kvadrata
(izmenjeno prema Stevanović et al., 2003).

U starijoj literaturi se mogu naći i drugačiji stavovi o tome koje taksonne treba ubrojati u obligatne serpentinitne endemite: prema Tutin et al. (1964–80) u pitanju je 45 taksona, a prema Tatić & Veljović (1982, 1992) to je svega 16 vrsta koje korenom ostvaruju neposredan kontakt sa matičnom stenom.

1.5 Opšte odlike ispitivanih biljaka

Među biljnim vrstama koje rastu na serpentinitnim staništima Srbije su i *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörf., *Cheilanthes marantae* (L.) Domin., i *Seseli rigidum* Waldst. et Kit., koje su predmet ove doktorske disertacije. Pored drugih razlika, u ekološkom smislu se ove tri vrste razlikuju i prema afinitetu kojim je njihova distribucija vezana za serpentinit. *Halacsya sendtneri* je cvetnica koja spada u grupu strogih endemita – isključivo živi na serpentinitu, edafski endemit. Paprat *Cheilanthes marantae* je indikatorska vrsta – najčešće na serpentinitu, mada postoje populacije i na drugim geološkim podlogama. *Seseli rigidum* je cvetnica, jednako učestala na serpentinitu i drugim podlogama, uslovno rečeno indiferentna prema serpentinitnoj podlozi.

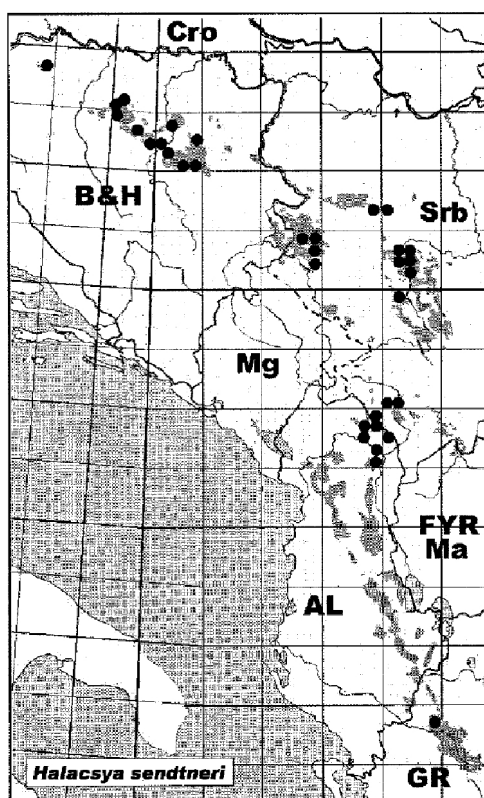
1.5.1 *Halacsya sendtneri*

Halacsya sendtneri (Boiss.) Dörf. (narodno ime: cvakija) je monotipska vrsta iz familije Boraginaceae, jedna od osam obligatnih serpentinofitna iz ove familije koje rastu na Balkanskom poluostrvu (Slika 1.5.1).



Slika 1.5.1. *Halacsya sendtneri* – Levo: busen na lokalitetu Brđanska klisura; Desno: cvet na lokalitetu Ravnik (Foto: Vicić D, maj 2012).

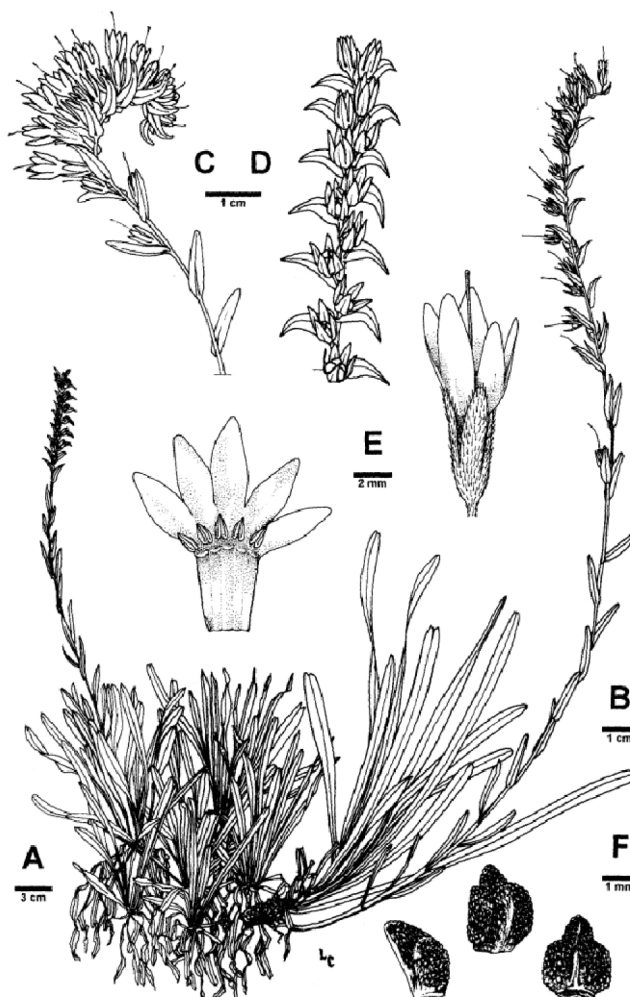
Raste na toplim i otvorenim stenovitim serpentinitским staništima, na nadmorskim visinama između 190 i 1500 m (Šilić, 1984). Odlikuje se disjunktnom distribucijom na Balkanskom poluostrvu (Slika 1.5.2). Od severne i severoistočne Bosne: Maglaj, Žepče, Zavidovići, okolina Olova, Višegrada, Gostovića, Mamenice, preko zapadne Srbije: Ozren, Goleč, u okolini Uvca, Kameničke reke, Zlatibor, Stolovi, Raška, Rogozna, Orlovac, Gornja kamenica, Brđanska klisura, klisura Crnog Rzava, Mokra Gora, sve do Albanije (Novak, 1928; Pavlović, 1962; Cincović & Kojić, 1974; Šilić, 1984).



Slika 1.5.2. Distribucija *H. sendtneri* na Balkanskom poluostrvu (prema Stevanović et al., 2003).

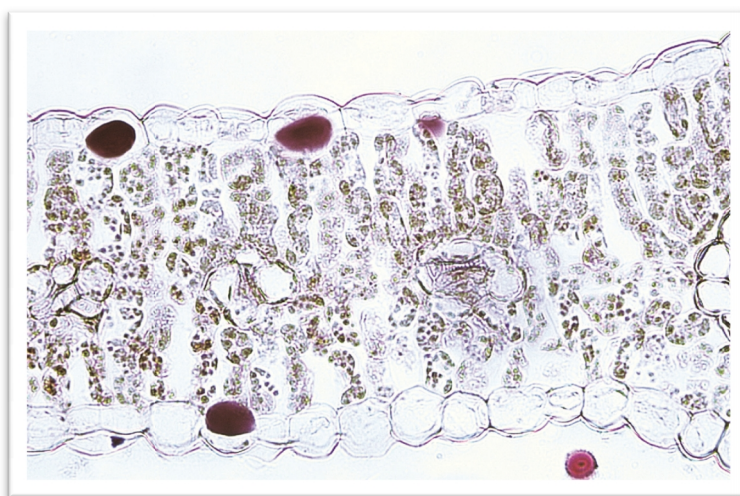
Halacsya sendtneri je višegodišnja zeljasta vrsta, i pripada životnoj formi busenastih hamefita. Male je do srednje visine (3-30 cm). Koren biljke je veoma masivan i sa vrlo izraženim perifernim slojem kore (Slika 1.5.3). Prelaznu zonu između korena i stabla štite osušeni listovi od prethodne sezone. Uski lancetasti listovi su raspoređeni u okviru busena, i dugi su 4-12 cm, a široki 5-7 mm. Debljina lista sa debelom kutikulom kreće se od 243 do 314 μm . Listovi su jasno zelene boje, često kontrastni u odnosu na

sivkasto-svetlo zelene glabrescentne listove drugih serpentinofita (Stevanović et al., 1995). Listovi su amfistomatični, sa krupnim trihomima na obe strane lista, češćim po ivici lista. Generalno su listovi skleromorfne strukture sa zadebljalim antiklinalnim zidovima ćelija epidermisa (Slika 1.5.4). Mezofil je 200 do 284 μm deo i diferenciran je na palisadno i sunderasto tkivo. Palisadni parenhim je kompaktan i izolaterano uređen, razvijeniji adaksijalno nego abaksijalno. Hloroplasti su pravilno vertikalno uređeni duž zidova palisadnih ćelija. Dvoslojno sunderasto tkivo nalazi se između bilateralno postavljenog parenhima. Odnos palisadnog prema sunderastom tkivu je 2:1 ili čak 3:1. Nema upadljivo izražene serpentinomorfoze, već više uobičajene kseroheliomorfoze (Stevanović et al., 1995).



Slika 1.5.3. *Halacsya sendtneri*. A – habitus, B – cvetajuće stablo, C – tokom cvetanja, D – stablo sa plodovima, E – cvet, F – seme (prema Cecchi & Selvi, 2009).

Halacsya je edifikatorska vrsta u nekoliko endemičnih serpentinitičkih zajednica iz reda *Halacsyetalia sendtneri* H. Ritter-Studnička 1970, koje generalno karakteriše mali broj vrsta. To su zajednice *Halacsya sendtneri-Potentilla mollis* Z. Pavlović 1955, *Potentillo-Halacsyetum sendtneri* H. Ritter-Studnička, 1963, *Carex humilis-Halacsya sendtneri* Krause & Ludwig 1956, *Festuco duriusculae-Euphorbietum glabriflorae* S. Jov., R. Jov. (1989) 1992 (Stevanović et al., 1995).



Slika 1.5.4. Poprečni presek kroz list *H. sendtneri* (Foto: Živković I, 2011).

Geografska izolovanost vrste *H. sendtneri*, kao i kompleksna filogenija porodice Boraginaceae, pobuđuje veliko interesovanje taksonoma. Thomas et al. (2008) bavili su se vrstama roda *Lithodora* koju čini devet vrsta iz tribusa *Lithospermeae* porodice Boraginaceae, u koji spada i *H. sendtneri*. Oni su utvrdili postojanje dve grupe *Lithodora*, od kojih je jedna srodnija monotipskim rodovima *Marietis*, *Paramoltkia* i *Halacsya*. Obligatni serpentinitički endemizam pojavio se nezavisno u dve klade ovog tribusa: *Onosma-Echium* i *Halacsya-Paramoltkia*, dok je u kladi *Alkanna-Podonosma* serpentinitičnost prisutna samo fakultativno (Cecchi & Selvi, 2009). Nasuprot tome u kladi *Moltkia* nema ove edafske specijalizacije (Stevanović et al., 1995; Stevanović et al., 2003). Daljim razjašnjavanjem filogenije vrsta iz porodice Boraginaceae, utvrđena je polifiletska evolucija adaptacije na serpentinit kod roda *Onosma* (Cecchi et al., 2011). Kod *H. sendtneri* je utvrđena niža heterozigotnost nego kod drugih rodova i vrsta iz te

familije. Kod nekih populacija, heterozigotnost je bila niža i od vrednosti tipičnih za samooprašujuće vrste (Coppi et al., 2014).

Kao izolovan takson, stara i retka vrsta, *H. sendtneri* privlači pažnju i biohemičara, tako da je u njenim tkivima utvrđen visok sadržaj fenolnih supstanci, i njihova visoka ukupna antioksidativna aktivnost (Nićiforović, 2010). Pored antioksidativne, ekstraktima ove vrste utvrđena je i određena antibiotska, kao i antimikotička aktivnost (Mašković et al., 2012a, b).

1.5.2 *Cheilanthes marantae*

Cheilanthes marantae (L.) Domin. (syn. *Notholaena marantae* (L.) Desv.) (narodno ime: pljevika) pripada porodici Pteridaceae (subfamilija Cheilanthoideae),



koju čini 53 vrste poikilohidričnih i homojohidričnih paprati (Amidžić, 1996; Christenhusz et al., 2011). Raste u pukotinama stena, ili na plitkom zemljištu, pretežno na serpentinitskoj i peridotitskoj geološkoj podlozi (Slika 1.5.5), zbog čega se označava kao vrsta indikatorska za ovu geološku podlogu (Selvi, 2007; Pavlova, 2010). Preglacialni je reliktni serpentinita, verovatno iz donjeg pliocena (García-Barriuso et al., 2011).

Paleosuptropskog je rasprostranjenja, relativno česta u Mediteranu (Pirinejsko i Apeninsko poluostrvo), na severnoatlantskim ostrvima, Balkanskom poluostrvu, Krimu, Kavkazu, Estoniji i jugozapadnoj Aziji, sve do Himalaja (Kruckeberg, 1964; Vukičević, 1970; Pavlova et al., 2003; Selvi, 2007).

Slika 1.5.5. Habitus *Cheilanthes marantae*

(prema Thomé WO, 1885).



Slika 1.5.6. *Cheilanthes marantae* u pukotini stene: Levo: Brđanska klisura;

Desno: Klisura Đetinje (Foto: Vicić D, 2012).

Cheilanthes marantae pripada životnoj formi rozetaste hemikriptofite (Selvi, 2007). Rizom je snažan, puzeći, gusto pokriven tankim rdasto-mrkim ljuspama (Slika 1.5.6). Listovi dužine 10–35 cm rastu uspravno u grupama, sa peteljkom do grananja skoro iste dužine kao i liskom, ali značajno drugačije građenom. Listovi paprati (eng. *frond*) su duguljasto trouglasti, dvostruko perasto deljeni, kožasti i trajni (Amidžić, 1996). Odlikuje je poikilohidričnost, tako da prilikom desikacije može da izgubi i do 94% vode (Kessler & Siorak, 2007). S obzirom da je zavisnost od vlažnosti često ekološki faktor ograničenja rasta i širenja paprati, sposobnost nekih vrsta iz familije Pteridaceae, među njima i *C. marantae*, da dobro uspeavaju u aridnim staništima, odnosno njena poikilohidričnost, takođe privlači pažnju istraživača (Rothfels et al., 2008).

1.5.3 *Seseli rigidum*

Seseli rigidum Waldst. et Kit. (Apiaceae) (narodno ime: devesilje) je fakultativno serpentinitiska vrsta koja naseljava krečnjačke i serpentinitiske kamenjare u brdsko-planinskom i subalpijskom regionu, a po arealu pripada dakijsko-pontskom flornom

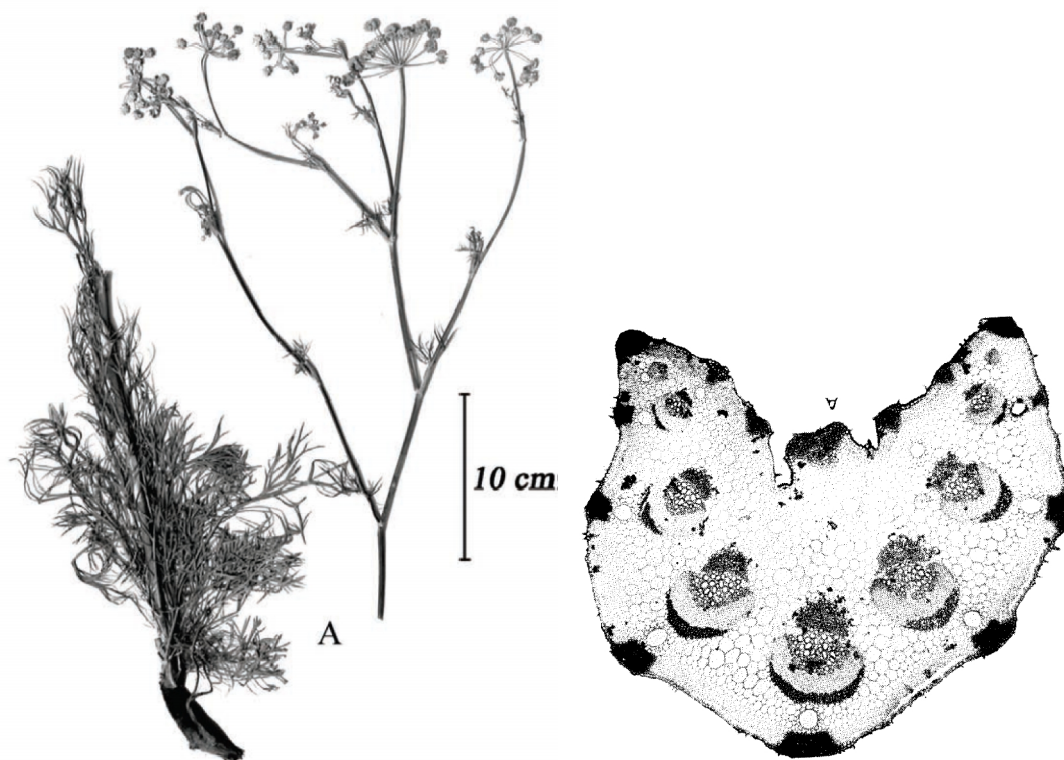
elementu. Rasprostranjena je od Balkanskog poluostrva (uglavnom istočnih delova) na zapadu, do Ukrajine na istoku (Stjepanović et al., 1970; Nikolić, 1973; Dudić et al., 2007).



Slika 1.5.7. *Seseli rigidum*. Levo: na serpentinitu Brdanske klisure; Desno: na krečnjačkoj podlozi kod Ovčar Banje (Foto: Vicić D, 2012).

Ova višegodišnja zeljasta biljka ima vretenast, krupan i odvraneo koren. Oko listova nalaze se ostaci lisnih drški i listova iz prethodnih sezona. Stablo je uspravno, visoko do 50 cm, štitasto razgranato. Listovi su na kratkim drškama, dvostruko perasto deljeni (Slika 1.5.7), dok su gornji listovi koji polaze sa stabla manji. Cvasti su štitaste sa 10–25 zrakova dužine oko 4 cm. Cvetovi su beli, a cveta od jula do septembra. U svim delovima biljke poseduje tipične uljne rezervoare, uvek ispod provodnih snopića (Slika 1.5.8). List je kseromorfne građe, odlikuje se višeslojnim i zbijenim palisadnim tkivom, sa obe strane lista, zbijenim sunderastim tkivom, veoma razvijenom kutikulom i dlakama sa obe strane lista (Stjepanović et al., 1970). Istraživanjem jedinki *S. rigidum* sa serpentinita utvrđeno je da je u vegetativnom stadijumu koncentracija etarskih ulja mnogo viša u listovima rozete nego u korenu, dok je u generativnom stadijumu najviše ulja u zelenim plodovima, kao i zrelim plodovima, a najmanja u cvastima, listovima, stablu, odnosno u korenu. Spoljašnji faktori (intenzitet svetlosti, strujanje vazduha)

moгу da utiču na smanjenje količina etarskih ulja u različitim organima (Stjepanović et al., 1970).



Slika 1.5.8. Levo: Herbarizovan primerak *S. rigidum* sa serpentinitne podloge (prema Dudić et al., 2007). Desno: Poprečni presek lisne drške *S. rigidum* – uljni rezervoari ispod snopića (prema Stjepanović et al., 1970).

Vrsta *S. rigidum* grupa pažnju istraživača iz oblasti biohemije i farmacije privlači zbog visoke zastupljenosti esencijalnih ulja (Šavikin-Fodulović et al., 2006), i antifungalnog potencijala njenih ekstrakata (Stojković et al., 2009).

2 CILJEVI RADA

- Uzorkovanje jedinki iz populacija vrsta *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörf., *Cheilanthes marantae* (L.) Domin. i *Seseli rigidum* Waldst. et Kit, sa svakog od istraživanih staništa i definisanje klimatskih, orografskih i uslova staništa na kojima su formirane njihove populacije.
- Utvrđivanje kvantitativnih parametara edafskih uslova u tri serpentinitiska i jednom krečnjačkom staništu merenjem hemijskih i fizičkih osobina zemljišta iz rizosfere tri odabrane vrste. Prema postavljenoj hipotezi, zajedničko serpentinitisko stanište za tri vrste pružaće osrednje uslove zemljišnih i/ili drugih ekoloških faktora između tri obrađena serpentinitiska staništa.
- Utvrđivanje intenziteta akumulacije i tipa alokacije metala u različita biljna tkiva, posebno akumulacije mineralnih elemenata i metala specifičnih za serpentinitiska zemljišta. Na osnovu alokacijskog odgovora, i drugih osobina izabranih biljaka, objašnjavanje adaptivnog odgovora istraživanih vrsta na serpentinitiska staništa, i različitog stepena vezanosti za njih: obligatna, indikatorska i fakultativno serpentinitiska vrsta. Posebna pažnja biće posvećena uticaju fizičko-hemijskih uslova serpentinitiskog zemljišta.
- Utvrđivanje sezonske dinamike akumulacije mineralnih elemenata, radi definisanja sezonskog odgovora svake od tri ispitivane vrste na visoke količine jednih, kao i niske količine drugih mineralnih elemenata u zemljištu.
- Utvrđivanje dinamike sezonskih promena količina fotosintetičkih pigmenata u listovima izabranih biljaka, sa ciljem definisanja adaptivnog odgovora fotosintetičkog aparata jedinki iz serpentinitiskih populacija na klimatsko-orografsko-zemljišne uslove na staništu, i neposrednijeg uticaja neke od komponenti edafskih uslova.

- Utvrđivanje sezonske dinamike intenziteta fotosinteze, stomaterne provodljivosti i transpiracije listova vrste *Halacsya sendtneri* sa dva njena staništa, kako bi bila određena efikasnost fotosintetičkog aparata, najproduktivnija sezona i zavisnost fotosinteze u odnosu na svetlosni i vodni režim staništa, mineralni režim zemljišta i različite razvojne tačke u životnom ciklusu vrste.
- Određivanje prisustva endomikorize kod tri istražene vrste, kako bi ova simbioza bila razmotrena u okviru ukupnog adaptivnog odgovora kojim se biljke rešavaju dela stresnih edafskih uslova na staništu.

3 MATERIJAL I METODE

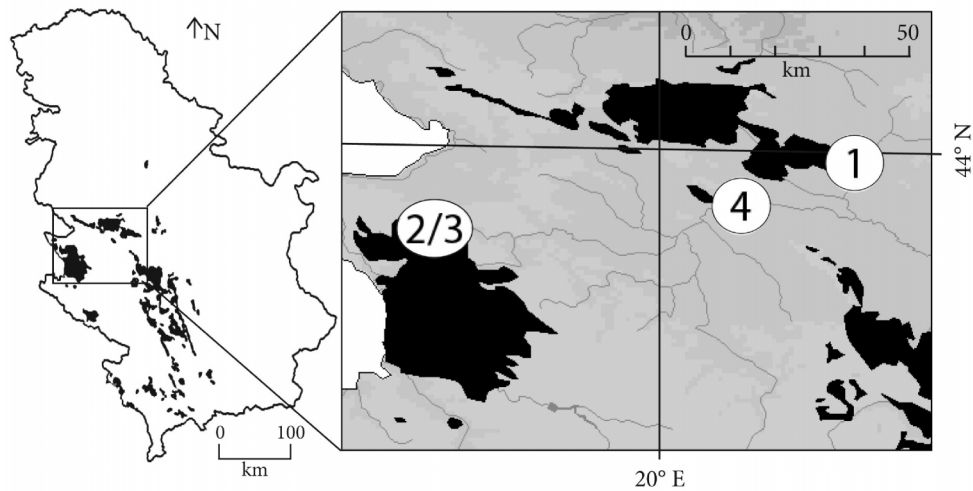
3.1 Izbor istraživanih staništa

Izbor staništa sa kojih je uzorkovano zemljište i primerci istraživanih biljaka izvršen je tako da jedno serpentinitno stanište istovremeno sadrži populacije sve tri vrste od interesa. Pri tome se na njemu jedinice sve tri vrste nalaze na međusobnom udaljenju ne većem od jednog metra, kako bi analiza zemljišta bila reprezentativna. Za svaku od tri vrste je radi uporedne analize određeno još po jedno stanište, za serpentinit na dva različita staništa na serpentinitnoj podlozi, a za fakultativnu serpentinitu i stanište na krečnjačkoj geološkoj podlozi. Tako su analizirana ukupno četiri različita staništa.

Odabrana staništa nalaze se u zapadnoj Srbiji: **Brđanska klisura (BR)** u opštini Gornji Milanovac, **Ravnik (RA)** i **klisura Đetinje (DJ)** u opštini Užice, i **Ovčar Banja (OB)** u opštini Čačak. Prva tri lokaliteta su na serpentinitnoj, a četvrti sa krečnjačkoj geološkoj podlozi. Na lokalitetu Brđanska klisura nalaze se populacije sve tri istraživane vrste biljaka. Na lokalitetu Ravnik nalazi se populacija vrste *H. sendtneri*, na lokalitetu klisura Đetinje populacija vrste *C. marantae*, a na krečnjačkom lokalitetu Ovčar Banja populacija vrste *S. rigidum*. Mapa lokaliteta, geografske koordinate i osnovne geografske odlike lokaliteta date su na Slici 3.1.1, i u Tabeli 3.1.1. Podaci o geografskim koordinatama i nadmorskoj visini dobijeni su GPS uređajem „Garmin“. Dijagrami koji reprezentuju klimatske prilike u blizini istraživanih lokaliteta dati su u Prilozima 1, 2 i 3.

Tabela 3.3.1. Lokaliteti uzorkovanja, geološka podloga, geografske koordinate, nadmorska visina, orijentacija i nagib.

Br.	Lokalitet uzorkovanja	Geološka podloga	Geografske koordinate		Nadmorska visina (m)	Nagib	
			širina	dužina		orij.	°
1	Brđanska klisura	serpentinit	43°59'22,1"	20°25'34,2"	383	SW	45
2	Ravnik	serpentinit	43°51'39,5"	19°35'4,7"	616	S-SW	30
3	Klisura Đetinje	serpentinit	43°51'22,9"	19°35'40,1"	600	E-SE	65
4	Ovčar Banja	krečnjak	43°54'0,8"	20°11'47,6"	294	NW	70

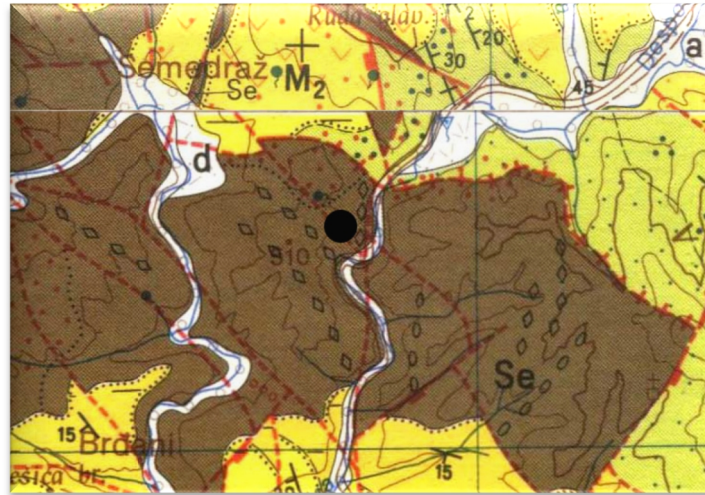


Slika 3.1.1. Mapa lokaliteta. Levo: Republika Srbija sa distribucijom serpentinitičkih stena/staništa. Desno: Bliža mapa lokaliteta. 1) Brđanska klisura, 2) Ravnik, 3) Klisura Đetinje, 4) Ovčar Banja.

3.1.1 *Brđanska klisura*

Brđanska klisura nalazi se u blizini mesta Brđani, na oko 8 km od Gornjeg Milanovca, na putu ka Čačku. Reka Despotovica teče u podnožju klisure. Podlogu čine serpentiniti, serpentinisani peridotiti i peridotiti, jurske starosti (Timotijević, 1994). Planinu Vujan istočno od klisure, čine delimično identični serpentinitički masiv, a delimično peščari, koji ovu klisuru i okružuju sa dela severne strane – Slika 3.1.2 (Filipović et al., 1967; Brković et al., 1977). Sa južne strane nalaze se pretežno peščari, glinci, laporci i laporoviti krečnjaci poreklom iz donjeg i srednjeg miocena, ali i aluvijum u koritu Despotovice. Masiv se prema zapadu nastavlja serpentinitičkim stenama još oko 20 kilometara, linijom planina Povlen, Maljen i Suvobor.

Istraživane biljke uzorkovane su sa jugozapadne padine, nagiba oko 45°. Ova padina je izuzetno sušna, pogotovo na višim delovima pri vrhu grebena, odakle su biljke i uzorkovane (Slika 3.1.3). Sušni uslovi traju najčešće od jula, do septembra. Lokalna klima je topla i sušna, sa intenzivnom insolacijom ($\approx 600 \text{ W m}^{-2}$), i niskom relativnom vlažnošću, do 50% tokom leta (Stevanović et al., 1995).



Slika 3.1.2. Izvod iz osnovne geološke karte za lokalitet Brđanska klisura.

Crnim krugom obeleženo je tačno mesto uzorkovanja (prema OGK za Gornji Milanovac i Čačak, Filipović et al., 1967; Brković et al., 1977).



Slika 3.1.3. Padina u Brđanskoj klisuri sa koje su uzorkovane jedinice istraživanih populacija
(Foto: Vicić D, maj 2012).

Vegetaciju Brđanske klisure čini pretežno travna vegetacija. Česte su pojave velikih serpentinitskih blokova stena (1-2 m), koje su mestimično obrasle lišajevima. Međutim, iako izgleda vrlo otvorenog tipa (pogotovo na početku vegetacijske sezone), na manje strmim delovima travna vegetacija može potpuno da prekriva nešto razvijenije

zemljište, koje je i dalje veoma plitko – do 10 cm. Prema Stevanović et al. (1995) karakteristični cenobionti serpentinitne zajednice u Brđanskoj klisuri su: *Halacsya sendtneri* (2.2), *Stipa novakii* (2.3), *Chrysopogon gryllus* (2.2), *Potentilla arenaria* var. *tommasiniana* (1.3), *Silene paradoxa* (1.2), *Genista friwaldskyi* (1.1), *Allium moschatum* (+.3), *Allium flavum* (+.2), *Bromus fibrosus* (+.2), *Medicago prostrata* (+.2), *Sedum serpentini* (+.2), *Galium album* (+.2), *Artemisia lobelii* (+.1), *Aethionema saxatile* (+.1), *Erysimum cuneifolium* (+.1), *Cheilanthes marantae* (+.1), *Silene bupleuroides* (+.1), *Melica ciliata* (+.1). U vlažnijim udolinama okolnih grebena, kojima se sliva meteorska voda, javlja se gušća žbunasta vegetacija, ili vegetacija niskog drveća (Slika 3.1.4).



Slika 3.1.4. Brđanska klisura – vlažnije udoline (Foto: Vicić D, 2012).

3.1.2 Ravnik

Lokalitet Ravnik nalazi se u blizini naselja Kremna, u opštini Užice. Kremansku kotlinu čine laporci, dolomiti, konglomerati i peščari, tercijarne starosti. Kotlina je sa svih strana okružena jurskim stenama sa serpentinitima i harcburgitima (Slika 3.1.5). Kompleks ultramafičnih stena se nastavlja nekoliko kilometara na sever i istok, nešto više na zapad, i najvećim delom prema jugu gde obuhvata Zlatiborski ultramafični masiv, najveći te vrste u Srbiji, i među najvećim u ovom ofiolitskom pojasu (Popević & Karamata, 1996).



Slika 3.1.5. Izvod iz osnovne geološke karte za lokalitete Ravnik i klisura Đetinje u okolini Kremne. Crvenim kvadratom obeležen je lokalitet Ravnik. Zelenim trouglom obeležen je lokalitet klisura Đetinje (Prema OGK za Užice, Mojsilović et al., 1977).

Vegetaciju na lokalitetu Ravnik čini šuma belog bora (*Pinus sylvestris* L.), u čijem donjem spratu raste vrsta *H. sendtneri* (Slika 3.1.6). Nagib terena iznosi oko 30°, a padina je okrenuta prema jugu-jugoistoku. Na površini zemljišta sunčeva iradijacija je umanjena granama belog bora. Zemljište je plitko sa velikom količinom nerazgrađene organske supstance, pre svega četina borova. I pored šumske vegetacije, dubina zemljišta ne prelazi 10 cm.



Slika 3.1.6. Lokalitet Ravnik. Levo: Šuma belog bora na lokalitetu. Desno: prizemni sprat šume sa jedinkom *H. sendtneri* (Foto: Vicić D, maj 2012).

3.1.3 Klisura Đetinje

Drugi lokalitet u blizini mesta Kremna, u klisuri Đetinje, (Slika 3.1.5, zeleni trougao) se prema osnovnoj geološkoj karti petrološki i geološki ne razlikuje od lokaliteta Ravnik. Međutim tip staništa i vegetacija veoma su različiti. Na padinama klisure reke Đetinje, u blizini starog mosta za uskotračnu železnicu, vegetacija je vrlo slabo razvijena. Na istočno-jugoistočnoj padini klisure raste i paprat *Cheilanthes marantae*, čije su jedinke uzorkovane. Zemljište je plitko jer ga pre svega čini serpentinitiski sipar, odnosno usitnjena i mobilna matična stena na veoma strmom terenu (Slika 3.1.7, Tabela 3.1.1). Reka Đetinja teče klisurom, oko 20 metara niže od mesta uzorkovanja. Reka čini vazduh vlažnim tokom cele godine, time i uslove na staništu manje sušnim.

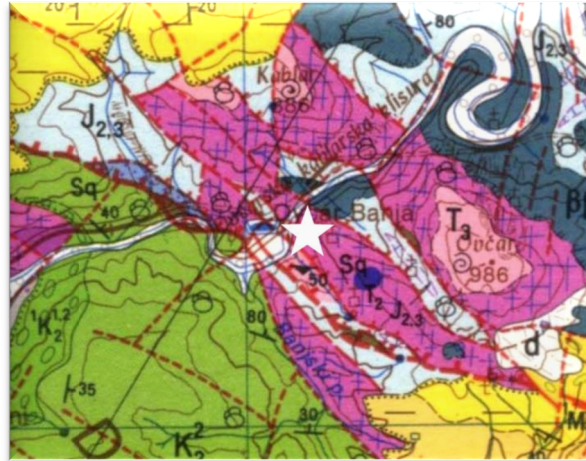


Slika 3.1.7. Lokalitet: Klisura Đetinje – serpentinitiski sipar (Foto: Vicić D, maj 2012).

3.1.4 Ovčar Banja

Krečnjački lokalitet Ovčar Banja nalazi se u blizini istoimenog naselja. Geološku podlogu na mestu uzorkovanja čine masivni krečnjaci iz gornjeg trijasa, ali se u blizini nalaze i različite, uglavnom karbonatne stene iz trijasa, jure i krede – Slika 3.1.8 (Brković et al., 1977). Vrlo strma, gotovo vertikalna litica pružala je samo pri svom dnu povoljne uslove za rast jedinki populacije *S. rigidum*, i to na ili između velikih komada stene na

dnu litice (Slika 3.1.9). Sa druge strane ovog staništa prolazi magistralni put duž Zapadne Morave.



Slika 3.1.8. Izvod iz osnovne geološke karte za lokalitet Ovčar Banja. Belom zvezdom obeleženo je tačno mesto uzorkovanja (Prema OGK za Čačak, Brković et al., 1977).



Slika 3.1.9. Lokalitet Ovčar Banja. Strma krečnjačka litica (Foto: Vicić D, maj 2012).

3.2 Analiza zemljišta

3.2.1 Uzorkovanje i priprema zemljišta

Sva tri odabrana lokaliteta odlikovalo je plitko zemljište, čija dubina nije prelazila 10 cm. Pošto je uklonjen gornji sloj stelje, na svakom lokalitetu su uzeta po tri uzorka zemljišta i smeštena u PVC kese. Mesta uzorkovanja obuhvatila su zemljišta u zoni korena vrsta *H. sendtneri*, *C. marantae* i *S. rigidum*. Na zajedničkom staništu (Brđanska klisura), zemljište je uzorkovano na mestu gde su, u radijusu od jednog metra, rasle jedinke sve tri vrste. U laboratoriji je zemljište osušeno na vazduhu i prosejano sitom na čestice < 2 mm. Ovako pripremljeno i osušeno zemljište ušlo je u dalje protokole za analizu: mehaničkog sastava, pH vrednosti, količine CaCO₃, količine organske supstance, vodnog kapaciteta, kapaciteta razmene katjona, sadržaja fosfora, kalijuma, azota, ugljenika, sumpora, ukupnog organskog ugljenika, kao i ukupnog sadržaja 14 metala, i njihovih količina u sedam različito dostupnih frakcija.

3.2.2 Mehanički sastav zemljišta

Radi određivanja mehaničkog sastava zemljišta (distribucija veličine čestica), zemljište je pripremljeno sušenjem na vazduhu i mlevenjem na veličinu čestica < 2 mm, u skladu sa standardom ISO 11464:2006. Distribucija čestica po veličini urađena je pipet-metodom. Frakcije veličina su određene kao krupan pesak (200–2000 μm), sitan pesak (20–200 μm), prah (< 20 μm) i glina (< 2 μm), u skladu sa ISSS (International Society of Soil Science) klasifikacijom zemljišta prema teksturi (Verheye & Ameryckx 1984).

Odmerenih 10 g vazdušno osušenog zemljišta stavljeno je u plastičnu bocu za mućkanje, i preliveno sa 25 ml 0,4N rastvora Na-pirofosfata i 225 ml destilovane vode. Nakon mešanja, boca je ostavljena da stoji 24 sata. Sledećeg dana mućkana je 1 h na rotacionoj mućkalici. Suspenzija je presuta kroz prethodno odvagano metalno sito u

cilindar za sedimentaciju, koji je zatim dopunjen destilovanom vodom do 1000 ml. Sito je sušeno u sušnici 1 h, na 105 °C, i zatim mereno na tehničkoj vagi. Čestice krupnog peska zadržane su na situ. Cilindar je energično mućkan 1 minut i ostavljen da miruje. Prvim pipetiranjem sa dubine od 10 cm, nakon pet minuta izdvojene su čestice praha i gline zajedno. U izmerenu staklenu posudu za uparivanje sipano je 10 ml suspenzije, i posuda zatim stavljena na rešo za uparivanje, zatim i u sušnicu tokom 2h, na 105 °C. Hlađenje je vršeno u eksikatoru. Drugo pipetiranje sa dubine od 5 cm nakon 4 h izdvaja čestice koloidne gline. Prethodno opisano uparivanje, i sušenje, urađeno je i sa 10 ml suspenzije uzete sa ove dubine.

Oduzimanjem mase čestica združene frakcije praha i koloidne gline od težine čestica frakcije koloidne gline dobija se masa čestica frakcije praha. Frakcija sitnog peska dobija se oduzimanjem zbira sve tri određene frakcije od početne mase uzorka. Kod pripreme sa Na-pirofosfatom od utvrđene količine pipetirane frakcije prethodno treba odbiti masu Na-pirofosfata u 10 ml suspenzije, što iznosi 0,0068 g. Na osnovu dobijenih masa računato je procentualno učešće pojedinih frakcija.

3.2.3 pH vrednost zemljišta (aktivna i potencijalna kiselost)

Razlikuju se dva oblika zemljišne kiselosti: aktivna i potencijalna (koju dalje čine supstitucionna i hidrolitička). Aktivna kiselost podrazumeva koncentraciju slobodnih vodonikovih jona u zemljišnom rastvoru, i određuje se u vodenoj suspenziji. Supstitucionu kiselost određuje postojanje jona H^+ i Al^{2+} u adsorptivnom kompleksu. Najpokretljiviji deo tih jona može se prevesti u rastvor delovanjem viška rastvora neutralne soli – najčešće 1M KCl. Posle delovanja neutralne soli, u zemljištu ostaje hidrolitička kiselost, tj. deo H^+ najčvršće vezanih sa zemljišnim koloidima.

Aktivna kiselost određivana je na 10 g suvog zemljišta, koje je preneto u čašu od 100 ml, gde je zatim doliveno 25 ml destilovane vode. Meša se staklenim štapićem 5 minuta, i nakon što čaša odstoji 10-30 minuta, pH vrednost rastvora se određuje pH-

metrom. Potencijalna pH vrednost ovde ispitivanih zemljišta određena je u 1:2,5 (v/v) rastvoru zemljišta sa 1 M KCl pomoću staklene elektrode i pH-metra, identično postupku pri određivanju aktivne kiselosti, u skladu sa metodom ISO 10390:1994.

3.2.4 Određivanje sadržaja slobodnog kalcijum karbonata

Količina slobodnog CaCO_3 određivana je volumetrijskom metodom ISO 10693:1995. Zasniva se na razaranju karbonata iz zemljišta pomoću 10% HCl i merenjem formiranog CO_2 (pri kontrolisanom pritisku i temperaturi), koji se meri u graduiranoj cevi aparata (Šajblerov kalcimeter) i preračunava na procenat CaCO_3 u zemljištu.

3.2.5 Određivanje sadržaja organske supstance

Sadržaj organske supstance u zemljištu određen je tzv. Tjurin-ovom metodom, prema ISO 14235:1998. Ovo je titrimetrijska metoda zasnovana na principu mokre oksidacije organske supstance u zemljištu pomoću $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$. Uzorak zemljišta od 0,3 grama stavljen je u stakleni erlenmajer od 100 ml, dodato je 10 ml 0,4 N $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ (rastvoreno u H_2SO_4), poklopljeno malim staklenim levkom, sadržaj je promućkan i zagrevan do vrenja, i ostavljen da ključa 5 minuta. Kada se ohladi, levci se isperu vodom i dodaje se 3 kapi indikatora – fenilantranilna (o-difenilaminkarbonska kiselina), koji boji rastvor u višnjevo-ljubičastu boju. Titracija se vrši 0,1 N Morovom solju $(\text{NH}_4)_2\text{Fe}(\text{SO}_4)_2$ – gvožđe-II-amonijum-sulfat, uz prisustvo indikatora, do promene boje rastvora u zelenu. Potrebno je odrediti i faktor 0,1 N rastvora Morove soli: u 0,1471 g osušenog $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ rastvorenog u vodi i razblaženoj H_2SO_4 , dodaje se tri kapi indikatora i zatim titruje sa 0,1 N rastvorom Morove soli do pojave zelene boje. Utrošak se (prilikom svake serije analiza) određuje kao faktor f .

Mililitar $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ utrošen za oksidaciju, odgovara masi od 0,0003 g C. Ukupno utrošeni $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ dobija se iz razlike zapremine potrošene za titraciju slepe probe (V_s) i

one utrošene za titraciju rastvora sa uzorkom (V_u), pri čemu se u obzir uzima faktor Morove soli (F) i masa uzorka (q).

Procenat određenog ugljenika dobija se po formuli,

$$\% C = \frac{(0,0003 \cdot 100) \cdot (V_s - V_u)}{q}$$

a količina organske supstance (humusa) prema:

$$\% \text{ Humusa} = 1,724 \cdot \% C$$

3.2.6 Vodni kapacitet zemljišta

Maksimalni kapacitet zadržavanja vode u zemljištu, ili vodni kapacitet zemljišta, određen je kao procenat vode koji se zadržava u datoj masi suvog zemljišta. Deset grama osušenog zemljišta stavljeno je na konus filter papira koji je stajao iznad staklenog levka, u čijem dnu je postavljen komadić pamučne vate. Destilovana voda dodavana je preko zemljišta tako da potpuno zasiti zemljište, i počne da protiče kroz levak. Nakon prestanka oticanja vode, izmerena je masa mokrog zemljišta i procentualno izražen količnik mase zadržane vode i mase suvog zemljišta.

3.2.7 Kapacitet razmene katjona

Efektivni kapacitet razmene katjona (eng. *Cation exchange capacity* – CEC) određivan je prema metodi ISO 11260:1994. Na vazduhu osušenih 2,5 g zemljišta (veličine čestica < 2 mm) prebačeno je u 50 ml polietilenski sud za centrifugiranje, i zatim je zabeležena ukupna masa suda sa zemljištem (m_1). Dodato je 30 ml 0,1M BaCl₂, a zatim sud mućkan 60 minuta, nakon čega je centrifugiran na 3000 g tokom jednog minuta. Supernatant je prebačen u normalni sud od 100 ml. Prethodno opisani postupak ponavlja se još dva puta sa po 30 ml istog rastvora BaCl₂, i dodaje u isti sud koji se zatim dopunjava rastvorom BaCl₂ do 100 ml. U izmešanom i filtriranom ekstraktu određuje se Na, K, Ca i Mg tehnikom atomske apsorpcije na plamenom

spektrometru. U talog se zatim dodaje 30 ml 0,002M BaCl₂ i mućka preko noći, zatim centrifugira na 3000 g, 10 minuta. Supernatant se pažljivo ispe iz suda, a zatim zabeleži masa suda (m₂). U talog se zatim dodaje 30 ml 0,02 M MgSO₄, i sud mućka preko noći. Nakon centrifugiranja 10 minuta na 3000 g, supernatant se odliva preko grubog filter papira u sud, i iz ekstrakta se prema određenoj formuli određuje višak magnezijuma. Blanko proba određuje se istom metodom, samo bez zemljišta. Kapacitet razmene katjona izračunava se formulom:

$$CEC = \frac{(C_{b1} - C_2) \cdot 3000}{m}$$

gde je: C_{b1} – koncentracija Mg u slepoj probi, C₂ – korigovana koncentracija Mg u uzorku, m – masa uzorka zemljišta osušenog na vazduhu.

3.2.8 Određivanje sadržaja lako pristupačnog fosfora i kalijuma

Lako pristupačni oblici fosfora i kalijuma u zemljišni rastvor prelaze pomoću razblaženih kiselina, baza ili soli, ili raznih puferovanih rastvora, a nalazi se u lakše rastvorivim jedinjenjima ili razmenjivom obliku iz koga ih biljke lako mogu apsorbovati. Metoda se zasniva na ekstrakciji pomoću amonijum-laktata na pH 3,75 (Egner & Riehm, 1955). Odmerenih 5 g suvog zemljišta prosejano je kroz sito od 2 mm i stavljeno u polietilensku bocu od 500 ml, zatim preliveno sa 100 ml 10% rastvora amonijum-laktata. Dobro zatvorene boce mućkane su 2h u rotacionoj mućkalici, na 20 ± 2 °C, pri 35-40 rpm. Nakon filtracije u čaše, prvi deo rastvora se baca i čuva samo bistar rastvor. U 25 ml rastvora dodato je 9 ml 8N H₂SO₄, 10 ml 1,44% amonijum-molibdata, i 2 ml 2,5% askorbinske kiseline. Rastvor je dopunjen destilovanom vodom do oko 80 ml. Nakon sušenja na 95 °C tokom 1 h, i hlađenja, rastvori su dopunjeni do 100 ml i dobro izmućkani. Merenje sadržaja fosfora je obavljeno na spektrofotometru, na talasnoj dužini od 830 nm. Sadržaj fosfora zavisi od intenziteta plave boje rastvora. Prema vrednostima koje daje serija standarda konstruiše se kalibraciona kriva sadržaja fosfora (mg na 100 g zemljišta) i rezultata sa spektrofotometra.

U filtriranom ekstraktu kalijum se određuje tehnikom atomske apsorpcije na plamenom spektrometru. Ekstrakt nije razblažen. Za kalibraciju korišćena je slepa proba. Konstruisanjem krive standardnim rastvorima, vrši se očitavanje vrednosti u seriji ekstrakcija ispitivanih zemljišta, i takođe izražava u mg na 100 g zemljišta.

3.2.9 Određivanje sadržaja ukupnog azota, sumpora i ugljenika

Ukupni sadržaj azota, sumpora i ugljenika određen je prema standardu AOAC 972.43:2000, elementarnom analizom na CHNS analizatoru, model Vario EL III (Elementar, Nemačka). Princip se zasniva na spaljivanju uzoraka u prisustvu kiseonika, pri čemu kao proizvodi nastaju oksidi NO_x , SO_x i CO_x . Gasovi se zatim sprovode na kolonu za redukciju gde se redukuju do elementarnih N_2 , S i C. Gasna faza u gasu nosaču (He) se zatim adsorbuje na selektivnim kolonama i sukcesivno desorbuje i detektuje na termokonduktometrijskom detektoru. Samleveni uzorak se stavlja u kalajnu posudu, zajedno sa volfram trioksidom radi vezivanja alkalnih i zemnoalkalnih metala. Metoda je automatizovana i uključuje zagrevanje, produvanje helijuma i kalibraciju. Rezultat se izražava u masenim procentima analiziranog elementa.

3.2.10 Određivanje sadržaja organskog ugljenika

Ukupni organski ugljenik određivan je prema ISO 10694:1995, elementarnom analizom na CHNS analizatoru Vario EL III (Elementar, Germany). Radi utvrđivanja organske frakcije, neophodno je uklanjanje neorganskog ugljenika. Nakon mlevenja i prosejavanja kroz sito od 2 mm, zemljište je dodatno usitnjeno u avanu. U srebrni čančić odmerena je određena količina zemljišta (30-50 mg), i zatim kap po kap dodavan 4M HCl, sve dok se uočava lagano penušanje (reakcija sa karbonatima), i još nekoliko kapi nakon toga. Otvoren čančić je sušen 4h u sušnici na 90 °C. Čančić je zatim ohlađen, dodat je WO_3 i zapakovan. U nastavku, procedura je identična onoj za određivanje ukupnog ugljenika, azota i sumpora CHNS analizatorom.

3.2.11 Određivanje sadržaja metala u zemljištu

3.2.11.1 Ekstrakcija ukupnog sadržaja metala

Ukupni sadržaj metala u zemljištu određen je nakon ekstrakcije metodom grejane digestije u carskoj vodi – *aqua regia*, HNO_3 conc. : HCl conc. = 1:3 (Chen & Ma, 2001). Uzorci su sušeni u sušnici na 105 °C, do konstantne mase, zatim temeljno ujednačeni ručnim mlevenjem u ahatnom avanu i izvagani do 0,5 g ($\pm 0,001$). Digestija je obavljena u staklenim čašama pomoću 12 ml carske vode, na 110 °C, u trajanju od oko 3 sata. Nakon što je rastvor skoro potpuno ispario, dodato je 20 ml 2% HNO_3 (p.a. Carlo Erba), i sadržaj potpuno rastvoren. Zatim je rastvor filtriran kroz kvalitativni filter papir i normalizovan destilovanom vodom do 100 ml, u normalnom sudu. U ovako pripremljenom rastvoru određivane su ukupne koncentracije sadržanih metala.

3.2.11.2 Sekvencijalna ekstrakcija

Sekvencijalne ekstrakcije su metode kojima se osim oslikavanja geološkog porekla zemljišta, ili antropogenog inputa polutanata (metala) u zemljištu, može utvrditi i kontekst mobilnosti, odnosno biodostupnosti jednog ili više metala sadržanih u zemljištu. Ovo je stoga relevantno i pri evaluaciji zagađenosti, i kod prirodnog opterećenja metalima, kao što je to slučaj u serpentinitским zemljištima. Sekvencijalne ekstrakcije su usmerene nekoj fazi ili jedinjenju sadržanom u zemljištu, npr. oslobađanje sa mesta razmene (micela), ili oslobađanje frakcije vezane za organsku supstancu. Ove različite frakcije metala (ne samo toksičnih) su različito mobilne, time i različito dostupne biljkama (Rao et al., 2008).

Na uzorcima zemljišta sa sva tri lokaliteta urađena je sedmostepena sekvencijalna ekstrakcija (Zeien & Brümmer, 1989; Kaupenjohann & Wilcke, 1995; Al-Najar et al., 2003; Ratuszny et al., 2009; Grawunder et al., 2009). U ekstrakciji po Zeien i Brümmer-u različite frakcije predstavljaju elemente koji su hemijskim vezama različite snage vezani za čestice zemljišta, ili su sadržani u njima. Redom od prve do šeste

frakcije, ekstrakcioni rastvori sukcesivno pojačavaju svoja oksidaciona svojstva i snižavaju pH, čime pojačavaju svoju ekstrakcionu snagu. Prvih šest frakcija (F1 do F6) ekstrahuje se različitim procedurama i/ili rastvorima, dok je sedma frakcija (F7) razlika između ukupne utvrđene koncentracije i sume prvih šest. Prva frakcija (F1) predstavlja mobilne metale – soli metala rastvorljive u vodi i lako rastvorive metal-organske komplekse. Druga frakcija (F2) obuhvata metale specifično adsorbovane na kompleks za razmenu katjona, metale vezane za karbonate i organo-metalne komplekse. Treća frakcija (F3) sadrži lako-redukujuće metale vezane za Mn-oksidi, a četvrta frakcija (F4) metale koji su vezani za organsku supstancu (EDTA ekstraktibilne). Prve četiri frakcije su dostupne biljkama. Preostale frakcije (F5 do F7) su nedostupne biljkama, pri čemu F5 predstavlja umereno reducibilnu frakciju vezanu za amorfne i slabo kristalaste Fe-oksidi, a F6 frakciju metala snažno vezanu za kristalaste Fe-oksidi.

Količina od 1 g vazdušno suvog zemljišta (sitnijeg od 2 mm) prenesena je u kiselinom isprane polipropilenske sudove od 50 ml sa poklopcem. Za ekstrakciju F1 frakcije zemljištu je dodato 25 ml 1M NH_4NO_3 (p.a. Acros Organic), a zatim su ukoso fiksirani sudovi mučkani 24 sata na horizontalnom šejkeru. Nakon toga, sadržaj sa sudom je cetrifugiran na 2500 rpm tokom 15 minuta, a dobijeni supernatant filtriran kroz 0,45 μm celulozno-acetatni filter. U daljem postupku sekvencijalne ekstrakcije, svako centrifugiranje i filtriranje obavljeno je na identičan način, tako da će opisu biti navedeni samo nazivi ove dve procedure bez detalja navedenih u prethodnoj rečenici. Radi stabilizacije rastvora prve frakcije, filtriranom rastvoru dodato je 0,25 ml 65% HNO_3 (p.a. Carlo Erba). Za dobijanje frakcije F2, preostalom zemljištu (iz ekstrakcije prethodne frakcije) dodato je 25 ml 1M $\text{CH}_3\text{COONH}_4$ (p.a. Fisher Scientific; pH 6 podešena koncentrovanom sirćetnom kiselinom), a sud zatim mučkan 24 sata, centrifugiran, filtriran i rastvor stabilizovan pomoću 0,25 ml 65% HNO_3 (p.a. Carlo Erba). Još 12,5 ml NH_4NO_3 dodato je preostalom zemljištu, i nakon 10 minuta mučkanja, zatim centrifugiranja i filtriranja, i ovaj rastvor dodat je prvom delu ekstrakta

druge frakcije. Frakcija F3 dobijena je dodavanjem 25 ml 0,1M $\text{NH}_2\text{OH} \cdot \text{HCl}$ (p.a. Acros Organic) + 1M $\text{CH}_3\text{COONH}_4$ (pH 6 podešena pomoću 37% HCl) čvrstom ostatku zemljišta preostalom nakon ekstrakcije prethodnih frakcija, i zatim mućkanjem, centrifugiranjem i filtriranjem. Rastvoru je zatim radi stabilizacije dodato 0,25 ml 37% HCl (p.a. VWR Prolabo). Preostaloj količini zemljišnog uzorka dodato je još 12,5 ml 1M $\text{CH}_3\text{COONH}_4$, sud zatim mućkan 10 minuta, i rastvor dodat prvom delu ekstrakta treće frakcije nakon centrifugiranja i filtriranja. Postupak opisan u prethodnoj rečenici ponovljen je još jednom. Za dobijanje frakcije F4, uzorku zemljišta koje je preostalo dodato je 25 ml 0,025M $\text{NH}_4\text{-EDTA}$ (p.a. Fisher Scientific; pH 4,6 podešeno sa 28% NH_4OH p.a. J.T. Baker), i zatim sadržaj mućkan 90 minuta, centrifugiran i filtriran. Preostalom uzorku zemljišta dodato je 12,5 ml 1M $\text{CH}_3\text{COONH}_4$ i nakon 10 minuta mućkanja, sadržaj je centrifugiran, rastvor filtriran i dodat prvom delu ekstrakta četvrte frakcije. Peta frakcija (F5) ekstrahovana je iz preostalog taloga pomoću 25 ml 0,2M $\text{NH}_4\text{-oksalatnog}$ pufera (sastoji se od 28,422 g/l amonijum-oksalata, p.a. Fisher Scientific, i 25,214 g/l dihidrata oksalne kiseline, p.a. Fisher Scientific – pH je podešena na 3,25 pomoću 28% NH_4OH). Nakon dodavanja navedenog rastvora, sud je mućkan 4 sata u odsustvu svetlosti, zatim je sadržaj centrifugiran, supernatant filtriran, i postupak ponovljen sa 12,5 ml istog rastvora i uz 10 minuta mućkanja u mraku. Frakcija F6 ekstrahovana je pomoću 25 ml 0,1M askorbinske kiseline + 0,2 M $\text{NH}_4\text{-oksalatnog}$ pufera (sve: p.a. Fisher Scientific; pH 3,25 podešen sa 28% NH_4OH), i 30 minuta mućkanja u vodenom kupatilu na 96 °C. Nakon centrifugiranja i filtriranja, preostalom zemljištu dodato je 12,5 ml 0,2M $\text{NH}_4\text{-oksalatnog}$ pufera, sud je mućkan 10 minuta u mraku, centrifugiran, supernatant filtriran i dodat prvom delu ekstrakcije šeste frakcije.

3.2.11.3 Određivanje sadržaja metala u ekstrahovanim frakcijama i totalnoj ekstrakciji iz zemljišta

Koncentracije metala u rastvorima dobijenim ekstrakcijom ukupnog sadržaja metala u zemljištu, kao i sekvencijalnom ekstrakcijom, određivane su tehnikom optičke

emisione spektrometrije sa induktivno spregnutom plazmom (ICP-OES), na aparatu tipa Spectroflame B; 27,12 MHz; 2,5 kW – slika 3.2.1.



Slika 3.2.1. Spectroflame ICP-OES (Foto: Vicić D, 2012).

Za standarde su korišćeni sertifikovani rastvori J.T. Baker, koncentracija 1, 5 i 10 ppm. Za potrebe sekvencijalnih ekstrakata, napravljeni su standardni rastvori elemenata u odgovarajućim medijumima u kojima je rastvarano šest ekstrahovanih frakcija. U Tabeli 3.2.1 date su korišćene talasne dužine spektralnih linija elemenata koji su određivani. Analizom su obuhvaćeni sledeći elementi: Ag, Al, B, Ba, Be, Ca, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Mg, Mn, Mo, Ni, Pb, Sc, Sr, Ti i Zn.

Tabela 3.2.1. Talasne dužine spektralnih linija elemenata čija je emisija merena putem ICP-OES; I – atomska linija; II – jonska linija; kalcijum meren na dve talasne dužine.

element	linija	talasna dužina (nm)	element	linija	talasna dužina (nm)	element	linija	talasna dužina (nm)
Ag	I	328,068	Cd	II	226,502	Mn	II	257,610
Al	II	167,080	Co	II	228,616	Ni	I	352,454
B	I	182,640	Cr	II	267,716	P	I	253,565
Ba	II	455,403	Cu	I	324,754	Sc	II	361,384
Be	II	313,042	Fe	II	259,940	Sr	II	421,522
Ca	I	422,673	Mg	I	285,213	Ti	II	334,941
Ca	II	317,933	Mo	II	281,615	Zn	I	213,856

3.3 Analiza biljnog materijala

3.3.1 Uzorkovanje biljnog materijala

3.3.1.1 Uzorkovanje biljnog materijala za elementarnu analizu

Za analizu mineralnog sadržaja je iz svake populacije uzorkovano po pet celih jedinki (koren, stablo i list, ili rizom i list u slučaju paprati). Kako bi reprezentovale različite jedinice uzorkovane su biljke koje su rasle barem 10 m jedna od druge. Za analizu alokacije mineralnih elemenata uzorkovane su jedinice u jednom periodu godine, i to: *H. sendtneri* i *S. rigidum* sredinom jula, i *C. marantae* sredinom maja. Za analizu sezonske dinamike elementarnog sadržaja uzorkovani su listovi sa po pet jedinki svake od vrsta, i to u prolećnom (10-20. maj), letnjem (10-20. jul) i jesenjem periodu (10-20. septembar).

Nakon branja svi uzorci biljnog materijala su u PVC kesama preneti u laboratoriju, gde su temeljno oprani vodom, zatim i isprani destilovanom vodom, i osušeni na vazduhu. Nakon toga, razdvojeni su biljni organi (koren/rizom, stablo, list/liska i drška paprati). List paprati je razdvojen na lisku i dršku zbog toga što međusobni odnos biomase liske i drške veoma varira između pojedinačnih listova. Pored toga i morfološke odlike liske i drške su znatno različite. Stoga je postojala mogućnost da uzorci, ukoliko bi bili homogenizovani celi listovi, daju nestandardno varirajuće rezultate. Uzorci razdvojenih organa su ručno samleveni u ahatnom avanu u fin prah. Ovako pripremljeni uzorci biljnog materijala ulazili su u proceduru za ekstrakciju mineralnih elemenata (poglavlje 3.3.2).

3.3.1.2 Uzorkovanje biljnog materijala za analizu sadržaja fotosintetičkih pigmenata

Za analizu sadržaja fotosintetičkih pigmenata uzorkovani su listovi sa po pet jedinki u svakoj od populacija tri vrste (sa različitih jedinki koje rastu najmanje 10

metara udaljene jedna od druge). Uzorci za obradu sadržaja fotosintetičkih pigmenata takođe su uzeti u prolećnom, letnjem i jesenjem periodu. Nakon branja, uzorci su stavljeni u PVC kese i držani u prenosivom frižideru. Nakon čišćenja uzoraka, listovi su složeni u aluminijumsku foliju i zatim zamrznuti na $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, sve do dalje obrade i ekstrakcije pigmenata (poglavlje 3.3.3).

3.3.1.3 Uzorkovanje biljnog materijala za identifikaciju endomikorize

Na svakom staništu, uzorkovani su korenovi vrsta *H. sendtneri* i *S. rigidum*, odnosno rizomi *C. marantae*. Nakon vađenja iz zemlje podzemni organi su spremljeni u PVC kese, i hlađeni u prenosivom frižideru, do prenošenja u električni frižider, i zatim bojani u roku od 24h od branja, radi utvrđivanja prisustva mikoriznih gljiva (poglavlje 3.3.5).

3.3.2 Ekstrakcija mineralnog sadržaja iz uzoraka biljnog materijala

Na vazduhu osušeni i u avanu samleveni uzorci su pre ekstrakcije mineralnog sadržaja ponovo prosušeni 3h na $105\text{ }^{\circ}\text{C}$ u komori za sušenje. Neposredno nakon toga odmereno je oko 0,5 g svakog uzorka, i preneto u čiste staklene čaše od 50 ml. Ekstrakcija je vršena modifikovanom mokrom digestijom azotnom kiselinom i vodonik-peroksidom, prema Matusiewicz (2003). U čaše sa uzorcima je u tri navrata nalivana mešavina HNO_3 (65% p.a. Carlo Erba Reagents, Italy) i H_2O_2 (30% p.a. VWR International, USA) u razmeri 2:1. U prvom nalivanju sipano je 15 ml mešavine, i čaše poklopljene sahatnim staklima stajale su 24h na sobnoj temperaturi. Drugo nalivanje je obavljeno istom zapreminom navedene mešavine, i zatim su čaše zagrevane oko 6 h, dok rastvor nije postao bistriji. Treće nalivanje je urađeno sa 6 ml mešavine, i čaše zagrevane do obezbojavanja rastvora. Obezbojeni rastvori zatim su filtrirani kroz kvalitativni filter papir u normalne sudove i dopunjeni do 50 ml bidestilovanom vodom. U ovim

rastvorima određivan je sadržaj elemenata metodom optičke emisije spektrometrije sa induktivno spregnutom plazmom – ICP-OES (poglavlje 3.2.11.3).

3.3.3 Ekstrakcija fotosintetičkih pigmenata

Za izolaciju hlorofila *a*, hlorofila *b* i ukupnih karotenoida korišćeno je 40 mg uzorka zamrznutih listova, svake od tri vrste. Odmah nakon vađenja iz zamrzivača, listovi su iseckani na delove ≈ 2 mm i izmerena im je masa. Nakon toga preneti su u staklene bočice kojima je dodato 8 ml 96% etanola. Zatvorene bočice su držane 10 minuta u vodenom kupatilu na 70 °C. Ekstrakt je zatim prebačen u kvarcnu kivetu spektrofotometra Perkin Elmer model Lambda 35 UV/VIS, i merene su apsorbancije rastvora na tri talasne dužine: 470 nm, 648 nm i 664 nm.

Koncentracije hlorofila i karotenoida računata su u skladu sa i korigovane prema Lichtenthaler (1987). Formule za konačnu koncentraciju hlorofila u rastvoru su sledeće:

$$C_{(a+b)} = 5,24 \cdot A_{664} + 22,24 \cdot A_{648} \quad \text{ukupna količina hlorofila } (\mu\text{g ml}^{-1})$$

$$C_a = 13,36 \cdot A_{664} - 5,19 \cdot A_{648} \quad \text{količina hlorofila } a \text{ } (\mu\text{g ml}^{-1})$$

$$C_b = 27,43 \cdot A_{648} - 8,12 \cdot A_{664} \quad \text{količina hlorofila } b \text{ } (\mu\text{g ml}^{-1})$$

$$C_{(x+c)} = 1000 \cdot A_{470} - 2,13 \cdot C_a - 97,64 \cdot C_b / 209 \quad \text{količina karotenoida } (\mu\text{g ml}^{-1})$$

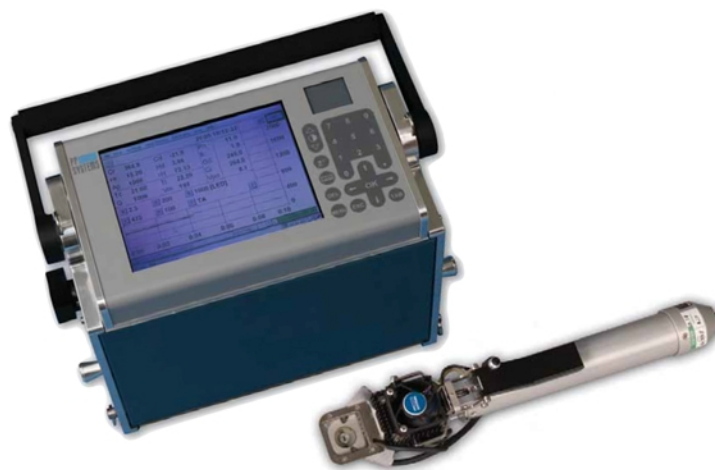
Nakon ekstrakcije, čvrst ostatak lista je osušen do konstantne mase koja je zabeležena. Koncentracije hlorofila i karotenoida preračunate su na jedinicu suve mase lista, $\mu\text{g mg}^{-1}$.

3.3.4 Merenje intenziteta fotosinteze kod *H. sendtneri*

Procena efikasnosti fotosintetičkog aparata kod *H. sendtneri* u različitim periodima vegetacijske sezone, analizirana je na pet biljaka na staništu Brđanska klisura, i pet biljaka na staništu Ravnik. Odabrane biljke su na dva staništa adekvatno obeležene

i iste jedinice praćene tokom jednog dana, u prepodnevnom časovima, u prolećnom, letnjem i jesenjem periodu. Kod svake jedinice merena je efikasnost fotosinteze sa tri lista, a sa svakog lista zabeleženo je po pet vrednosti, nakon stabilizacije u komori kiveteta (najviše tri minuta do potpune stabilizacije).

Intenzitet fotosinteze meren je analizatorom razmene gasova CIRAS-2 (PP Systems, UK/USA). CIRAS-2 je prenosivi sistem za kvantifikaciju intenziteta fotosinteze i razmenu gasova vezanih za fotosintezu – Slika 3.3.1. Aparat čine četiri nezavisna detektora za gasove, čime se pod potpunu simultanu kontrolu stavlja merenje CO_2 i H_2O . List čija se fotosinteza istražuje stavlja se u kivetu koja ga obuhvata sa dve strane, i zatim se navedeni parametri protoka gasova, temperature i intenziteta svetlosti zadaju i kontrolišu brojnim detektorima i senzorima. Uređaj poseduje i izvor infracrvenog zračenja, izvor bele svetlosti i detektore intenziteta istih. Temperatura i intenzitet svetlosti se automatski kontrolišu da bi bile u opsegu zadatih vrednosti, a nizom kolona (filtera) se iz vazduha odstranjuje višak vlažnosti u vazduhu i ugljen-dioksid stavlja pod kontrolu.



Slika 3.3.1. CIRAS-2, prenosivi analizator razmene gasova i kiveteta sa komorom.

Mereno je šest parametara, na osnovu kojih uređaj preračunava izvedene parametre – Tabela 3.3.1. Tokom svih merenja, zadate su vrednosti koje se održavaju

konstantnima: aktivna površina lista obuhvaćena kivetom = 1,75 cm², fotosintetički aktivna radijacija (LED lampa) = 1000 μmol m⁻² s⁻¹, temperatura u kiveti/listu = 25 °C, protok vazduha kroz kivetu = 200 ml min⁻¹, zadata koncentracija CO₂ = 380 ppm.

Tabela 3.3.1. Mereni i računati parametri analizatorom razmene gasova CIRAS-2

	Opis	Jedinica
<i>Mereni parametri</i>		
CO ₂ R	Referentna koncentracija CO ₂	ppm
CO ₂ D	Diferencijalna koncentracija CO ₂	ppm
MBR	Referentna vlažnost	mb
MBD	Diferencijalna vlažnost	mb
TC	Temperatura u kiveti	°C
TL	Temperatura lista	°C
<i>Računati parametri</i>		
CI	Unutrašnja koncentracija CO ₂ u kiveti	ppm
EVAP	Intenzitet evaporacije (transpiracije)	mmol m ² s ⁻¹
GS	Stomaterna provodljivost	mmol m ² s ⁻¹
PN	Neto intenzitet fotosinteze	μmol m ² s ⁻¹

3.3.5 Određivanje prisustva endomikorizne simbioze

Delovi korenova svih uzorkovanih biljaka stavljeni su u epruvete i preliveni 10% KOH, zatim u ključaloj vodi grejani 10 do 15 minuta. Nakon ispiranja vodom, kuvanje u kalijum-hidroksidu je ponovljeno još jednom. Zatim su na 30 minuta potopljeni u 2% HCl. Nakon toga HCl je odliven, a u epruvete ulivena boja Laktoglicerol plavo. Ova boja sastoji se od 0,05% (W/v) tripan plavog (eng. *trypan blue*), 50% (v/v) glicerola, i 0,5% (v/v) HCl. U epruvetama sa bojom korenovi su odstojali 90 minuta, nakon čega su kratko isprani, a zatim ostavljeni preko noći u 50% mlečnoj kiselini. Ovako obojeni i spremljeni korenovi mogu se čuvati u frižideru (na 4 °C) duže vreme (Phillips & Hayman, 1970; Vierheilig et al., 2005). Obojeni korenovi posmatrani su nakon odvajanja mlađih delova korena pod mikroskopom Olympus BX41TF, na 4, 10, 20 i 40x

uvećanju. Zabeležen je broj uzoraka kod kojih je utvrđena mikoriza, što je u obradi rezultata izraženo procentualno kao stepen mikorizacije.

3.4 Statističke analize

3.4.1 Analiza varijanse

Jednofaktorska analiza varijanse, ili ANOVA (eng. *One-Way ANOVA*), je statistička metoda kojom se testira značajnost razlika zavisno promenljivih, između više od dve grupe nezavisno promenljivih. Ispitivane su značajnosti razlika određenih karakteristika zemljišta, alokacijskog odgovora i sezonske dinamike akumulacije metala i sadržaja fotosintetičkih pigmenata.

3.4.2 Linearne korelacije

Linearna povezanost dve promenljive statistički je utvrđivana Pirsonovim koeficijentom (eng. *Pearson product-moment correlation coefficient*), kojim se meri linearna korelacija, odnosno zavisnost dve promenljive, i opisuje vrednošću R, koja varira po vrednostima između +1 i -1. Pri tome +1 označava potpunu pozitivnu korelaciju, 0 označava odsustvo korelacije, a -1 negativnu korelaciju.

3.4.3 Analiza osnovnih komponenti

Analiza osnovnih komponenti (kao i faktorska analiza) je statistička tehnika koja se primenjuje na set promenljivih da se razjasnilo koje od njih formiraju podgrupe koje su relativno nezavisne jedne od drugih. Promenljive koje su korelisane jedna sa drugom, a istovremeno su u velikoj meri nezavisne od drugih podgrupa promenljivih, kombinuju se u tzv. faktore, odnosno osnovne komponente. Ovi novi faktori koji se generišu treba da rasvetle odnose koji postoje među promenljivima. Ovim se broj promenljivih smanjuje i izdvajaju se one važnije za tumačenje podataka (Wulder, 2007).

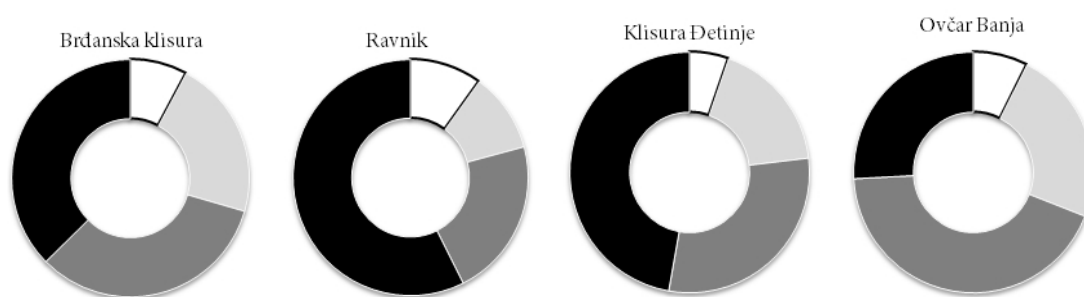
Radi dobijanja dvodimenzionalnog geometrijskog prikaza međusobnog odnosa određenih promenljivih urađena je analiza osnovnih komponenti za uzorke zemljišta sa različitih lokaliteta. Originalne promenljive koje su odabrane kao najrelevantnije za tumačenje adaptivnog odgovora na edafske uslove staništa, uključivale su: ukupni organski ugljenik, količinu organske supstance, CEC, S, K₂O, C:N, P₂O₅, vodni kapacitet, CaCO₃, pH-KCl, sume dostupnih Ca, Cr, Cu, Mg, Ni i Zn. Vrednosti za Eigenvalues su ekstrahovane iz korelacionog matriksa. Ova statistička analiza, kao i dve prethodno navedene, obavljena je programskim paketom IBM SPSS, verzija 19.

4 REZULTATI

4.1 Fizičke i hemijske karakteristike zemljišta

4.1.1 Granulometrijski sastav zemljišta

Na sva četiri ispitivana lokaliteta zemljište je bilo plitko (do 10 cm dubine), vertikalno nestratifikovano i veoma slabo razvijeno, uprkos relativno širokom rasponu različitih tipova vegetacije na njima: retko naseljeni sipar – travna vegetacija – četinarska šuma – žbunasta vegetacija. Slaba razvijenost serpentinitičkih zemljišta ogledala se između ostalog i u dominantnom sadržaju krupnog peska u granulometrijskom sastavu, koji je činio njegovih 37-57 % (Slika 4.1.1, Prilog 4). Potrebno je dodatno napomenuti da je sadržaj krupnijih delova matične stene ($>> 2$ mm) čiju kvantifikaciju ne obuhvata primenjena analitička metoda, bio vrlo visok. Iako nisu analizirani kao granulometrijska komponenta, njihovo prisustvo i količina nesumnjivo doprinose konačnim fizičko-hemijskim uslovima krupno-granulisano zemljišta, i oblikovanju fizičkog prostora za rast korena. Kod vrsta *H. sendtneri* i *S. rigidum*, snažan koren, često dugačak i više desetina centimetara, uspešno je razrastao između ovakvih, i još krupnijih delova matične stene.



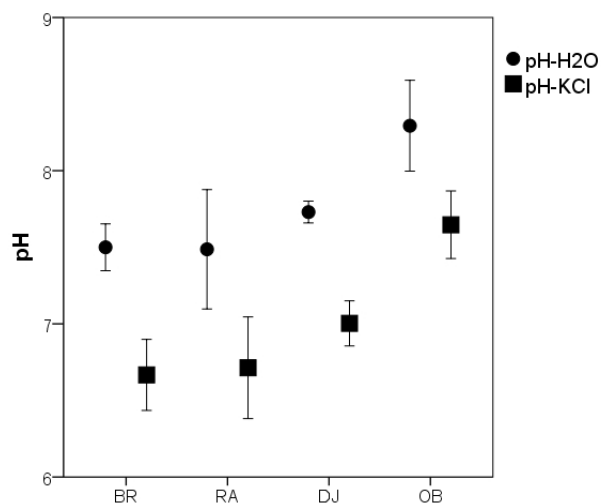
Slika 4.1.1. Procentualni sadržaj različitih granulometrijskih frakcija u ispitivanim zemljištima; Belo – glina, svetlo sivo – prah; tamno sivo – sitan pesak; crno – krupan pesak.

U dve najkrupnije granulometrijske frakcije (sitni pesak i krupan pesak) konstatovane su i statistički značajne razlike između četiri zemljišta. U slučaju sitnog peska radi se o značajno višem ($p < 0,01$) sadržaju kod zemljišta sa krečnjačkog

lokaliteta Ovčar Banja (41,5 %), spram serpentinitičkih lokaliteta Ravnik (21,9 %) i klisura Đetinje (29,7 %). U frakciji krupnog peska razlika je bila značajna ($p < 0,05$) samo između zemljišta sa lokaliteta Ovčar Banja (24,8 %) i Ravnik (57,4 %).

4.1.2 pH zemljišta, sadržaj slobodnog CaCO_3 i organske supstance

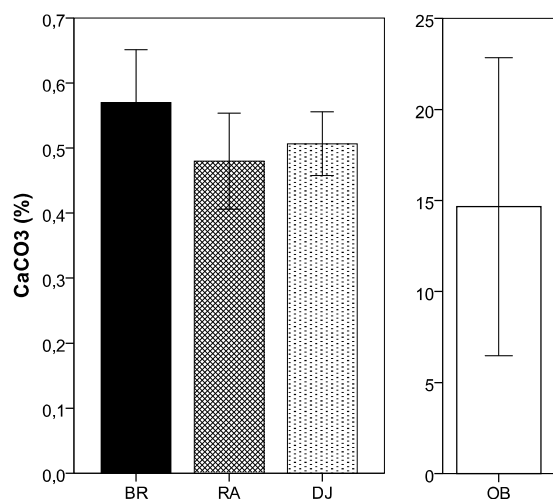
pH vrednost u vodenom rastvoru, i 1M rastvoru KCl prikazana je grafički na slici 4.1.2, i tabelarno zajedno sa količinama slobodnog CaCO_3 i organske supstance u Prilogu 4. Serpentinitička zemljišta bila su blago kisela (6,2-6,5), a krečnjačko vrlo blago alkalno (7,1). Merenje pH u vodenom rastvoru predstavlja aktivnu kiselost (trenutnu), stoga daje nešto više vrednosti nego merenje u 1M rastvoru KCl koje se smatra za relevantnije, jer uzima u obzir faktore poput uticaja organske supstance.



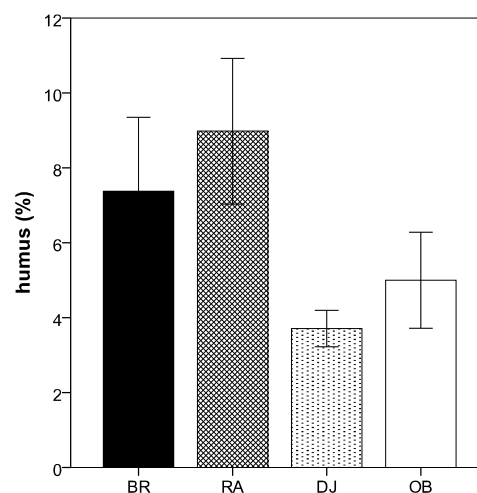
Slika 4.1.2. pH vrednosti u zemljištu (H_2O i KCl); srednje vrednosti \pm standardna greška.

S obzirom na mineralošku strukturu matičnih stena, sadržaj slobodnog kalcijum karbonata je očekivano visok u krečnjačkom zemljištu Ovčar Banje (14,7 %), i nizak u ispitivanim serpentinitičkim zemljištima (0,5-0,6 %), pri čemu nema statistički značajne razlike u sadržaju između tri serpentinitička (Slika 4.1.3, Prilog 4). Količina organske supstance kod serpentinitičkih zemljišta pokazala je jasan gradijent, u skladu sa kompleksnošću vegetacije i razvijenošću ekosistema uopšte (Slika 4.1.4). Tako je u pretežno golom serpentinitičkom siparištu klisure Đetinje sadržaj organske supstance

najniži (3,7 %), duplo viši u travnom staništu Brđanske klisure (7,4 %), i najviši među serpentinitiskim zemljištima na lokalitetu Ravnik (9 %), gde je i prisustvo stelje veoma upadljivo. Organska supstanca bila je sadržana kako u sloju nepotpuno razgrađenih organskih ostataka, pretežno delova borovih četina, tako i u krupnijim delovima stelje koji nakon prosejavanja zemljišta nisu ušli u dalju analizu. U krečnjačkom zemljištu sadržaj organske supstance bio je osrednji u odnosu na tri serpentinitiska (5 %).



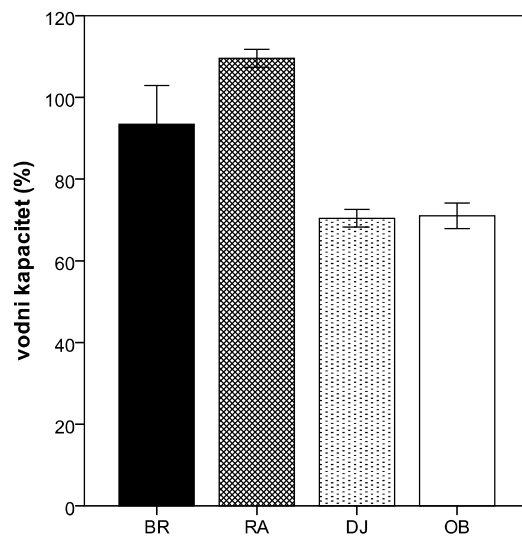
Slika 4.1.3. Količina slobodnog CaCO₃ u zemljištima; %; srednja vrednost ± standardna greška.



Slika 4.1.4. Količina organske supstance u zemljištu; %; srednja vrednost ± standardna greška.

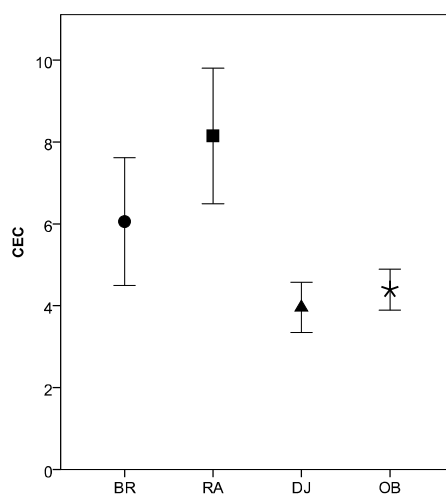
4.1.3 Vodni kapacitet i kapacitet razmene katjona

U istraživanim serpentinitiskim zemljištima vodni kapacitet pokazao je gradijent povećanja, i to: od klisure Đetinje (70,4 %), preko Brđanske klisure (93,5 %), do najvišeg kapaciteta na lokalitetu Ravnik (109,3 %). Ovakav gradijent povećanja kapaciteta zadržavanja vode u serpentinitiskim zemljištima podudara se sa gradijentom povećanja sadržaja organske supstance. U klisuri Đetinje je vodni kapacitet bio i statistički značajnije niži nego u druga dva staništa ($F = 11,734$; $p < 0,01$). U krečnjačkom zemljištu vodni kapacitet iznosio je 71 %, slično kapacitetu u klisuri Đetinje, najnižem među tri serpentinitiska zemljišta (Slika 4.1.5, Prilog 4).



Slika 4.1.5. Vodni kapacitet zemljišta; %; srednja vrednost \pm standardna greška.

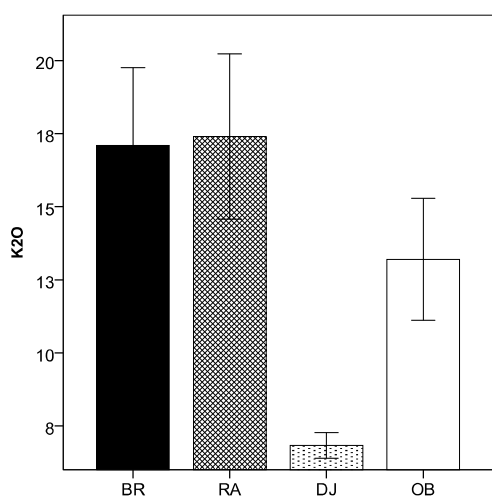
Kapacitet razmene katjona (CEC) je karakteristika zavisna od brojnih drugih, mehaničkih i hemijskih odlika zemljišta. Gradijent sličan onom za vodni kapacitet i količinu organske supstance, identifikovan je i u slučaju kapaciteta razmene katjona, iako bez statistički značajne razlike među serpentinitnim zemljištima (Slika 4.1.6). I u slučaju CEC zemljište Ovčar Banje pokazalo je srednje vrednosti na gradijentu, ali znatno bliže slabo razvijenom zemljištu klisure Đetinje.



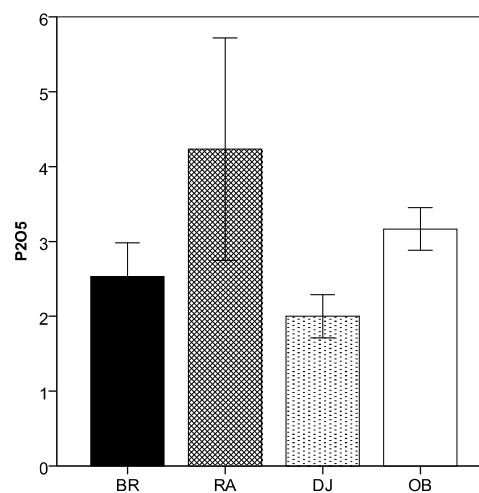
Slika 4.1.6. Kapacitet razmene katjona; cmol+/kg; srednja vrednost \pm standardna greška.

4.1.4 Sadržaj fosfora, kalijuma, azota, ugljenika, sumpora, i ukupnog organskog ugljenika

Sadržaj kalijuma (Slika 4.1.7) u zemljištu iz klisure Đetinje bio je niži ($0,68 \text{ mg kg}^{-1}$) nego u druga dva serpentinitiska staništa ($1,7 \text{ mg kg}^{-1}$), i statistički značajno različit ($F = 7,127$; $p < 0,05$). U slučaju dostupnog fosfora, sva četiri istražena zemljišta sadržala su manje od $0,5 \text{ mg kg}^{-1}$, i pripadala su veoma siromašnoj klasi (Slika 4.1.8).



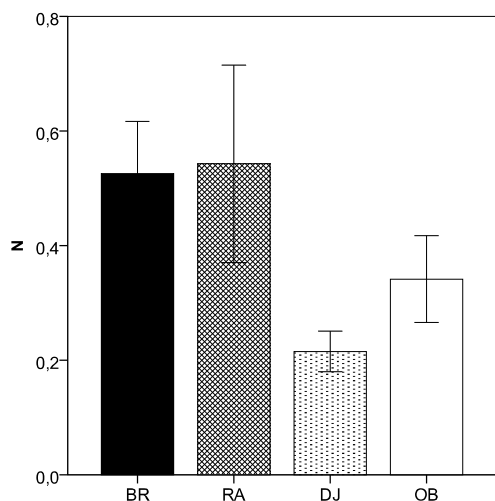
Slika 4.1.7. Koncentracija kalijuma u zemljištu; mg/100 g; srednja vrednost \pm standardna greška.



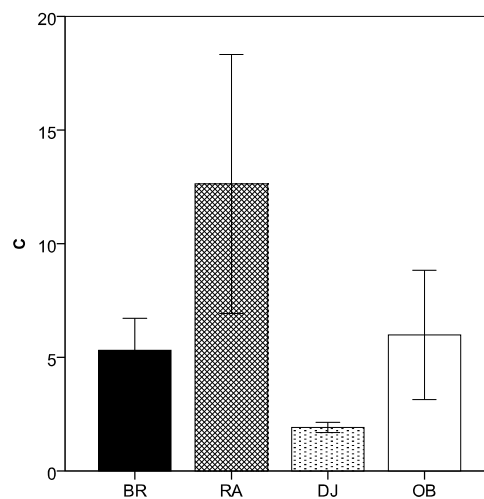
Slika 4.1.8. Koncentracija fosfata u zemljištu; mg/100 g; srednja vrednost \pm standardna greška.

Povišeni odnos C:N uočava se kada je brzina razgradnje organske supstance niska, i/ili je niska količina azota u zemljištu. Tako je na lokalitetu Ravnik, odnos C:N dostigao je maksimum (20,85), i bio statistički značajno viši ($F = 7,651$; $p < 0,05$) nego na druga dva serpentinitiska zemljišta (Brđanska klisura: 9,7; Klisura Đetinje: 9,03). I količina organske supstance bila je najveća u zemljištu lokaliteta Ravnik, a razgradnja sporija nego u zemljištu sa travnog staništa Brđanske klisure (Slike 4.1.9, 4.1.10, 4.1.12). Sva tri zemljišta su u apsolutnim količinama dobro opskrbljena azotom, sa količinom $> 0,2 \%$ N (Kastori, 2005), iako u klisuri Đetinje blizu donje granice za dobru opskrbljenost (0,215 %). Količina sumpora je bila najniža u najmanje razvijenom zemljištu klisure Đetinje (0,07 %), ali svega oko duplo manja nego u zemljištu sa

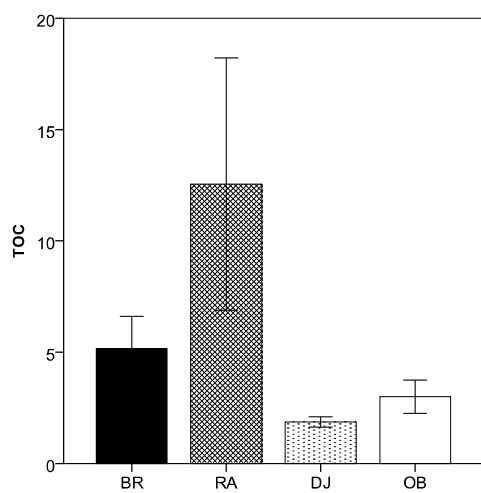
najrazvijenijim biljnim pokrivačem, na lokalitetu Ravnik (0,154 %) – Slika 4.1.13. Na lokalitetu Ravnik je količina ukupnog ugljenika (12,63 %) i organskog ugljenika (12,55 %) bila je višestruko veća nego u klisuri Đetinje: C = 1,92 %; TOC = 1,87 % (Slike 4.1.10, 4.1.11).



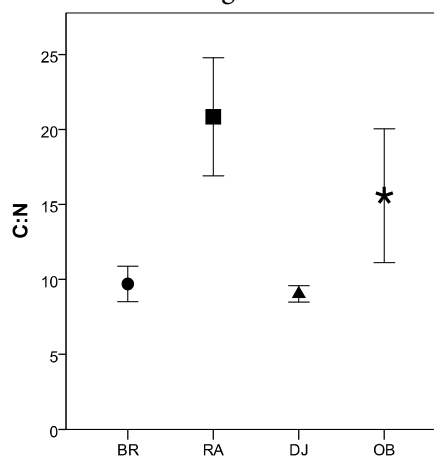
Slika 4.1.9. Količina azota u zemljištu; %; srednja vrednost \pm standardna greška.



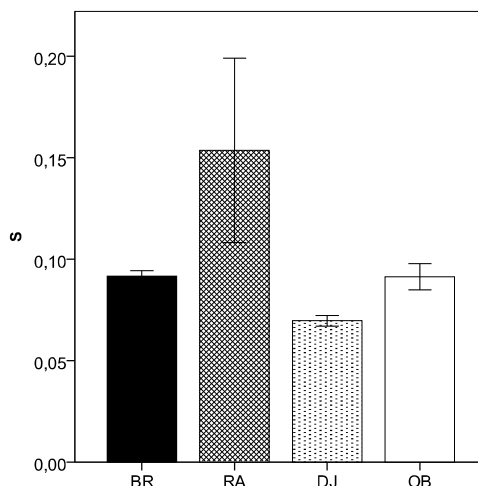
Slika 4.1.10. Količina ukupnog ugljenika u zemljištu; %; srednja vrednost \pm standardna greška.



Slika 4.1.11. Količina ukupnog organskog ugljenika u zemljištu; %; srednja vrednost \pm standardna greška.



Slika 4.1.12. Odnos sadržaja ugljenika i azota u zemljištu; srednja vrednost \pm standardna greška.



Slika 4.1.13. Količina sumpora u zemljištu; %; srednja vrednost \pm standardna greška.

4.1.5 Ukupan sadržaj metala u zemljištu

Rastvor carske vode u kojem je ekstrahovan ukupni sadržaj metala, analiziran je na sadržaj 20 elemenata: Ag, Al, B, Ba, Be, Ca, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Mg, Mn, Mo, Ni, Pb, Sc, Sr, Ti, i Zn. Niti u jednom uzorku nisu određene merljive količine Ag, B, Be, Cd, Mo i Pb. Shodno tome ovi elementi nisu detektovani ni u pojedinačnim frakcijama. U tabeli 4.1.1 date su koncentracije za 14 elemenata detektovanih u totalnoj ekstrakciji.

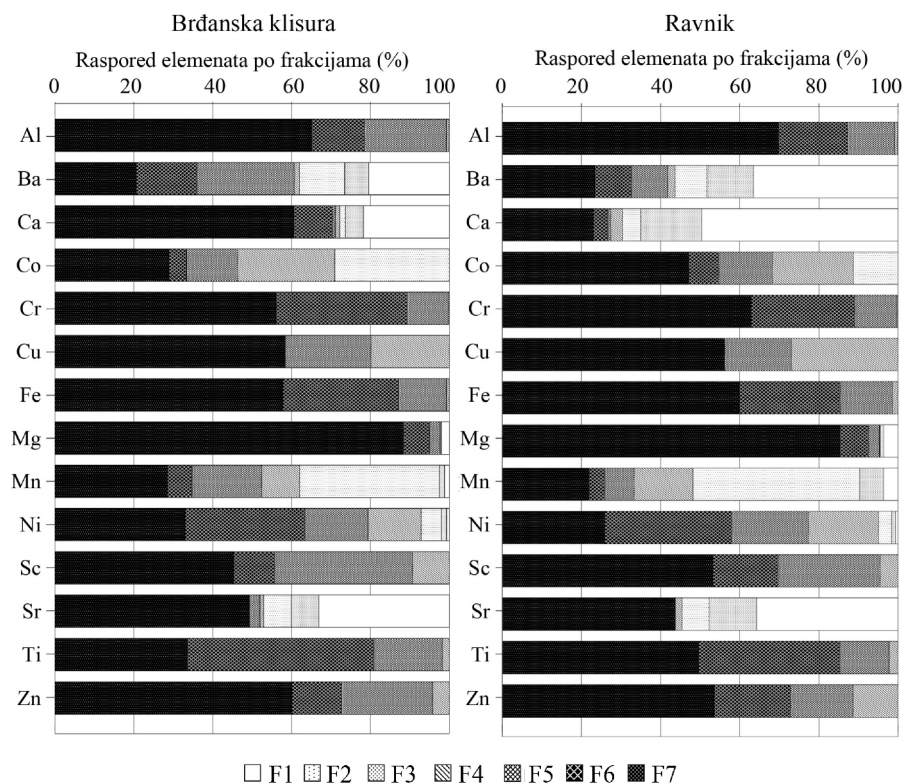
U ukupno prisutnim količinama se među serpentinitiskim zemljištima po višim koncentracijama Al, Ba, Co, Cr i Sc ističe zemljište Brđanske klisure, dok zemljište sa lokaliteta Ravnik odlikuje relativno niska ukupna količina Co, Cr, Sc i Fe (Tabela 4.1.1). Statistički značajne razlike ($p < 0,05$) obuhvatile su samo niske ukupne količine Co ($F = 7,627$), Fe ($F = 8,521$) i Sc ($F = 7,620$) na lokalitetu Ravnik. Poredeći sa krečnjačkim zemljištem Ovčar Banje, jedina dva elementa koja u ukupnim ekstraktima nisu pokazala značajnu razliku u odnosu na grupu od tri serpentinitiska zemljišta su Sc i Ti. Na lokalitetu Ovčar Banja je preostalih 12 elemenata bilo prisutno u višim (Al, Ba, Ca, Cu, Sr, Zn), ili u nižim koncentracijama (Co, Cr, Fe, Mg, Mn, Ni), nego u istraženim serpentinitiskim zemljištima.

Tabela 4.1.1. Ukupna količina metala u zemljištima; mg kg⁻¹;
srednja vrednost ± standardna greška.

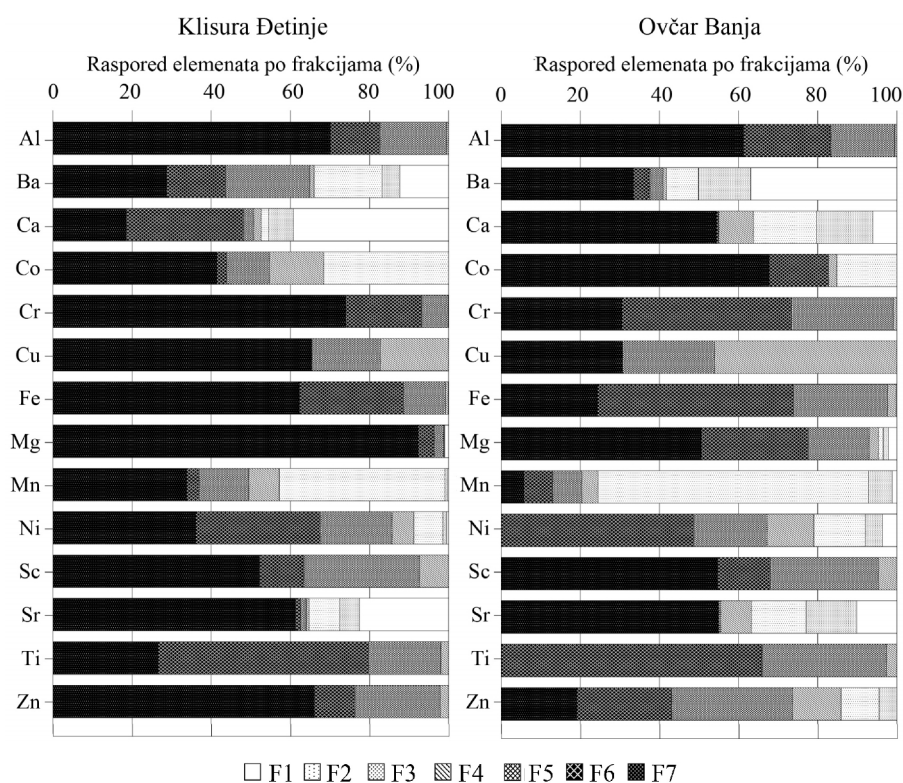
	Brđanska klisura	Ravnik	Klisura Đetinje	Ovčar Banja
Al	10 163±2 310	6 283±847	6 594±3 080	11 911±1 312
Ba	62±25	39,2±7	24,7±3,6	109,8±0,3
Ca	5 770±436	5 829±2 608	1 482±101	96 086±59 674
Co	208±14	118±18	175±17	26±2,8
Cr	1 014±100	457±77	706±390	62±15,6
Cu	19,6±1	13,7±1,1	14,7±3,4	35±7,5
Fe	77 075±5 718	49 344±6 635	73 113±1 575	19 743±2 866
Mg	123 067±29 970	100 286±30 971	179 574±16 683	8 464±572
Mn	1 821±239	1 127±185	1 548±79	575±94
Ni	1 055±48	920±152	1 227±54	65±22
Sc	14,3±1,8	5,8±0,7	7,1±2,1	3,1±0,4
Sr	14,2±2,7	13,6±3,6	9,1±0,9	56±20,1
Ti	71±23	72±19	54±27	83±11,2
Zn	108±9,3	94±6,7	76±11,4	225±70

4.1.6 Raspodela metala po frakcijama dostupnosti

Distribucija elemenata među frakcijama dostupnosti bila je veoma slična kod sva tri serpentinitiska zemljišta, uprkos razlikama u razvijenosti zemljišta, tipu i strukturi vegetacije, kao i gradijentima fizičko-hemijskih karakteristika, opisanim u prethodnim poglavljima. Procentualne zastupljenosti 14 detektovanih elemenata prikazane su na slikama 4.1.14 i 4.1.15, i u Prilogu 5. Statistički značajne razlike ($p < 0,05$) uočene su samo u sadržaju frakcija F3 ($F = 6,881$) i F4 za kobalt ($F = 9,302$), i u rezidualnoj (F7) frakciji za kalcijum ($F = 8,081$).



Slika 4.1.14. Raspored elemenata po frakcijama; %; Zemljišta iz Brđanske klisure i Ravnika.



Slika 4.1.15. Raspored elemenata po frakcijama; %; Zemljišta u klisuri Đetinje i Ovčar Banji.

4.1.7 Ukupne biodostupne količine metala

U sumi dostupnih frakcija (F1+F2+F3+F4) Co je bio značajno manje zastupljen na lokalitetu Ravnik ($F = 11,325$; $p < 0,05$), dok je količina ukupno dostupnih Mg ($F = 5,85$) i Zn ($F = 5,457$), tamo bila značajno viša ($p < 0,05$). Takođe, zabeleženo je značajno manje ($p < 0,05$) dostupnog Al u zemljištu iz klisure Đetinje (33 mg kg^{-1}), nego u onom iz Brđanske klisure (75 mg kg^{-1}) – Tabela 4.1.2. Krečnjačko zemljište Ovčar Banje sadržalo je značajno niže ($p < 0,01$) sume dostupnih Co, Mg i Ni, i značajno više sume dostupnih Ba, Ca, Cu, Sr, Ti i Zn.

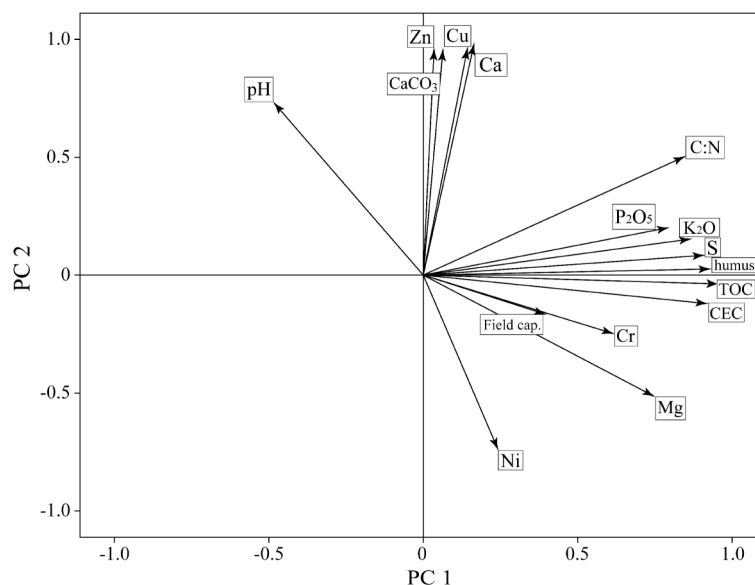
Tabela 4.1.2. Ukupan sadržaj biodostupnih metala (suma četiri dostupne frakcije); mg kg^{-1} ; srednja vrednost \pm standardna greška.

	Brđanska klisura	Ravnik	Klisura Đetinje	Ovčar Banja
Al	75 \pm 7	53 \pm 13	33 \pm 7	61 \pm 8
Ba	24,4 \pm 9,8	22,8 \pm 3,4	8,7 \pm 0,3	64,9 \pm 4,8
Ca	1 667 \pm 463	4 232 \pm 1 733	730 \pm 49	43 215 \pm 24 831
Co	112 \pm 7,5	38 \pm 14,4	79 \pm 9,9	4,4 \pm 2
Cr	0,9 \pm 0,3	1,3 \pm 0,1	0,4 \pm 0,2	0,6 \pm 0,1
Cu	3,9 \pm 0,2	3,7 \pm 0,5	2,5 \pm 0,2	16,2 \pm 2,8
Fe	570 \pm 30	712 \pm 174	563 \pm 34	461 \pm 137
Mg	2 869 \pm 603	4 693 \pm 660	2 266 \pm 241	594 \pm 153
Mn	867 \pm 171	751 \pm 149	781 \pm 161	488 \pm 118
Ni	217 \pm 74	207 \pm 17	175 \pm 23	32 \pm 7
Sc	1,3 \pm 0,5	0,3 \pm 0,1	0,5 \pm 0,2	0,1 \pm 0
Sr	6,8 \pm 2	7,7 \pm 2,2	3,3 \pm 0,2	24,9 \pm 10,1
Ti	1,3 \pm 0	1,6 \pm 0,2	1,1 \pm 0,2	2,8 \pm 0,4
Zn	4,6 \pm 1,6	10,6 \pm 3	1,6 \pm 0,5	59,3 \pm 24,8

Pozitivna korelacija ($p < 0,01$) uočena je između količina ukupno dostupnog Zn, i niza drugih parametara u zemljištu: količinom organske supstance ($R = 0,909$), C ($R = 0,843$), N ($R = 0,913$), S ($R = 0,963$), TOC ($R = 0,964$), K_2O ($R = 0,8$) i P_2O_5 ($R = 0,863$).

4.1.8 Analiza osnovnih komponenti za ispitivana zemljišta

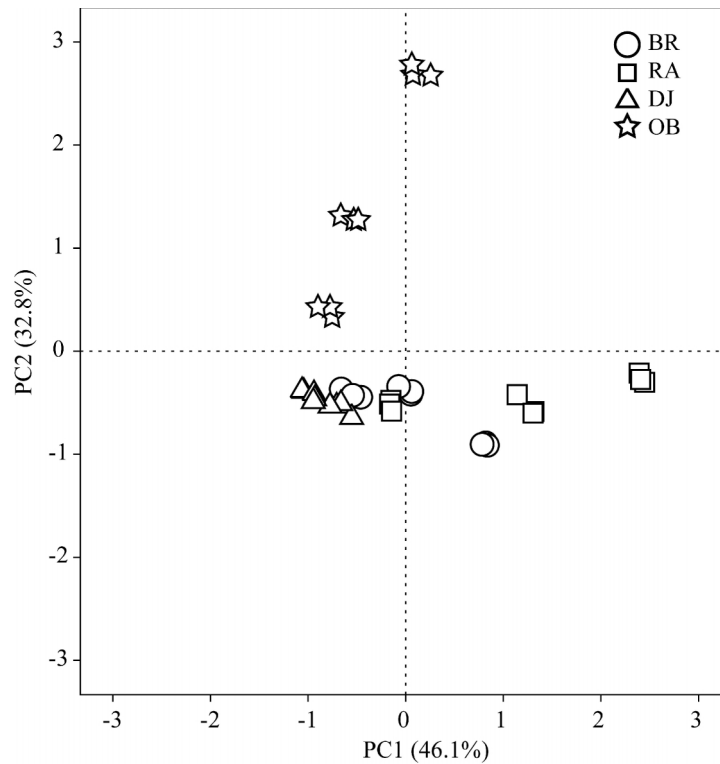
Numerički rezultati analize osnovnih komponenti (PCA) dati su u Prilogu 12, preko *Eigenvalues* vrednosti, varijanse i kumulativne varijanse, kao i stepena prisanjanja na komponente (eng. *loadings*). Analiza je polaznih 16 promenljivih svela na dve osnovne komponente koje su obuhvatale 78,9% ukupne varijanse originalnih promenljivih. Od toga, prva osa (prva komponenta, PC1) objasnila je 46,1% varijanse i najviše je karakterišu količine P_2O_5 , K_2O , S, N, organske supstance, TOC i CEC. Druga osa (druga osnovna komponenta, PC2) objasnila je dodatnih 32,8% varijanse i bila određena mikro i makronutrijentima čije su količine bile značajno više na krečnjačkom zemljištu (Ca, Cu i Zn). Na slici 4.1.16 dat je grafički prikaz intenziteta prisanjanja pojedinačnih promenljivih za osnovne komponente, odnosno za ose. Na slici 4.1.17 dati su položaji ispitivanih uzoraka zemljišta u prostoru koji su definisale dve ose.



Slika 4.1.16. Analiza osnovnih komponenti: Prisanjanja (eng: *loadings plot*) pojedinačnih promenljivih na dve ose.

PCA je pokazala da su glavne razlike između tri serpentinitiska zemljišta uglavnom u parametrima vezanim za unos i degradaciju organske supstance u zemljištu (organska supstanca, P_2O_5 , K_2O , S, N, TOC) koje objašnjava prva osa, odnosno

komponenta. Zemljište sa lokaliteta Brđanska klisura (Slika 4.1.17) našlo se između druga dva serpentinitiska zemljišta. Zemljište sa krečnjačkog lokaliteta Ovčar Banja razlikovalo se od serpentinitiskih više po drugoj osnovnoj komponenti koju su definisale drugačije koncentracije Zn, Cu, Ca, i CaCO_3 .



Slika 4.1.17. Analiza osnovnih komponenti: Položaj uzoraka/staništa (eng. *scores plot*) na sistemu koji definišu dve osnovne komponente.

4.2 Akumulacija i alokacija metala kod istraživanih vrsta

Način na koji svaka od tri ispitivane biljke toleriše višak nekih metala iz zemljišta (Ni, Cr, Mg...) ili manjak nekih drugih (Ca), proučavan je detekcijom koncentracija metala u različitim organima. Na taj način definisan je tip alokacije metala. Tri opšte strategije su ekskluzija (sprečavanje apsorpcije), sekvestracija (odlaganje u korenu) i translokacija metala u nadzemne delove (pre svega u listove). Rezultati akumulacije i alokacije 14 elemenata u različite organe tri vrste dati su u Tabelama 4.1.3a, i 4.1.3b.

Kod jedinki iz populacije *H. sendtneri* sa lokaliteta Brđanska klisura, Ca je bio statistički značajno zastupljeniji u listu nego u stablu ($F = 4,416$; $p < 0,05$), Fe značajno viši u korenu ($F = 3,687$; $p < 0,05$), a Mn značajno niži u stablu nego u drugim organima ($F = 6,706$; $p < 0,01$). Trend povećane translokacije u listove uočen je za Al, čija je količina bila značajno viša u listovima ($F = 9,533$; $p = 0,01$). U jedinkama iz populacije sa lokaliteta Ravnik, izrazito visok stepen translokacije iz korena u listove zabeležen je pre svega za Ca ($F = 115,851$; $p < 0,01$), kao i za Mg ($F = 26,539$; $p < 0,01$), pri čemu su najniže koncentracije detektovane u stablu. Ukupne količine dva elementa pokazale su najniži zabeleženi molarni odnos Mg:Ca (0,34) u listovima kod populacije sa lokaliteta Ravnik, i u korenu (0,5) kod populacije iz Brđanske klisure. Mangan je alociran slično kao Mg i Ca, sa najmanjom količinom u stablu, i najvišom u listovima sa lokaliteta Ravnik ($F = 20,158$; $p < 0,01$). Na ovom lokalitetu je i cinka bilo značajno manje u stablu nego u korenu ($p < 0,05$), a značajno više Al ($F = 5,928$; $p < 0,01$) i Sr ($F = 20,845$; $p < 0,01$) detektovano je u listovima nego u stablu i korenu. Iako su kod ove populacije *H. sendtneri* utvrđene najviše koncentracije nikla u listovima ($13,4 \text{ mg kg}^{-1}$), u pitanju su generalno niske koncentracije za ovaj visoko-mobilni metal. Blago više koncentracije Cu, Zn, donekle i Cr u korenu ukazivale su na trend sekvestracije kod obe populacije, ali se i u ovom slučaju radilo o niskim količinama preuzetih metala (dominira ekskluzija). Kobalt i titanijum su detektovani samo u tragovima, koji ne mogu ukazati na trend akumulacije i alokacije, već samo na ekskluziju, odnosno neapsorpcija.

Kod *C. marantae* sa lokaliteta Brđanska klisura značajno više koncentracije detektovane su u rizomu ($p < 0,05$) nego u listovima (dominira sekvestracija), i to za: Ca ($F = 13,843$), Mg ($F = 89,468$), Al ($F = 17,581$), Mn ($F = 11,803$), Fe ($F = 24,753$), Ni ($F = 19,783$), Sr ($F = 4,446$) i Cr ($F = 14,912$). Maksimalna koncentracija u listovima ($p < 0,01$) utvrđena je za Cu ($F = 14,539$), Zn ($F = 8,096$) i Ba ($F = 18,431$). Viša koncentracija Mg rezultirala je odnosom Mg:Ca > 1 (do 2,79) u svim organima, osim u drškama listova sa lokaliteta Brđanska klisura (u proseku). Jedinke iz populacije sa lokaliteta klisura Đetinje pokazale su identičnu sekvestraciju za Ca, Mg, Al, Mn, Fe i Ni, dok je preferencijalna lokalizacija nije ukazana za Sr, Ba, Cr. Više koncentracije Cu ($F = 6,188$) i Zn ($F = 4,066$) detektovane su na ovom lokalitetu u nadzemnim delovima paprati ($p < 0,05$). Kobalt i titanijum su u oba staništa bili detektovani samo u tragovima.

Tabela 4.2.1a. Akumulacija i alokacija Ca, Mg, Al, Mn, Fe i Ni u organima tri vrste (mg kg^{-1}), i odnos Mg:Ca u njima; srednja vrednost \pm standardna greška; nd – nije detektovano.

sp	lok	organ	Ca	Mg	Mg:Ca	Al	Mn	Fe	Ni
<i>H. sendtneri</i>	BR	koren	10587 \pm 977	2974 \pm 200	0,50 \pm 0,04	20,7 \pm 5,9	27,7 \pm 3,8	108 \pm 14	7 \pm 2,6
		stablo	8210 \pm 342	2629 \pm 386	0,53 \pm 0,08	37,2 \pm 10	15,3 \pm 3,9	69 \pm 8,0	3,8 \pm 1,8
		list	12204 \pm 885	3771 \pm 467	0,58 \pm 0,10	66,6 \pm 8,1	32,2 \pm 2,1	78 \pm 7,0	5 \pm 1,3
	RA	koren	10758 \pm 657	3778 \pm 158	0,59 \pm 0,02	26,7 \pm 7,2	27,9 \pm 4,0	89 \pm 18	3,6 \pm 1,9
		stablo	7892 \pm 332	2584 \pm 103	0,55 \pm 0,03	21,6 \pm 7,1	7,2 \pm 3,0	108 \pm 33	6 \pm 1,7
		list	23339 \pm 1099	4846 \pm 330	0,34 \pm 0,01	57,9 \pm 9,7	45,8 \pm 5,6	83 \pm 12	13,4 \pm 1,3
<i>C. marantae</i>	BR	rizom	3946 \pm 457	6006 \pm 530	2,79 \pm 0,43	129 \pm 18,7	30,3 \pm 6,1	942 \pm 186	72,8 \pm 13
		drška	2093 \pm 268	883 \pm 58	0,75 \pm 0,07	45,2 \pm 12,8	5,1 \pm 0,4	32,5 \pm 1,9	15,1 \pm 3,9
		liska	2018 \pm 97	1503 \pm 78	1,23 \pm 0,05	33,4 \pm 3,9	15,8 \pm 2,1	102 \pm 18	15,8 \pm 1,5
	DJ	rizom	3106 \pm 324	5437 \pm 319	2,99 \pm 0,12	140 \pm 28,3	32,8 \pm 4,0	1142 \pm 139	69,2 \pm 3,7
		drška	1789 \pm 454	1026 \pm 141	1,77 \pm 0,58	54,7 \pm 11,4	15,7 \pm 4,6	74,4 \pm 12	10,8 \pm 5,3
		liska	1201 \pm 104	1987 \pm 75	2,89 \pm 0,28	31,2 \pm 5,2	20,3 \pm 3,1	153 \pm 19	20,7 \pm 3,3
<i>S. rigidum</i>	BR	koren	4111 \pm 148	3410 \pm 253	1,37 \pm 0,09	87,7 \pm 16,4	44 \pm 5,4	410 \pm 67	14,3 \pm 2,6
		stablo	2477 \pm 61	2393 \pm 125	1,62 \pm 0,13	nd	14,6 \pm 1,8	19 \pm 2,0	4,9 \pm 1,6
		list	9521 \pm 528	3689 \pm 605	0,66 \pm 0,12	20,5 \pm 5,3	86,2 \pm 8,9	73 \pm 8,0	0,9 \pm 0,9
	OB	koren	7226 \pm 582	2613 \pm 272	0,63 \pm 0,09	153 \pm 45	38,8 \pm 3,6	218 \pm 45	1,6 \pm 1,3
		stablo	4287 \pm 296	1428 \pm 139	0,56 \pm 0,05	7,3 \pm 3,7	15,2 \pm 1,7	45 \pm 5,0	0,7 \pm 0,4
		list	13615 \pm 657	2605 \pm 167	0,32 \pm 0,01	53,3 \pm 20,1	77,6 \pm 8,9	97 \pm 13	2,7 \pm 1,2

Kod jedinki *S. rigidum* iz populacije sa serpentinita, maksimalna koncentracija ($p < 0,001$) utvrđena je u korenu za Al ($F = 31,822$), Fe ($F = 44,227$), Ni ($F = 13,409$) i Ba

($F = 13,301$), dok je Cr detektovan jedino u korenu, u koncentraciji od $5,1 \text{ mg kg}^{-1}$. Povećana translokacija u listove uočena je za Mn ($F = 47,209$; $p < 0,001$). Maksimalna Ca u listovima, odnosno snažnija translokacija, uz ekskluziju Mg, omogućila je folijarni odnos $\text{Mg:Ca} < 1$ kod jedinki na serpentinitnom zemljištu. U stablu je bilo značajno manje ($p < 0,001$) Zn ($F = 18,94$) i Sr ($F = 32,2$). Bakar nije pokazao tendenciju alokacije u neki organ, dok su Co i Ti detektovani samo u tragovima. Kod jedinki populacije sa krečnjačkog staništa, uočena je sekvestracija Al ($F = 6,89$), Fe ($F = 10,355$), Cu ($F = 16,065$) u korenu, kao i translokacija Mn u listove ($F = 34,005$; $p < 0,001$). Detektovane su i umereno povišene koncentracije Sr u listovima ($F = 7,201$; $p < 0,01$). Hrom, nikel, kobalt i titanijum detektovani samo u tragovima, dok koncentracije Ba nisu pokazale trend preferencijalne alokacije u neki od organa.

Tabela 4.2.1b. Akumulacija i alokacija Cu, Zn, Ba, Sr, Cr, Co i Ti, u organima tri vrste; mg kg^{-1} ; srednja vrednost \pm standardna greška; nd – nije detektovano.

sp	lok	organ	Cu	Zn	Ba	Sr	Cr	Co	Ti
<i>H. sendtneri</i>	BR	koren	5,6 \pm 1,4	26,8 \pm 2,0	19,9 \pm 3,3	36,2 \pm 3,6	1,1 \pm 0,9	1,9 \pm 1,0	nd
		stablo	nd	14,1 \pm 2,6	13,7 \pm 1,3	24,3 \pm 2,2	0,8 \pm 0,4	nd	0,68 \pm 0,34
		list	3,9 \pm 1,2	17,4 \pm 4,4	14,3 \pm 2,1	42,0 \pm 5,9	0,48 \pm 0,33	nd	0,74 \pm 0,22
	RA	koren	7,2 \pm 1,4	36 \pm 3,0	68,5 \pm 12,1	25,6 \pm 1,0	3,8 \pm 2,4	2,8 \pm 2,3	0,42 \pm 0,42
		stablo	4,1 \pm 1,6	15,9 \pm 1,4	59,8 \pm 8,8	14,3 \pm 2,1	0,5 \pm 0,3	nd	0,13 \pm 0,13
		list	5,2 \pm 1,4	26,6 \pm 4,6	60,9 \pm 8,9	54,1 \pm 7,4	nd	0,9 \pm 0,9	0,44 \pm 0,24
<i>C. marantae</i>	BR	rizom	1,4 \pm 1,0	28,1 \pm 1,6	8,4 \pm 0,2	16,6 \pm 1,8	7,8 \pm 1,7	nd	0,89 \pm 0,34
		drška	2,9 \pm 1,2	41,9 \pm 3,5	3,2 \pm 0,8	11,2 \pm 1,3	1,1 \pm 0,7	nd	nd
		liska	9 \pm 1,0	42,5 \pm 2,8	12,4 \pm 1,5	10,8 \pm 1,4	0,7 \pm 0,4	nd	0,21 \pm 0,14
	DJ	rizom	nd	17,7 \pm 2,5	1,5 \pm 0,5	8,4 \pm 1,8	3,0 \pm 1,1	1,5 \pm 0,8	0,17 \pm 0,17
		drška	4,8 \pm 2,1	37 \pm 8,9	1,6 \pm 0,9	8,1 \pm 2,6	1,9 \pm 0,9	2,2 \pm 1,7	nd
		liska	6,8 \pm 1,7	36,3 \pm 4,8	1,5 \pm 1,0	3,4 \pm 0,8	0,9 \pm 0,6	nd	0,56 \pm 0,27
<i>S. rigidum</i>	BR	koren	1,9 \pm 1	50,4 \pm 3,3	21,1 \pm 2,9	25,1 \pm 1,3	5,1 \pm 1,6	nd	0,88 \pm 0,56
		stablo	2,9 \pm 0,9	22,8 \pm 2,5	4,5 \pm 1,5	8,6 \pm 1,3	nd	nd	nd
		list	0,7 \pm 0,7	46,3 \pm 5,0	12,6 \pm 2,9	21,1 \pm 2,0	nd	nd	0,13 \pm 0,13
	OB	koren	13,3 \pm 2,1	73,8 \pm 6,8	64,8 \pm 11,2	14,8 \pm 1,0	0,5 \pm 0,4	nd	2,43 \pm 0,99
		stablo	5,7 \pm 1,2	37,8 \pm 1,6	39,6 \pm 3,7	6,0 \pm 1,2	nd	nd	nd
		list	1,5 \pm 0,5	60,1 \pm 8,0	37,3 \pm 12,9	20,6 \pm 4,8	0,4 \pm 0,3	1,8 \pm 1,3	0,70 \pm 0,39

4.3 Sezonsko variranje sadržaja metala u listovima odabranih vrsta

U listovima *H. sendtneri* sa lokaliteta Brđanska klisura detektovana je blaga tendencija kontinuirane sezonske akumulacije Mn (30,4–32,2–38,8 mg kg⁻¹), kao i Al na lokalitetu Ravnik (52,4–57,9–59 mg kg⁻¹). Kontinuirano opadanje koncentracija utvrđeno je samo za Fe u Brđanskoj klisuri (85–78–55 mg kg⁻¹), i Co na lokalitetu Ravnik (5,3–0,9–nd mg kg⁻¹). U jedinkama obe populacije *H. sendtneri*, maksimalne koncentracije Ca, Ba, Sr i Ni konstatovane su u letnjem periodu. Identična sezonska promena koncentracija, sa maksimumom u letnjoj sezoni, uočena je za Mg, Mn i Zn u listovima jedinki sa lokaliteta Ravnik, kao i za Al u listovima jedinki iz Brđanske klisure. Minimalne koncentracije Cu i Cr zabeležene su tokom letnjeg perioda na oba lokaliteta, kao i za Fe na lokalitetu Ravnik (Tabele 4.3.1a, 4.3.1b, Prilog 6).

Kod *C. marantae* koncentracije Mg, Zn, Cu, Al, Cr i Ni u drškama listova pokazale su u obe populacije sezonsko smanjenje. Kod jedinki iz Brđanske klisure koncentracija Ba u dršci bila je najviša tokom letnje sezone (18,8 mg kg⁻¹), kao i u liskama (59,9 mg kg⁻¹). U liskama su Ca, Mg i Sr pokazali tendenciju blagog sezonskog rasta količina, a Cu, Cr i Ni tendenciju opadanja (Tabele 4.3.1a, 4.3.1b, Prilozi 7, 8). Za ostale elemente promene su bile manje podudarne između dve populacije, ili količine nisu pokazale značajno variranje.

Tabela 4.3.1a. Sezonska dinamika sadržaja Ca, Mg, Al, Mn, Fe i Ni, u listovima ispitivanih vrsta; mg kg⁻¹; srednja vrednost ± standardna greška.

lok. org	sezona	Ca	Mg	Mg:Ca	Al	Mn	Fe	Ni	
<i>H. sendtneri</i>	BR	proleće	11835±224	3758±245	0,52±0,03	38,2±5,9	30,4±1,6	85±8	2,3±1,2
		list leto	12204±885	3771±467	0,58±0,10	66,6±8,1	32,2±2,1	78±7	5±1,3
		jesen	9687±227	4738±259	0,80±0,03	26,8±8,8	38,8±6,3	55±2	5,0±0,9
	RA	proleće	11905±844	3110±191	0,46±0,06	52,4±10,8	17,4±1,5	97±9	9,1±1,5
		list leto	23339±1099	4846±330	0,34±0,01	57,9±9,7	45,8±5,6	83±12	13,4±1,3
		jesen	19177±556	3459±432	0,30±0,04	59,0±12,2	23,7±2,4	97±7	10,4±1,0
<i>C. marantae</i>	BR	proleće	2093±268	883±58	0,75±0,07	45,2±12,8	5,1±0,4	32,5±1,9	15,1±3,9
		drška leto	1794±396	530±31	0,67±0,19	32,6±9,9	7,5±1,4	45±8	12,0±5,1
		jesen	1870±116	529±50	0,49±0,05	35,2±9,4	7,9±0,5	35±3	9,3±2,8
	DJ	proleće	2018±97	1503±78	1,23±0,05	33,4±3,9	15,8±2,1	102±18	15,8±1,5
		liska leto	1887±38	1706±101	1,49±0,08	43,3±8,7	24,4±3	126±34	12,1±1,4
		jesen	2176±154	1740±106	1,37±0,10	48,3±7,7	18,9±0,7	97±7	10,2±1,4
	DJ	proleće	1789±454	1026±141	1,77±0,58	54,7±11,4	15,7±4,6	74,4±12	10,8±5,3
		drška leto	1066±71	692±40	1,11±0,11	12,4±7,5	14,1±1,3	27±5	7,7±1,5
		jesen	1128±79	717±34	1,07±0,04	11,4±2,9	13,0±1,8	23±2	6,5±1,4
	DJ	proleće	1201±104	1987±75	2,89±0,28	31,2±5,2	20,3±3,1	153±19	20,7±3,3
		liska leto	1908±64	2389±128	2,10±0,15	25,5±3,7	23,9±1,5	111±8	14,7±0,9
		jesen	2350±126	2617±139	1,85±0,08	37,8±5,2	25,3±2,3	119±19	9,9±2,2
<i>S. rigidum</i>	BR	proleće	9095±1024	3156±254	0,59±0,04	15,7±5,8	96,5±9,7	94±17	4,7±1,7
		list leto	9521±528	3689±605	0,66±0,12	20,5±5,3	86,2±8,9	73±8	0,9±0,9
		jesen	9707±375	2014±290	0,34±0,04	22,5±4,2	80,4±2,8	50±3	1,8±1,3
	OB	proleće	7802±194	2299±238	0,49±0,05	6,5±4,3	66,5±6,1	71±8	1,3±1,3
		list leto	13615±657	2605±167	0,32±0,01	53,3±20,1	77,6±8,9	97±13	2,7±1,2
		jesen	14796±1114	2369±120	0,27±0,01	17,2±3,9	78,2±7,4	67±10	10,1±7,4

Sezonsko variranje koncentracija svakog od ispitivanih elemenata u listovima *S. rigidum*, bilo je različito kod jedinki iz dve populacije ove vrste. U listovima serpentinijske populacije variranje Ca je bilo minimalno (9095–9521–9707 mg kg⁻¹), dok je Mg utvrđen u najnižim koncentracija tokom jesenje, a u najvišim tokom letnje sezone (3156–3689–2014 mg kg⁻¹). Gvožđe i mangan pokazali su blago smanjenje koncentracija tokom sezone, a Al blagi rast. Nagli pad uočen je na prelazu prolećne u letnju sezonu za koncentracije Cu i Cr, u manjoj meri i Ni (Tabele 4.3.1a, 4.3.1b, Prilog 9). U jedinkama

populacije sa krečnjačke podloge, Mg je detektovan u relativno ujednačenim koncentracijama tokom vegetacijske sezone (2299–2605–2369 mg kg⁻¹), a koncentracije Mn su se blago povećavale (66,5–77,6–78,2 mg kg⁻¹). Količina Ca se takođe povećavala (7 802–13 615–14 796 mg kg⁻¹), kao i količine Ba, Cr i Ni. Maksimalne koncentracije u letnjem periodu pokazane su za Fe, Cu, Al, Sr i Co. Za kobalt to je bio i jedini period u kojem je detektovan.

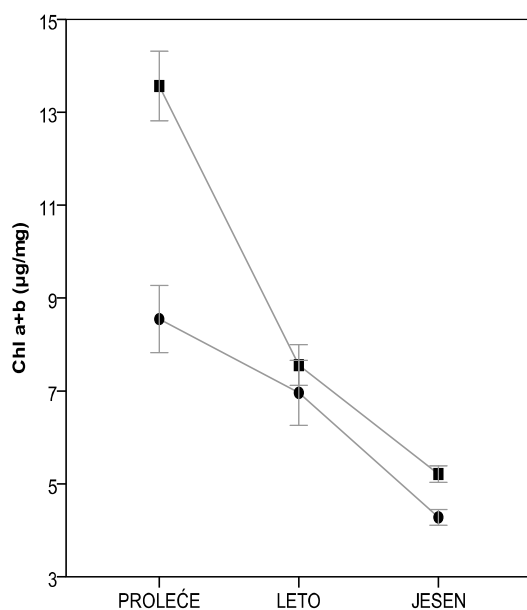
Tabela 4.3.1b. Sezonska dinamika sadržaja Cu, Zn, Ba, Sr, Cr, Co i Ti, u listovima ispitivanih vrsta; mg kg⁻¹; srednja vrednost ± standardna greška.

lok. org	sezona	Cu	Zn	Ba	Sr	Cr	Co	Ti		
<i>H. sendtneri</i>	BR	proleće	4,8±1,8	13,9±5,1	4,0±0,8	23,6±1,4	3,1±1,2	nd	nd	
		list	leto	3,9±1,2	17,4±4,4	14,3±2,1	42,0±5,9	0,48±0,33	nd	0,74±0,22
		jesen	7,5±1,5	26,6±4,0	9,9±1,4	20,5±1,5	2,5±1,0	nd	nd	
	RA	proleće	5,7±1,4	23,1±4,5	14,4±5,1	36,8±6,3	0,2±0,2	5,3±2,2	nd	
		list	leto	5,2±1,4	26,6±4,6	60,9±8,9	54,1±7,4	nd	0,9±0,9	0,44±0,24
		jesen	6,3±1,0	23,5±2,2	51,2±9,6	27,6±1,2	2,7±1,0	nd	nd	
<i>C. marantae</i>	BR	proleće	2,9±1,2	41,9±3,5	3,2±0,8	11,2±1,3	1,1±0,7	nd	nd	
		drška	leto	4,8±1,4	34,7±2,3	18,8±1,9	14,0±2,5	1,8±1,1	nd	nd
		jesen	2,8±0,8	23,2±1,6	6,1±1,1	12,6±1,2	0,9±0,4	nd	nd	
	DJ	proleće	9±1,0	42,5±2,8	12,4±1,5	10,8±1,4	0,7±0,4	nd	0,21±0,14	
		liska	leto	7,0±1,3	67,0±15,9	59,9±5,8	26,8±3,7	0,6±0,4	0,8±0,8	0,58±0,23
		jesen	3,1±0,5	38,1±5,1	27,6±4,0	23,2±3,7	nd	0,6±0,6	0,73±0,18	
		proleće	4,8±2,1	37±8,9	1,6±0,9	8,1±2,6	1,9±0,9	2,2±1,7	nd	
		drška	leto	5,6±3,1	31,8±3,2	1,7±0,6	6,0±0,6	1,3±0,7	nd	nd
		jesen	1,1±0,6	28,6±6,0	0,8±0,2	6,4±0,4	0,5±0,2	nd	nd	
	OB	proleće	6,8±1,7	36,3±4,8	1,5±1,0	3,4±0,8	0,9±0,6	nd	0,56±0,27	
		liska	leto	2,5±0,9	31,1±3,5	4,9±1,6	9,8±0,8	0,3±0,2	nd	nd
		jesen	2,8±0,8	25,2±1,2	6,2±0,8	15,7±1,5	nd	nd	0,26±0,18	
<i>S. rigidum</i>	BR	proleće	4,8±2,0	40,8±3,0	4,5±0,9	18,1±3,0	3,1±0,9	nd	nd	
		list	leto	0,7±0,7	46,3±5,0	12,6±2,9	21,1±2,0	nd	nd	0,13±0,13
		jesen	1,1±0,7	37,4±1,6	9,5±1,2	19,9±1,1	nd	nd	nd	
	OB	proleće	1,9±1,2	81,2±5,8	22,6±3,7	6,5±1,2	0,4±0,3	nd	nd	
		list	leto	1,5±0,5	60,1±8,0	37,3±12,9	20,6±4,8	0,4±0,3	1,8±1,3	0,70±0,39
		jesen	1,3±0,4	56,7±5,0	110,0±14,7	16,6±1,8	2,3±0,7	nd	nd	

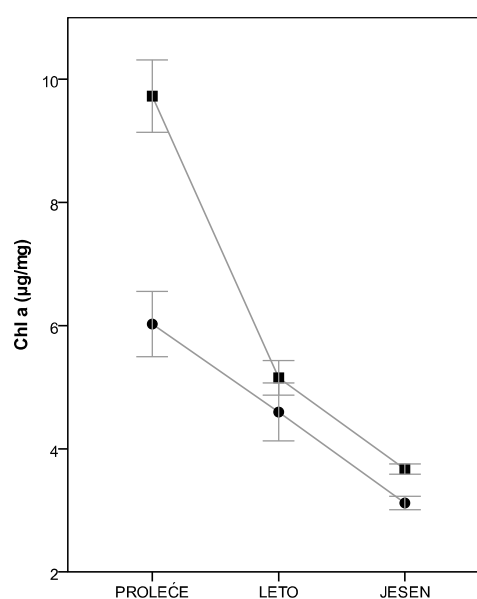
4.4 Sezonsko variranje količine fotosintetičkih pigmentata u listovima

4.4.1 Fotosintetički pigmenti kod *Halacsya sendtneri*

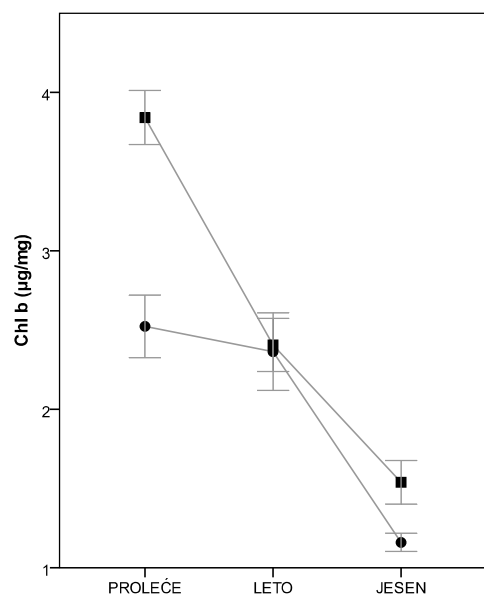
Ukupna količina hlorofila u listovima jedinki *H. sendtneri* smanjivala se tokom vegetacijske sezone, kako u populaciji iz Brđanske klisure (8,55–6,96–4,28 $\mu\text{g mg}^{-1}$) tako i u populaciji sa lokaliteta Ravnik (13,57–7,56–5,21 $\mu\text{g mg}^{-1}$). Identična sezonska promena obuhvatila je količine hlorofila *a* i *b*, na oba lokaliteta (Slike 4.4.1, 4.4.2, 4.4.3). Zbog različite promene apsolutnih koncentracija dva hlorofila, njihov međusobni odnos je u obe populacije bio najniži u letnjem periodu (Slika 4.4.5), i u Brđanskoj klisuri (1,95), i na lokalitetu Ravnik (2,15). Sezonska promena količina karotenoida u listovima je pokazala rast od prolećne do letnje sezone na lokalitetu Brđanska klisura (1,66–1,87), i opadanje na lokalitetu Ravnik (2,03–1,83) – Slika 4.4.4.



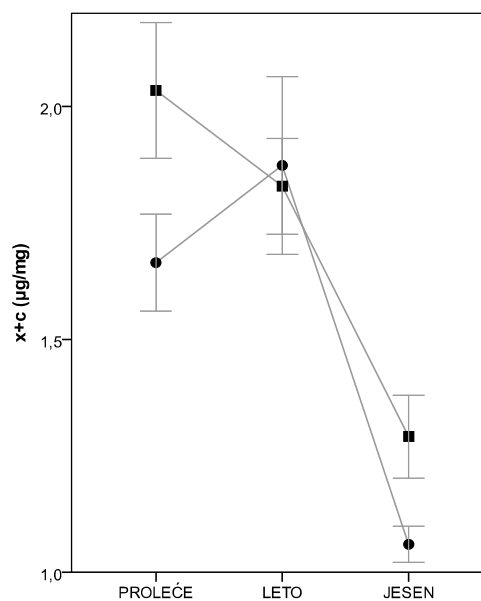
Slika 4.4.1. Sezonska dinamika ukupnog sadržaja hlorofila kod *Halacsya sendtneri*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ■ – Ravnik.



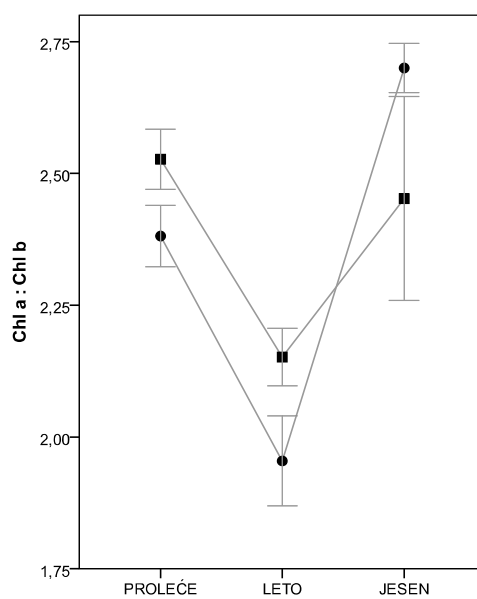
Slika 4.4.2. Sezonska dinamika koncentracija hlorofila *a* kod *Halacsya sendtneri*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ■ – Ravnik.



Slika 4.4.3. Sezonska dinamika koncentracija hlorofila *b* kod *Halacsya sendtneri*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ■ – Ravnik.



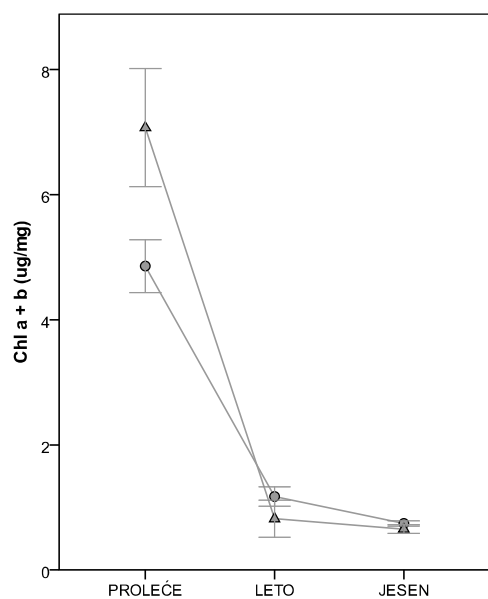
Slika 4.4.4. Sezonska dinamika koncentracija karotenoida kod *Halacsya sendtneri*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ■ – Ravnik.



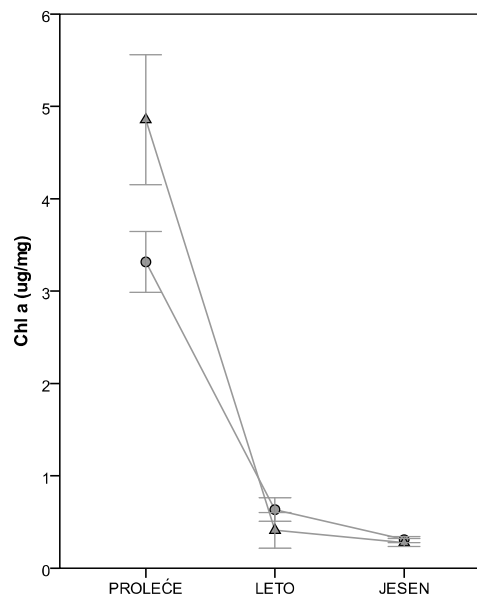
Slika 4.4.5. Sezonska dinamika odnosa hlorofila *a/b* kod *Halacsya sendtneri*; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ■ – Ravnik.

4.4.2 Fotosintetički pigmenti kod *Cheilanthes marantae*

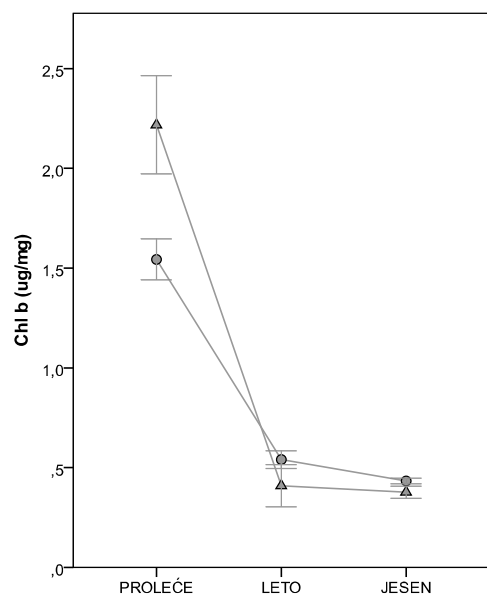
Kod vrste *C. marantae* najviše koncentracije svih pigmenta detektovane su u prolećnom periodu, i to u Brđanskoj klisuri: ukupni hlorofili $4,86 \mu\text{g mg}^{-1}$, hlorofil *a* $3,31 \mu\text{g mg}^{-1}$, hlorofil *b* $1,54 \mu\text{g mg}^{-1}$, ukupni karotenoidi $1,17 \mu\text{g mg}^{-1}$; u klisuri Đetinje ukupni hlorofili $7,07 \mu\text{g mg}^{-1}$, hlorofil *a* $4,85 \mu\text{g mg}^{-1}$, hlorofil *b* $2,22 \mu\text{g mg}^{-1}$, ukupni karotenoidi $1,29 \mu\text{g mg}^{-1}$. U nastavku sezone detektovane su višestruko niže koncentracije navedenih pigmenta, bez velike razlike u koncentracijama tokom letnjeg i jesenjeg perioda. Sezonska promena odnosa hlorofila *a* i *b* bila je slična u jedinkama iz dve populacije, i pokazala je tendenciju pada u Brđanskoj klisuri (2,13–1,17–0,71), i u klisuri Đetinje (2,16–0,88–0,72) – Slike 4.4.6, 4.4.7, 4.4.8, 4.4.9, 4.4.10, Prilog 10.



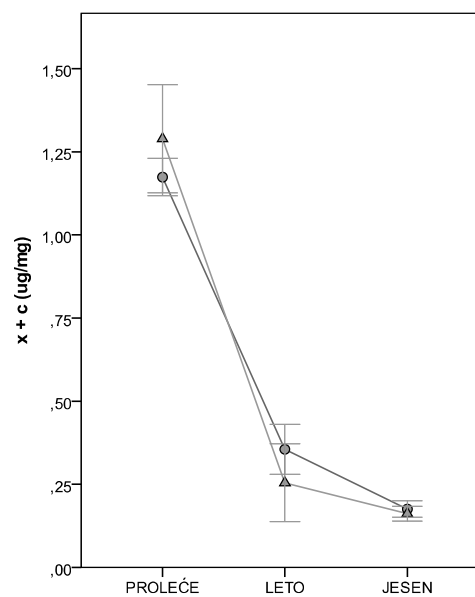
Slika 4.4.6. Sezonska dinamika ukupnog sadržaja hlorofila kod *Cheilanthes marantae*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ▲ – Klisura Đetinje.



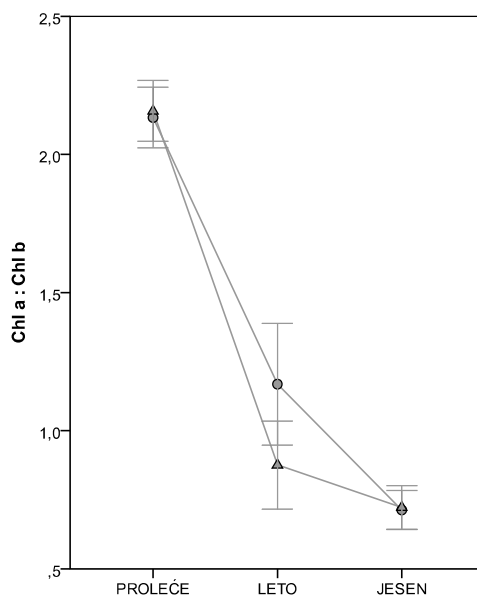
Slika 4.4.7. Sezonska dinamika koncentracija hlorofila *a* kod *Cheilanthes marantae*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ▲ – Klisura Đetinje.



Slika 4.4.8. Sezonska dinamika koncentracija hlorofila *b* kod *Cheilanthes marantae*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ▲ – Klisura Đetinje.



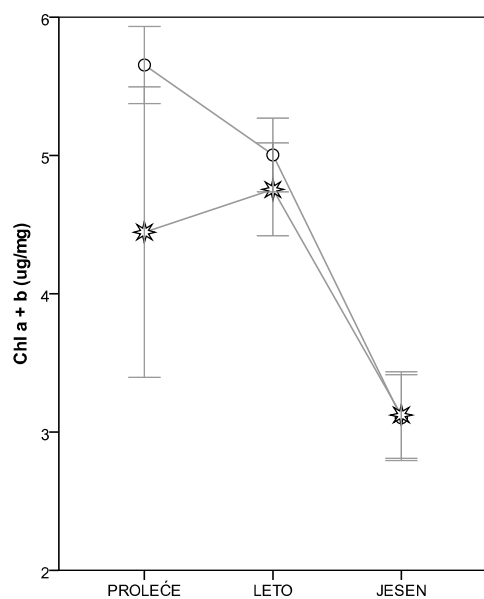
Slika 4.4.9. Sezonska dinamika koncentracija karotenoida kod *Cheilanthes marantae*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ▲ – Klisura Đetinje.



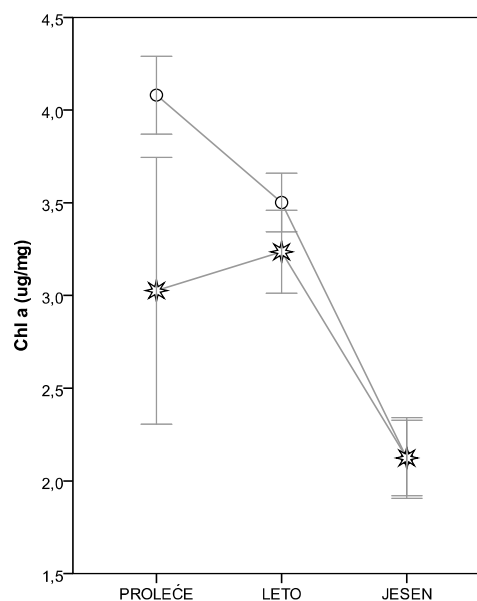
Slika 4.4.10. Sezonska dinamika odnosa hlorofila *a/b* kod *Cheilanthes marantae*; srednja vrednost \pm standardna greška; ● – Brđanska klisura; ▲ – Klisura Đetinje.

4.4.3 Fotosintetički pigmenti kod *Seseli rigidum*

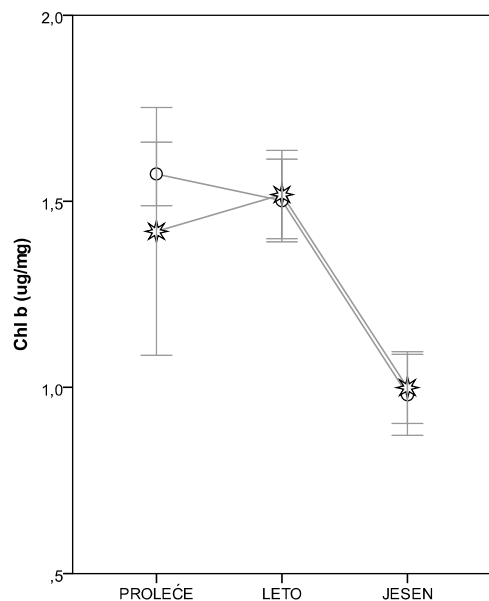
Koncentracije ukupnog hlorofila kod jedinki *S. rigidum* sa serpentinitnog i krečnjačkog staništa bile su najrazličitije u prolećnoj sezoni (Brđanska klisura: $5,65 \mu\text{g mg}^{-1}$, Ovčar Banja $4,45 \mu\text{g mg}^{-1}$), da bi se tokom letnjeg perioda međusobno približile (na serpentinitu padom: $5 \mu\text{g mg}^{-1}$, na krečnjaku rastom koncentracija: $4,75 \mu\text{g mg}^{-1}$). U senescentnim listova jesenjeg perioda, koncentracije su bile najslabije i najniže zabeležene ($\approx 3,1 \mu\text{g mg}^{-1}$). Na sličan način varirale su i količine hlorofila *a* i *b* zasebno (Slike 4.4.11, 4.4.12, 4.4.13). Količine karotenoida pokazale su manji intenzitet sezonskog variranja kod jedinki iz dve populacije (Slika 4.4.14). Odnos hlorofila *a/b* je na krečnjačkom bio ujednačen tokom sezone (2,12–2,14–2,12), a na serpentinitnom tlu pokazao blago opadanje (2,6–2,36–2,18) – Slika 4.4.15; Prilog 10.



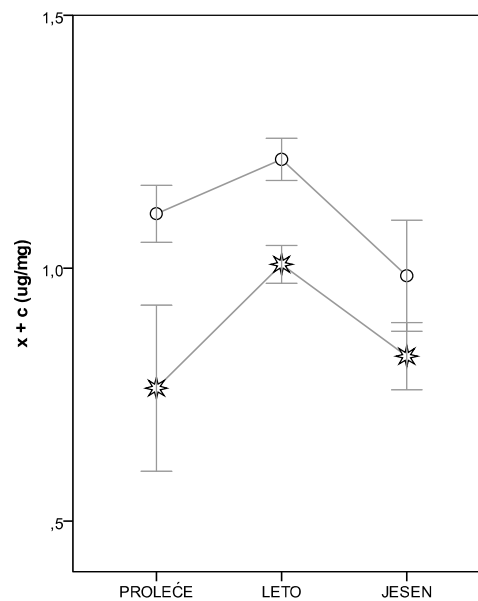
Slika 4.4.11. Sezonska dinamika ukupnog sadržaja hlorofila kod *Seseli rigidum*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ○ – Brđanska klisura; ☆ – Ovčar Banja.



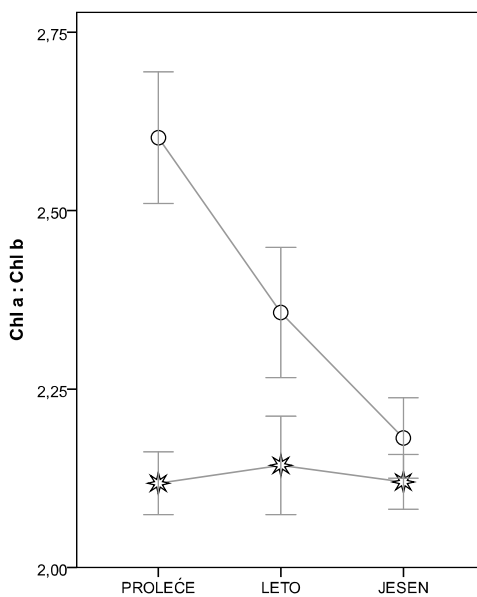
Slika 4.4.12. Sezonska dinamika koncentracija hlorofila *a* kod *Seseli rigidum*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ○ – Brđanska klisura; ☆ – Ovčar Banja.



Slika 4.4.13. Sezonska dinamika koncentracija hlorofila *b* kod *Seseli rigidum*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ○ – Brđanska klisura; ☆ – Ovčar Banja.



Slika 4.4.14. Sezonska dinamika koncentracija karotenoida kod *Seseli rigidum*; $\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška; ○ – Brđanska klisura; ☆ – Ovčar Banja.

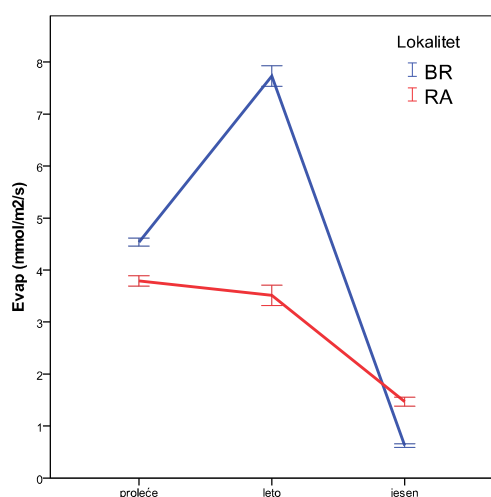


Slika 4.4.15. Sezonska dinamika odnosa hlorofila *a/b* kod *Seseli rigidum*; srednja vrednost \pm standardna greška; ○ – Brđanska klisura; ☆ – Ovčar Banja.

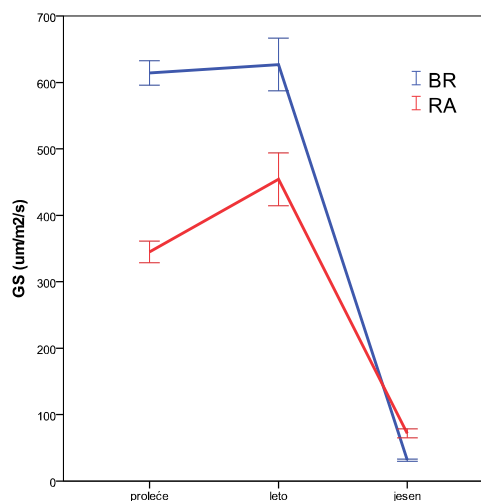
4.5 Sezonsko variranje intenziteta fotosinteze kod *H. sendtneri*

Maksimalan intenzitet evaporacije zabeležen je kod jedinki *H. sendtneri* iz Brđanske klisure u letnjem ($7,7 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a kod jedinki sa lokaliteta Ravnik u prolećnom periodu ($3,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). U jesenjem periodu je kod jedinki iz Brđanske klisure intenzitet evaporacije bio niži ($0,6 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a na lokalitetu Ravnik viši ($1,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) – Slika 4.5.1, Prilog 11. Stomaterna provodljivost je svoje maksimume u jedinkama obe populacije dostigla u letnjem (Brđanska klisura: $627 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Ravnik $454 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), a minimume u jesenjem periodu (Brđanska klisura: $31,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; Ravnik $71,9 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) – Slika 4.5.2, Prilog 11.

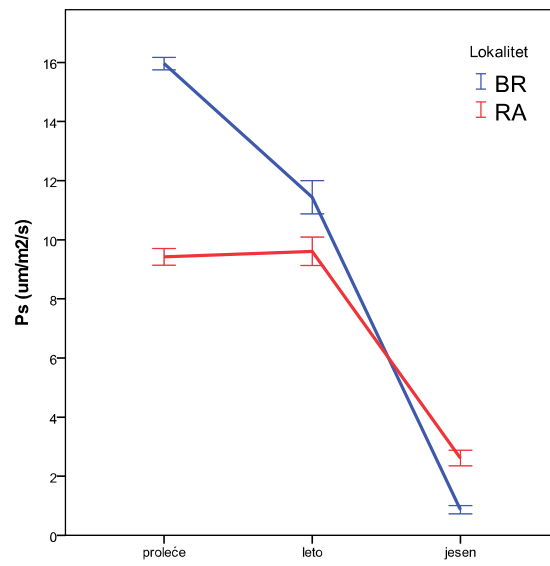
Neto intenzitet fotosinteze je pokazao slično sezonsko variranje, s tim što je kod jedinki iz Brđanske klisure maksimalan intenzitet postignut u proleće, tj. tokom cvetanja ($16 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), da bi zatim pao za četvrtinu u letnjem periodu ($11,4 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), i u jesenjoj sezoni bio zabeležen vrlo nizak intenzitet ($0,9 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Kod populacije sa lokaliteta Ravnik, intenzitet fotosinteze nije značajno varirao između prolećne i letnje sezone ($9,4\text{--}9,6 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), ali jeste pokazao produženu aktivnost jer je tokom jesenje sezone bio skoro trostruko viši ($2,6 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) nego na lokalitetu Brđanska klisura (Slika 4.5.3, Prilog 11)



Slika 4.5.1. Sezonska dinamika intenziteta evaporacije u listovima *H. sendtneri*; $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; sr. vrednost \pm standardna greška.



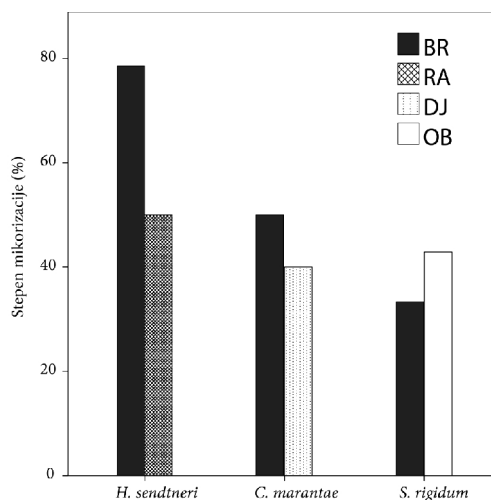
Slika 4.5.2. Sezonska dinamika intenziteta stomaterne provodljivosti u listovima *H. sendtneri*; $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; sr. vr. \pm stand. gr.



Slika 4.5.3. Sezonska dinamika intenziteta fotosinteze u listovima *H. sendtneri*; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška.

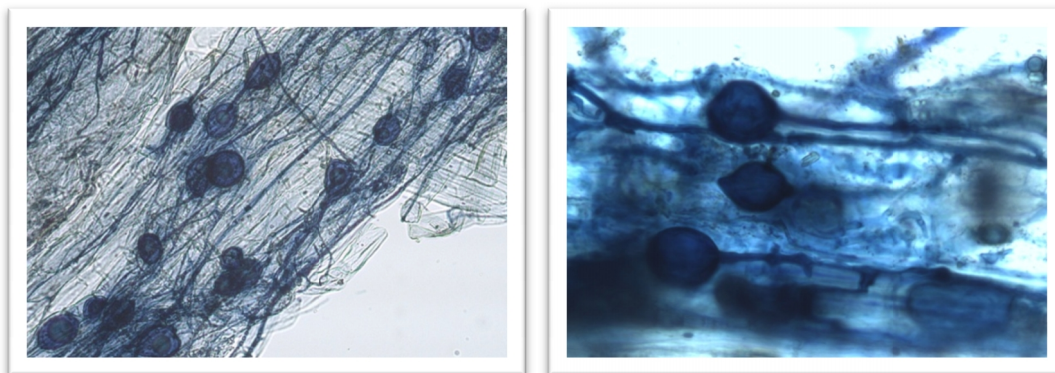
4.6 Endomikorizne simbioze istraživanih vrsta

Određivanje endomikorizne simbioze vršeno bojenjem ukazuje na prisustvo mikorize u korenu. Kod sve tri istraživane biljke utvrđeno je prisustvo mikorize. Najveći procenat mikorizacije utvrđen je u uzorcima korena vrste *H. sendtneri* iz populacije sa lokaliteta Brđanska klisura (78,6 %). Niži procenat mikorizacije (50 %) utvrđen je kod jedinki iz populacije sa lokaliteta Ravnik. Kod jedinki *C. marantae* iz Brđanske klisure mikorizacija je bila nešto viša (50 %) nego kod jedinki iz klisure Đetinje (40 %). Kod vrste *S. rigidum* na krečnjačkom lokalitetu Ovčar Banja stepen mikorizacije iznosio je 42,9 %, a na serpentinitnom staništu 33,3 % (Slika 4.6.1).



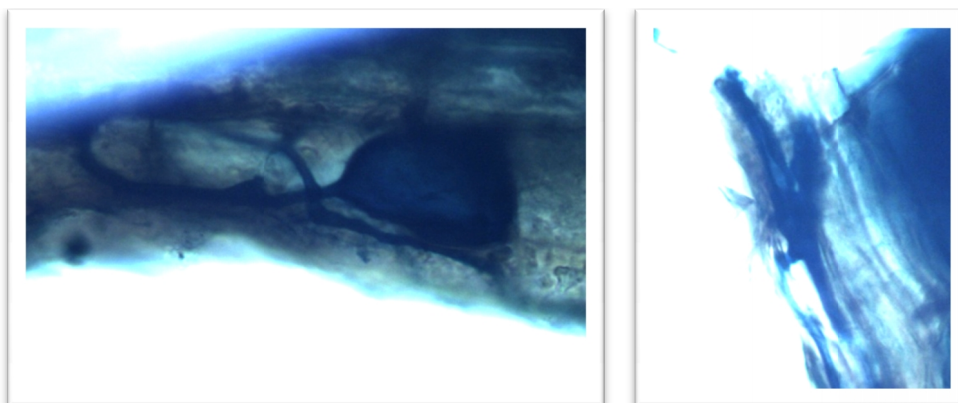
Slika 4.6.1. Stepen mikorizacije (%) kod tri vrste na paralelnim staništima; BR – Brđanska klisura, RA – Ravnik, DJ – Klisura Đetinje, OB – Ovčar Banja.

Korenove *S. rigidum* najteže je bilo uzorkovati u celini, a njihovi najmlađi delovi sa najaktivnijim ćelijama i korenovom kapom nalaze se na kraju dugog vretenastog korena koji se pruža među pukotinama stene, i zavlaci duboko u nju. Stoga je izuzetno teško bilo doći do mlađeg i aktivnijeg korena u kome se može uočiti mikoriza. Ovo je važilo kako za jedinke sa serpentinita, tako i za jedinke sa serpentinita. Situacija je donekle slična i sa korenovima *H. sendtneri*, koji su bili manje izduženi, međutim jednako teško bilo je dopreti do njihovih mlađih delova. Kod *C. marantae* rizom je puno pristupačniji, i obiluje korenčićima koji se pružaju od rizoma.

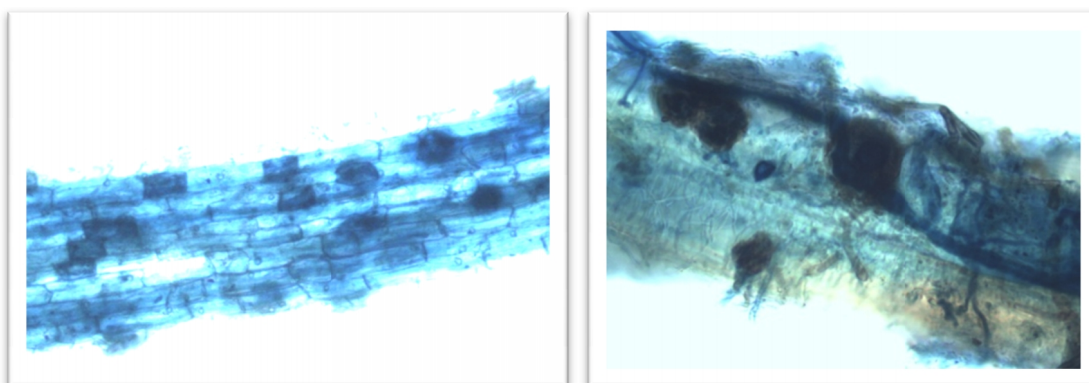


Slika 4.6.2. Mikroskopske fotografije endomikorize u korenovima *H. sendtneri*. Levo: Brđanska klisura (uvećanje 10x); Desno: Ravnik (uvećanje 40x).

Bez obzira na navedene prepreke, u sve tri vrste potvrđeno je prisustvo mikorize, kroz hife, arbuskule i vezikule koje odlikuju vezikularno-arbuskularnu mikorizu (Slike 4.6.2, 4.6.3 i 4.6.4).



Slika 4.6.3. Mikroskopske fotografije endomikorize u korenovima *C. marantae*. Levo: Brđanska klisura; Desno: Klisura Đetinje; (uvećanje 40x).



Slika 4.6.4 Mikroskopske fotografije endomikorize u korenovima *S. rigidum*. Levo: Brđanska klisura; Desno: Ovčar Banja; (uvećanje 40x).

5 DISKUSIJA

5.1 Fizičko-hemijske odlike zemljišta i njihova uloga u razvoju edafskih uslova staništa

5.1.1 Odlike serpentinitičkih staništa i zemljišta

Za tri serpentinitička staništa obuhvaćena ovim istraživanjem zajednički je bio tip geološke podloge – ofiolitski kompleksi jurske starosti, koji su na površinu litosfere došli u vreme Alpske orogeneze (Schmid et al., 2004). Međutim, ova sličnost u genezi, pa ni međusobna geografska bliskost, ne garantuju mineralošku, time ni geohemijsku podudarnost stena i zemljišta (Alexander et al., 2007). Kao rezultat fizičko-hemijskih varijacija, uz klimatološke i orografske razlike, tri ispitivana staništa razlikovala su se pre svega po vegetacijskom pokrivaču. Vegetacija Brđanske klisure je pseudo-stepa: kserofilna, zeljasta travna zajednica, u čiji sastav ulaze i sve tri ispitivane vrste. Na lokalitetu Ravnik razvijena je šuma belog bora u čijem prizemnom spratu raste populacija *H. sendtneri*. U klisuri Đetinje, na serpentinitičkom siparu razvijena je oskudna zeljasta vegetacija. Na ovom zemljištu koje u velikoj meri čini mobilan supstrat hemijski blizak matičnoj steni, *C. marantae* raste u gustim busenovima. Sva tri serpentinitička staništa se odlikuju vrlo plitkim zemljištem, do 10 cm dubine, i nemaju razvijene zemljišne horizonte. Ipak, vizualno je lako uočljivo da je Ravnik stanište sa najdebljim slojem nepotpuno razložene organske supstance, što je analizom količine organske supstance u zemljištu i potvrđeno. Sloj stelje debljine do 5 cm visine čine pretežno četine belog bora na različitom stupnju raspadanja. U Brđanskoj klisuri sloj stelje bio je znatno tanji, dok je u klisuri Đetinje površina bila lišena uočljivog sloja nepotpuno razloženih biljnih ostataka. U pogledu insolacije, najizloženiji sunčevom zračenju je greben u Brđanskoj klisuri, sa jugozapadnom ekspozicijom i niskom travnom vegetacijom. Na lokalitetu Ravnik, drveće bora značajno je ograničavalo

insolaciju u prizemnom spratu uspona orijentisanog prema jugu-jugozapadu. U vegetacijski siromašnom staništu klisure Đetinje strme padine i blizina suprotne strane klisure su ograničavale vreme pod direktnim dnevnim svetlom.

Mehanički sastav zemljišta (granulometrijski odnos čestica), ima veliku ulogu u formiranju edafskih uslova. Udeo čestica određenih veličina određuje teksturu zemljišta, a prema kriterijumima Međunarodnog društva za nauku o zemljištu – ISSS (eng. *International Society for Soil Science*), čestice se klasifikuju kao glina, prah i pesak, pri čemu se pesak dodatno deli na krupni i sitni pesak. Čestice gline imaju veliku površinu i visok električni naboj, kako pozitivni, tako i negativni. Zbog toga one povećavaju kapacitet zadržavanja vode i mineralnih elemenata, i imaju značajnu ulogu u hemijskim reakcijama u zemljištu. Pesak, za razliku od gline, formira veće pore između čestica. Makropore između čestica peska omogućavaju bolju aeraciju, dok mikropore među česticama finije granulacije omogućavaju efikasnije zadržavanje vode. Na ovaj način finoća teksture utiče na prisustvo i kvantitet vazduha i vode (odnosno potencijalne vlažnosti) u zemljištu, time i na plodnost zemljišta i produktivnost biljnog pokrivača. Peskovita zemljišta su nestabilna, brzo apsorbuju vodu, ali ih voda brzo i napušta. Zemljišta sa finijom teksturom stoga generalno fertilnija, zbog čega obično sadrže i više organske supstance (Osman, 2012). U tri ispitana serpentinitiska zemljišta frakcija krupnog i sitnog peska (20–2000 μm) činila je između 70,5 i 79,3 % – odnosno, veoma velik deo mehaničkog sastava zemljišta. Analizom nisu obuhvaćene frakcije čestica krupnijih od 2 mm, koje su u ispitivanim zemljištima takođe bile zastupljene u velikoj meri. Prema teksturi, istraživana zemljišta su klasifikovana uglavnom kao krupnopeskovita ilovača. Kao takva, iako sadrže određenu količinu praha i čestica gline koja njihovu strukturu čine koliko-toliko koheznom kada su mokra, njihova plitkoća i krupnozrna tekstura na ispitivanim serpentinitiskim staništima naglašavaju slabu sposobnost zadržavanja vode, i malu apsolutnu količinu vode koju plitak profil može zadržati. Važnost vode kao faktora u plitkim serpentinitiskim zemljištima ogledala se

jasno na staništu u Brđanskoj klisuri, gde je bujnija vegetacija bila omogućena samo u zaklonjenijim i vlažnijim udolinama između dve padine (Slika 3.1.4). Više istraživača naglasilo je važnost vodnog režima u serpentinitiskim zemljištima, i odredilo ga kao faktor koji je često i važniji za adaptaciju od uobičajeno pretpostavljenog opterećenja teškim metalima. Tako Chiarucci (2003) opisuje model pulsirajuće dinamike kojim se na ultramafičnim staništima u Toskani u razvoju vegetacije dešavaju prekidi ili usporavanja izazvana naglim i izrazitim sušama. Odgovarajući orografski položaj samog staništa, koji može da pojača intenzitet suše, identifikovan je kao preduslov za ostvarivanje ovakve dinamike. Navedena pulsirajuća dinamika predložena je kao mehanizam koji održava pionirsku vegetaciju i/ili endemične predstavnike na serpentinitiskim terenima Toskane. Na serpentinitu se sušnost zemljišta zatim odražava i na sposobnost održavanja nižeg vodnog potencijala, na zatvaranje stoma, slabu razgranatost, nespecifičnu dlakavost, i sporiji rast biljaka tolerantnih na serpentinitisko zemljište (Brady et al., 2005; Stevanović & Janković, 2001).

Količinski udeo frakcija krupnije granulacije (sitni i krupni pesak) kod plitkih zemljišta koja su ovom disertacijom obuhvaćena, ukazuje na "kratak" ili „spor“ razvoj zemljišta, odnosno bliskost sa matičnom stenom. Utvrđeni granulometrijski sastav opisuje fizičku komponentu zemljišta koja doprinosi tome da staništa budu sušna, a adaptacije biljaka često kseromorfne. Tako plitkost određuje nisku apsolutnu, a gruba tekstura i nisku potencijalnu vlažnost zemljišta, što doprinosi sušnim uslovima na staništu.

Pored utvrđenog gradijenta porasta vodnog kapaciteta od klisure Đetinje, preko Brđanske klisure, do Ravnika, uočena je i pozitivna korelacija vodnog kapaciteta i količine organske supstance u zemljištu ($R = 0,802$; $p = 0,009$). Ukoliko se skeletogeno zemljište klisure Đetinje uzme kao inicijalno, podaci ukazuju na upoređeni progresivni razvoj zemljišta (u ovom slučaju razvojem vodnog kapaciteta) i biljnog pokrivača na serpentinitskoj podlozi (koji produkuje organsku supstancu u zemljištu), usmeren

prema razvijenijoj vegetaciji poput one na lokalitetu Ravnik. Ovaj sinhroni razvoj zemljišta i biljnog pokrivača međusobno se omogućava i uslovljava. Drugim rečima, bujniji biljni pokrivač zavisi od koliko-toliko razvijenijeg zemljišta (koje svo vreme zadržava druge serpentinitne odlike koje ga čine stresnim), a nastanak takvog zemljišta zavisi od unosa organske supstance koji obezbeđuje isti taj biljni pokrivač.

Količina kalijuma u zemljištu klisure Đetinje ($0,68 \text{ mg kg}^{-1}$) svrstava ga u siromašnu klasu zemljišta, dok se prema sadržaju u Brđanskoj klisuri ($1,71 \text{ mg kg}^{-1}$) i lokalitetu Ravnik ($1,74 \text{ mg kg}^{-1}$) zemljišta po sadržaju kalijuma svrstavaju u optimalnu klasu (Milić et al., 2011). Prema dostupnim količinama fosfora sva tri zemljišta su u vrlo siromašnoj klasi ($< 0,5 \text{ mg kg}^{-1}$), ali istovremeno i adekvatno ($> 0,2 \%$) opskrbljena azotom (Kastori, 2005; Milić et al., 2011). Sadržaj fosfora, kalijuma, sumpora i ukupnog organskog ugljenika pokazao je gradijent promena identičan onome za vodni kapacitet i količinu organske supstance (klisura Đetinje $<$ Brđanska klisura $<$ Ravnik). Za procenu stope razgradnje organske supstance, primenjuje se odnos C:N u zemljištu. Kada je visok, odnos C:N ukazuje na sporu razgradnju organske supstance, ili na nizak sadržaj N zbog njegovog bržeg ispiranja ili potpunije iskorišćenosti (Burt et al., 2001). Obično je potpunije korišćenje posledica toga da razlagači u zemljištu više koriste prisutni azot za potrebe sopstvenog rasta nego za razlaganje organske supstance, čime se razlaganje stelje odlaže, odnosno usporava. Ovim se i količina dostupnog azota koje bi biljke koristile sa svoj rast održava manjom, a količina neasimilovanog ugljenika od strane bakterija, većom. Na lokalitetu Ravnik, uzrok značajno višeg odnosa C:N (20,85) bio je pre svega u visokom sadržaju sporo-razgradive organske supstance, uglavnom četina bora. U druga dva serpentinitna zemljišta, odnos C:N bio je približan (9,03–9,7), uprkos značajnoj razlici u količini organske supstance. Ovo potvrđuje hipotezu da različita serpentinitna zemljišta mogu pokazati kako visoke, tako i niske vrednosti odnosa C:N (Effendi et al., 2000; Alexander et al., 2007).

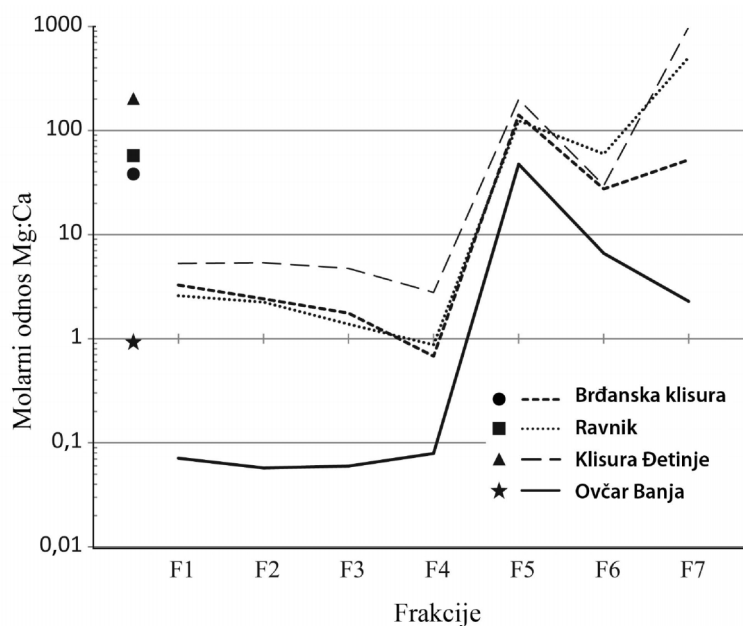
Sumpor je nutrijent kako za razlagače, tako i za biljke. Biljke lako apsorbiraju sulfate, ali se oni takođe lako ispiraju iz zemljišta, zbog čega je aktivnost mikroflore ključna za stabilno razlaganje organske supstance i kruženje ovog nutrijenta (Stevenson, 1994). Dostupnost sumpora za biljke, kao i u slučaju azota, opada aktivnijom apsorpcijom od strane mikroflore. Količina sumpora detektovana u najmanje razvijenom zemljištu klisure Đetinje bila je najniža (0,07 %), ali svega za polovinu niža nego u najrazvijenijem zemljištu na lokalitetu Ravnik (0,154 %). Uporedo s tim, uočena je veća razlika u količinama ukupnog organskog ugljenika, u proseku četiri puta viši na lokalitetu Ravnik. Ovakvi odnosi zastupljenosti sumpora i organskog ugljenika potvrđuju dinamiku razlaganja organske supstance na različito razvijenim serpentinitnim zemljištima. Potpunije mikroflorno korišćenje sumpora i azota u skladu je sa usporenim razlaganjem organske supstance u serpentinitnim zemljištima koja su bogatija organskim otpadom, što je još jedan od razloga sporijeg razvoja zemljišta na serpentinitnoj staništima.

5.1.2 Molarni odnos Mg:Ca na serpentinitnim zemljištima

Uporedo sa povećanjem vodnog kapaciteta, količine organske supstance i mineralnih nutrijenata, u ispitivanim zemljištima se ublažavao visok odnos Mg i Ca, veoma bitan faktor, na serpentinitu često označavan i kao najbitniji stresogeni faktor. Tako je gradijent ublažavanja nepovoljnog molarnog odnosa Mg:Ca (relativno približavanje jednakom odnosu dva elementa) u istraživanim serpentinitnim zemljištima potvrđen negativnom korelacijom ($p < 0,01$) sa ukupnim organskim ugljenikom ($R = -0,799$), ugljenikom ($R = -0,803$), azotom ($R = -0,844$), kalijumom ($R = -0,889$), kao i sa sumporom ($R = -0,765$) i fosforom ($R = 0,717$) ($p < 0,05$).

Vrednost odnosa Mg:Ca koja se dobija ekstrakcijom ukupnog sadržaja elemenata u zemljištu ne opisuje realnu situaciju okoline korena u smislu fizioloških uslova u kojima se koren nalazi. Tako je odnos Mg:Ca na serpentinitu u ukupnim

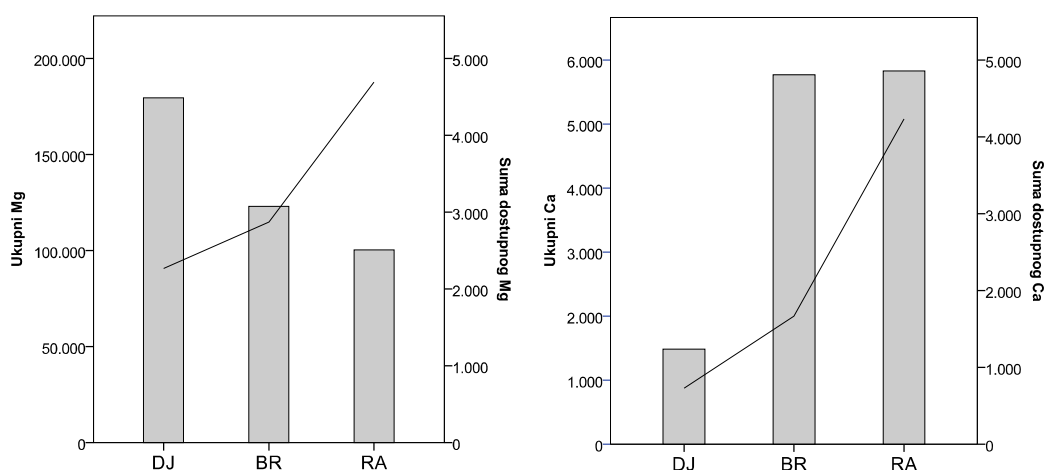
količinama varirao između 28 i 206, što su višestruko viši odnosi nego oni dobijeni u dostupnim frakcijama (Tabela 4.1.2, Slika 5.1.1). Odnos ukupno prisutnih količina bolje odražava mineraloški sastav stene, i najbližiji je petoj frakciji iz sekvencijalne ekstrakcije (samo kod serpentinitičkih zemljišta). Iz ovog razloga uobičajeno je da se izvode ekstrakcije frakcija metala različite dostupnosti.



Slika 5.1.1. Srednja vrednost molarnog odnosa Mg:Ca u istraživanim zemljištima; Oblici – ukupna ekstrakcija carskom vodom; Linije – molarni Mg:Ca u sedam sekvencijalnih frakcija.

U različitoj meri dostupni metali, kao i suma ukupno dostupnih metala, uključujući tu Ca i Mg, realnije prikazuje stresogene uslove zemljišta. Dostupne koncentracije čine po pravilu manje stresne uslove za rast i normalno funkcionisanje biljaka, nego ukupne količine prisutne u zemljištu. U istraživanim zemljištima, odnos Mg:Ca je pokazao sličnu raspodelu u različitim frakcijama dostupnosti, tj. sličan oblik krive (Slika 5.1.1). Ipak, najveća razlika između staništa uočena je u dostupnim frakcijama (prve četiri od sedam). Razlike u teže dostupnim frakcijama, pogotovo rezidualnoj frakciji F7, više odražavaju specifičan mineraloški sastav stene. Sa druge strane, razlike u dostupnim frakcijama su u velikoj meri pod uticajem drugih, prethodno diskutovanih fizičko-hemijskih činioca. Tako je poznato da se količina

dostupnog Ca može povećati akumuliranjem organske supstance (D'Amico & Previtali, 2012). Na taj način se odnos Mg:Ca može spustiti na povoljniji nivo. Trend ovakve promene odnosa Mg:Ca može se potvrditi i za istražena zemljišta, u kojima je molarni odnos sume dostupnih frakcija Mg i Ca bio u negativnoj korelaciji sa količinom organske supstance ($R = -0,832$; $p = 0,005$). Tako je na lokalitetu Ravnik, u zemljištu bilo najviše organske supstance (9 %), a odnos Mg:Ca bio je najniži, odnosno najpovoljniji (2,4). Zemljište iz klisure Đetinje imalo je najmanje organske supstance (3,71 %) i najnepovoljniji odnos Mg:Ca (5,2). U Brđanskoj klisuri zemljište se odlikovalo osrednjom količinom organske supstance (7,38 %) i osrednjim odnosom Mg:Ca (3,0). Već pomenuta negativna korelacija odnosa Mg:Ca sa ukupnim organskim ugljenikom, i količinama C, N, K_2O , S i P_2O_5 , takođe govori u prilog važnosti sadržaja ovih makronutrijenata za dovođenje odnosa Mg:Ca u zemljištu do vrednosti povoljnijih, ili barem manje nepovoljnih, za rast većeg broja biljaka. U odnosu Mg:Ca na serpentinitским zemljištima sa lokaliteta Ravnik i Brđanska klisura, kalcijum je količinski bio zastupljeniji od magnezijuma samo u četvrtoj (poslednjoj biodostupnoj) frakciji sa vrednostima između 0,7 i 0,9. Dostupne frakcije Mg i Ca (F1-F4) vrlo su se umereno međusobno razlikovale po odnosu u svakom od tri zemljišta.



Slika 5.1.2. Koncentracije ukupnog (stub) i dostupnog (linija) magnezijuma i kalcijuma u tri serpentinitiska staništa; $mg\ kg^{-1}$; srednja vrednost.

Rezultati su pokazali da gradijent molarnog odnosa dostupnih Mg i Ca nije samo posledica proporcionalnog prisustva dva elementa u matičnoj steni, odnosno u ukupnoj ekstrakciji (Slika 5.1.2). Količine dostupnog kalcijuma rastu po gradijentu tri lokaliteta/zemljišta, od klisure Đetinje, preko Brđanske klisure, do Ravnika, kao što rastu i količine ukupnog Ca. Sa druge strane, iako koncentracije Mg u ukupnoj ekstrakciji opadaju po opisanom gradijentu, njegova dostupnost raste, kao i u slučaju Ca. Kompleksnost razvoja zemljišta na serpentinitu ogleda se u tome što je potencijal povećanja dostupnih količina Mg, višestruko veći nego potencijal povećanja dostupnosti Ca, zbog višestruko većih količina još uvek nedostupnog Mg (Slika 5.1.2, grafik levo).

Niži odnos dostupnih količina Mg:Ca nego odnos u ukupnoj ekstrakciji, ne znači istovremeno i da je njegov nepovoljan uticaj na biljke potpuno eliminisan. Dejstvo nižih vrednosti ovog odnosa može se ispoljiti i preko izmenjenog ponašanja biljke prema drugim faktorima, poput ublaženja toksičnih efekata nikla iz zemljišta (Brooks, 1987). Preporučuje se da se višestrani uticaj Ca, i odnosa Mg:Ca, uvek uzima u obzir kada se razmatraju razlozi za nisku produktivnost serpentinitičkih zemljišta.

Već je pomenuto da se sa povećanjem količine organske supstance može uvećati i proporcija biodostupnog Ca u serpentinitičkom zemljištu (D'Amico & Previtali, 2012). Međutim, uvidom u frakcije dostupnosti utvrđeno je da najveći deo dostupnog kalcijuma ne potiče iz F4 frakcije u kojoj je vezan za organska jedinjenja, već iz F1 frakcije razmenjivih metala. U njoj je bilo sadržano 70 do 80 % dostupnog Ca. Značajna pozitivna korelacija između količine organske supstance i vodnog kapaciteta zemljišta ($R = 0,802$, $p = 0,009$), pokazuje da kapacitet zadržavanja vode utiče kako na ublažavanje sušnih uslova, tako i na obezbeđivanje više dostupnog Ca, i sprečavanje njegovog ispiranja. Stoga je i odnos Mg:Ca jednim delom pod kontrolom količine organske supstance poreklom od vegetacije, koja indirektno ublažava izuzetno stresni karakter odnosa dva mineralna elementa, kakav je on u početnim fazama razvoja serpentinitičkih zemljišta. Dakle, iako većinom nije direktno vezan za organsku supstancu (frakcija F4),

Ca se može održavati u vodorastvorivoj frakciji usled rasta količine organske supstance i povećanja vodnog kapaciteta. Ipak, promena ka povoljnijem odnosu Mg:Ca se u serpentinitским zemljištima ne postiže lako, jer je visok odnos dva elementa (kao i ranije opisani deficit N, P i K) u stvari jedan od inicijalnih razloga slabe produktivnosti biljaka, i posledično niske stope dotoka organske supstance u zemljište, i slabog kapaciteta zadržavanja vode.

5.1.3 Opterećenje serpentinitских zemljišta metalima

U ekstrakcijama ukupnih metala sadržanih u ispitivanim zemljištima, uključujući i krečnjačko, nisu utvrđene merljive količine Ag, B, Be, Cd, Mo i Pb. Stoga ovi elementi nisu detektovani ni u dostupnim frakcijama, kao ni u analiziranim biljkama. Za navedene elemente nisu ni karakteristične visoke koncentracije u ultramafičnim stenama (Alexander et al., 2007). Distribucija detektovanih 14 elemenata između različitih frakcija dostupnosti (F1-F7) bila je procentualno u velikoj meri slična kod sva tri serpentinitска zemljišta (Slike 4.1.14, 4.1.15), uprkos ranije navedenim razlikama koje se tiču razvijenosti zemljišta i tipa/strukture vegetacije. Ovo u određenoj meri ukazuje na sličnost u zemljišnim procesima na tri geografski i po genezi bliska staništa, odnosno analognom načinu formiranja frakcija dostupnosti, uprkos razlikama u apsolutnim koncentracijama elemenata u zemljištu ili vegetaciji na staništu.

Radi praktičnije obrade, elementi detektovani u zemljištu (osim već obrađenih Ca i Mg) ovde će biti podeljeni na grupu onih koji nisu posebno karakteristični za serpentinit – Al, Ba, Cu, Fe, Mn, Sc, Sr, Ti i Zn; i grupu metala tipično prisutnih u visokim koncentracijama u serpentinitским stenama i zemljištu – Co, Cr i Ni.

Aluminijum je veoma učestao element u zemljinoj kori (8,2 %), dok je u ultramafičnim stenama znatno manje zastupljen (0,5–2 %). Njegova mobilnost nije velika kada je pH viši od 5. Značajna je uloga hidroksida aluminijuma u formiranju čestica gline u zemljištu, ali uticaj na fizičko-hemijske odlike zemljišta uglavnom zavisi

od mobilne tj. rastvorive količine (Kabata-Pendias, 2011). U istraženim serpentinitiskim zemljištima dostupne količine Al su bile male, te nije mogao imati veću ulogu u formiranju zemljišnih uslova, posebno ne u samo blago kiselim pH uslovima serpentinitiskih zemljišta. Gotovo celokupni Al (> 99 %) nalazio u nedostupnim frakcijama, dobijenim laboratorijski tek pri ekstrakciji na pH < 4,5. Količina **barijuma** je takođe bila ispod proseka za većinu geoloških podloga (Adriano, 2001). Od ukupne količine na sva tri lokaliteta dostupno je bilo 40-60 % Ba (8,7–24,4 mg kg⁻¹), što nije blizu koncentracija (2 000 mg kg⁻¹) za koje je uočeno da mogu predstavljati granicu toksičnosti kod nekih biljaka (Chaudhry et al., 1977). Količine ukupnog i dostupnog **bakra** u zemljištu određene su sastavom matične stene, udelom sitnijih čestica (prah i glina), kao i bioakumulacijom koja ga održava u površinskom sloju zemljišta. Tri serpentinitiska zemljišta pokazala su ukupnu koncentraciju bakra u granicama očekivanim za ultramafične stene (Kabata-Pendias, 2011). Dostupni Cu nalazio se samo u poslednjoj F4 frakciji vezanoj za organska jedinjenja, što govori o važnom uticaju vegetacije na dostupnost ovog mineralnog elementa u istraženim serpentinitiskim zemljištima. Takođe, Cu nije detektovan ni u frakciji F6, što ukazuje na slab afinitet čestica kristalnih Fe-oksida za bakar. Termin *ultramafična* zemljišta, ukazuje na to da **gvožđe** čini njihov značajan konstituent. Tako su i opisana serpentinitiska zemljišta sadržala između 4,9 i 7,7 % Fe, od čega je vrlo mali deo bio dostupan, u najvećoj meri kroz četvrtu frakciju organski vezanih metala. Iz rezultata se može zaključiti da nema nedostatka Fe u zemljištima. **Mangan** je u matičnim stenama čest, u zemljištima lako dostupan i za biljke esencijalan element, čije su reakcije u geohemijskim procesima blisko povezane sa reakcijama Fe. Značajno je to da Mn može da utiče na mobilnost drugih elemenata iz zemljišta, među kojima i tri tipična serpentinitiska metala: Ni, Cr i Co. Amorfnji Mn-oksidi prvenstveno deluju povećavanjem adsorpcionog potencijala čestica, čija mesta za vezivanje mogu iskoristiti drugi metali. Tako se i povećano ispiranje Ca dovodi u vezu sa smanjenjem količine Mn u zemljištu. Karakteristično je da

je od sedam frakcija, najviše Mn bilo u F3 frakciji koju čine čestice samih Mn-oksida, nešto više nego i u rezidualnoj frakciji. Mangan nije bio ni deficitaran, ni posebno zastupljen u istraženim serpentinitским zemljištima. **Skandijum** i **titanijum** u zemljištima nisu bili prisutni u značajnim količinama, i bili su slabo dostupni. S obzirom da nisu esencijalni elementi, i da se u biljkama detektuju obično u vrlo niskim koncentracijama (Kabata-Pendias, 2011), Sc i Ti nisu ukazivali na određenu ulogu u ispitanim zemljištima. **Stroncijum** je u slučaju serpentinitских zemljišta interesantan zbog geohemijske i biohemijske sličnosti sa Ca i Mg (Kabata-Pendias, 2011), mineralnim elementima koji su na već opisan način ključni činioci oblikovanja edafskih uslova na serpentinitu. Količina dostupnog Sr bila je viša u zemljištima sa lokaliteta Brđanska klisura i Ravnik (6,8–7,7 mg kg⁻¹), dok ga je u klisuri Đetinje bio veoma malo (3,3 mg kg⁻¹). Uzimajući u obzir niske apsolutne koncentracije, stroncijumu se ne može pripisati značajan uticaj na hemijske uslove u zemljištu. Raspodelu **cinka** među frakcijama dostupnosti određuje adsorpcija i građenje kompleksa u samom zemljištu, ali najvažniji faktor je pH, pri čemu se u kiselijim uslovima Zn oslobađa sa mesta adsorpcije. Nerastvorivi Zn najčešće čini više od 90% zemljišnog cinka, a dostupni Zn obično je u zemljištu sadržan u koncentracijama između 0,1 i 2 mg kg⁻¹ (Broadley et al., 2007). Podaci dobijeni iz tri istražena serpentinitска zemljišta pokazuju da deficijencije Zn u zemljištu nema, jer je dostupna količina Zn (detektovana samo u četvrtoj frakciji) čak i u najmanje razvijenom zemljištu klisure Đetinje iznosila 1,6 mg kg⁻¹ u proseku. Alloway (2004) navodi da je jedna od karakteristika zemljišta koja se obično dovodi u vezu sa deficijencijom cinka upravo odnos Mg:Ca > 1. Sadržaj Zn međutim, nije ukazao na takav uticaj odnosa Mg:Ca kod ispitanih zemljišta. Dostupne količine Zn bile su u snažnoj korelaciji sa količinom organske supstance u zemljištu (kao i sa C, TOC, K₂O i P₂O₅), što pokazuje važnost vegetacije za prisustvo i dostupnost Zn. Iako ni granice toksičnosti Zn nisu čvrsto definisane, količine ukupnog i dostupnog Zn u ispitanim

zemljištima nisu bile blizu ekstremnih, obično karakterističnih za antropogeno zagađene oblasti u blizini rudnika i industrijskih objekata (Reichman, 2002).

Nikl, hrom i kobalt su veoma zastupljeni metali u mineralima ultramafičnih stena koje čine geološku podlogu serpentinitiskim zemljištima (Alexander et al., 2007). Zbog visokog sadržaja u zemljištu iznad takvih podloga, na njih se najčešće ukazuje kao na uzročnike stresa, a staništa opisuju metaliferičnim. Njihovo prisustvo svakako jeste karakteristika koja određuje serpentinitiska zemljišta, ali njihov relativan uticaj na sveukupnu kombinaciju fizičkog, hemijskog i biotičkog stresa, nije potpuno direktan. Zbog toga postoje različite, nekada i protivrečne teze o intenzitetu uticaja ovih elemenata. Neki autori navedene metale ističu kao najvažniji stresogeni faktor, dok drugi tu ulogu pridaju suši, nedostatku nutrijenata, ili nepovoljnom odnosu Mg:Ca. Trenutno ne postoji konsenzus po pitanju presudnog uticaja, ali svi aspekti, uključujući visoku koncentraciju metala, nesumnjivo ulaze u definiciju serpentinitiskog sindroma (Brady et al., 2005; O'Dell et al., 2006).

Na istraživanim zemljištima dostupni **kobalt** činio je 32 do 53 % ukupnog sadržaja. Prirodno prisutni Co u serpentinitiskim zemljištima tipično dostiže ovakve, neretko i desetinama puta više koncentracije nego što je zabeleženo u zemljištima na drugim geološkim podlogama (Kabata-Pendias, 2011). Što je više kobalta bilo prisutno, to je viši bio i njegov dostupni procenat – u Brđanskoj klisuri ga ima u koncentraciji od 208 mg kg⁻¹, dostupno 54 %; u klisuri Đetinje ukupno 175 mg kg⁻¹, dostupno 45 %; dok je na lokalitetu Ravnik ukupno određeno 118 mg kg⁻¹ Co, od čega je 32 % dostupno. Smanjena dostupnost Co na određenim zemljištima dovodi do deficijencije Co kod životinja koje na njima pasu. Smatra se da je razlog smanjene dostupnosti i mogućnosti apsorpcije od strane biljaka u visokom sadržaju organske supstance u zemljištu. Takođe, više koncentracije dostupnog Co u površinskim slojevima zemljištima karakteristične su za aridnije regione (Kubota & Allaway, 1972). U skladu sa ovim nalazima, oba navedena faktora koja utiču na dostupnost Co mogla su doprineti tome da na lokalitetu Ravnik,

koje odlikuje niži pH i uglavnom viša dostupnost metala, kobalt bude u manjoj meri dostupan. Na taj način, Co manje doprinosi opterećenju metalima na ovom lokalitetu. Suprotno kobaltu, **hrom** je bio najdostupniji na lokalitetu Ravnik, iako ga je bilo duplo manje u ukupnoj digestiji nego u zemljištu Brđanske klisure. Rezultati ispitivanja potvrđuju da dostupne količine Cr u zemljištu ipak čine vrlo mali deo ukupnog sadržaja, kako na serpentinitu, tako i na zemljištima na drugim geološkim podlogama (Adriano, 2001). **Nikl** je često istican kao najkarakterističniji metal za ova zemljišta jer se pojava biljnih vrsta hiperakumulatora, kao i otkriće fenomena „hiperakumulacije“, vezuje upravo za serpentinitna zemljišta (Van der Ent et al., 2013). On se u svim, tako i u serpentinitnim zemljištima relativno lako mobilizuje i zadržava u različitim delovima profila zemljišta (Kabata-Pendias, 2011), s tim što u istraživanim zemljištima vertikalnog profila nije ni bilo. Koncentracije nikla u tri zemljišta su bile slične kako u ukupnom sadržaju ($920\text{--}1227\text{ mg kg}^{-1}$), tako i u sumi dostupnih frakcija ($175\text{--}217\text{ mg kg}^{-1}$), što su količine karakteristične za serpentinitna zemljišta širom sveta. Sadržaj ukupno dostupnog nikla je pozitivno korelisao sa sadržajem finijih čestica zemljišta, odnosno gline ($R = 0,831$, $p = 0,01$) i praha ($R = 0,692$, $p = 0,05$), što se i očekuje s obzirom na geohemijske odlike nikla u zemljištu (Senwo & Tazisong, 2004). Ukupne količine Ni u zemljištu bile su u negativnoj korelaciji sa N, P, K, S, ukupnim organskim ugljenikom i količinom organske supstance, dok ukupno dostupni nikl nije bio u korelaciji. Razlog za ovakav odnos ukupnog nikla i navedenih mineralnih elemenata zahteva više istraživanja.

Svi prethodno diskutovani rezultati ukazali su da su konzistentno niže vrednosti organske supstance, K_2O , P_2O_5 , vodnog kapaciteta, CEC, kao i viši (nepovoljniji) odnos Mg:Ca, važniji uzročnici niske plodnosti zemljišta u klisuri Đetinje, nego što je to visok ili toksičan sadržaj mikronutrijenata (Ni, Zn), ili drugih neesencijalnih metala (Al, Co, Cr). Slični uzroci neplodnosti utvrđeni su i pri pokušajima restauracije vegetacije na zemljištu sa niskim vodnim kapacitetom i malom količinom mineralnih nutrijenata,

koje se javlja na prosecima puteva građenih na serpentinitskoj podlozi u Kaliforniji (Curtis & Claassen, 2005). Dostupnost pojedinačnih ispitivanih metala najčešće se povećavala od najnižih koncentracija na siparištu (Klisura Đetinje), preko onih na složenijem travnom staništu (Brđanska klisura), do najviših koncentracija u četinarskoj šumi (Ravnik). Ovo je u skladu sa zaključkom da karakteristično opterećenje metalima na serpentinitским staništima nije nužno i najvažniji faktor održanja jednostavnijeg otvorenijeg biljnog pokrivača na njima (Chiarucci, 2003). U sušnijem, manje kiselom, mineralnim nutrijentima siromašnijem zemljištu klisure Đetinje, dostupnost metala (kako tipičnih za serpentinit, tako i ostalih) bila je generalno niska.

Analiza osnovnih komponenti je statistički potvrdila opisane gradijente vodnog kapaciteta, količine organske supstance i odnosa Mg:Ca, kod tri serpentinitска staništa. Glavne razlike između ispitivanih serpentinitских zemljišta našla su se u navedenim fizičkim i hemijskim karakteristikama tri zemljišta koje objašnjava prva komponenta (Slike 4.1.16 i 4.1.17; Prilog 12). Ove karakteristike mogu zavisiti, i zavise od bogatstva i produktiviteta vegetacije, koja povećava količinu organske supstance u zemljištu, snižavajući pritom pH i generalno povećavajući dostupnost svih metala u zemljištu. Analiza međutim, nije ukazala na posebnu važnost variranja sadržaja metala u međusobnom odnosu tri zemljišta. Zemljište iz Brđanske klisure se na prvoj osi koordinatnog sistema našlo između druga dva serpentinitска zemljišta (Klisura Đetinje i Ravnik). Ovo potvrđuje da u Brđanskoj klisuri zemljište pruža osrednje uslove, koji se pokazuju adekvatnim za uspostavljanje populacija sve tri ispitivane vrste.

5.1.4 Uporedna analiza krečnjačkog zemljišta

Uobičajeno je da se krečnjačko, kao i većina drugih *nesepernititskih* zemljišta, geološki, pedološki i prema velikom broju drugih odlika smatra suprotnim serpentinitским zemljištima. Ono po pravilu sadrži obilje Ca, alkalnije je, neopterećeno teškim metalima, naseljeno većim brojem raznovrsnih životnih formi. Raznovrsni

kolonizatori među biljkama (i mikroorganizmima) omogućavaju efikasnije formiranje dubljeg i složenijeg zemljišta i razvoj produktivnih biocenoza. Kao što je bilo i očekivano, krečnjačko zemljište sa lokaliteta Ovčar Banja jasno se razlikovalo od serpentinitičkih. U krečnjačkom je pH vrednost bila blago alkalna (7,2), u odnosu na serpentinitička koja su blago kisele reakcije (6,2–6,5), što je i uobičajeno za zemljišta koja nastaju na različitim tipovima geoloških podloga (Proctor & Woodell, 1975; Brooks, 1987; Alexander et al., 2007). Slobodni kalcijum-karbonat bio je višestruko prisutniji u krečnjačkom zemljištu, u kome je bilo i više sitnog peska, a znatno manje krupnog peska. Rezultati potvrđuju da finija tekstura krečnjačkog zemljišta može da doprinese i održavanju višeg vodnog kapaciteta u odnosu na serpentinitička zemljišta.

Molarni odnos Mg:Ca u krečnjačkom zemljištu iznosio je prosečno 0,06 u sumi dostupnih frakcija, a 1,0 u ukupnoj ekstrakciji. Razlog za ovako veliku razliku između dostupnog i ukupnog odnosa Mg:Ca nalazio se u relativno velikoj depoziciji Mg u nedostupnim frakcijama. Poredeći sa tri serpentinitička zemljišta, krečnjačko zemljište nije se značajno razlikovalo u sadržaju K_2O , P_2O_5 , N, P, S, C, TOC, organske supstance, vrednostima CEC i vodnog kapaciteta. Tako je ovo zemljište veoma siromašno po količini P_2O_5 , a optimalno prema količini dostupnog K_2O (Milić et al., 2011), kao i dva razvijenija serpentinitička zemljišta, na lokalitetima Ravnik i Brđanska klisura. Sa druge strane, jedina dva elementa bez značajnih razlika u ukupnim ekstrakcijama između dva tipa zemljišta (krečnjačkog i serpentinitičkog) bili su Ti i Sc, oba vrlo inertna i malo relevantna za fiziologiju biljaka (Greger, 2004; Zhenyi et al., 2004). Sume dostupnih Co, Mg i Ni bile su značajno niže, a sume Ba, Ca, Cu, Sr, Ti i Zn značajno više u krečnjačkom zemljištu. Analiza osnovnih komponenti potvrdila je da je krečnjačko zemljište jasno razlikuje od serpentinitičkih, pre svega po sadržaju određenih metala, naročito Ca, Cu i Zn. Glavne razlike između dva tipa zemljišta se stoga nalaze u odlikama koje se za taj kontrast i očekuju (pH, Mg:Ca, količina metala), dok su prema

drugim značajnim faktorima, pre svega N, P, K, vodnom kapacitetu i plitkoći, dva zemljišta bila sličnija.

Napomena: U pogledu efikasnosti primenjenih ekstrakcija, Ni i Ti sa krečnjačkog lokaliteta Ovčar Banja, kao i Mn u jednom uzorku sa tog lokaliteta, bili su zastupljeniji u sumi šest sekvencijalno ekstrahovanih frakcija, nego u (totalnoj) ekstrakciji carskom vodom. Stoga je rezidualna F7 frakcija predstavljena nulom, iako se može reći da je ukupni sadržaj Ti u zemljištu sa lokaliteta Ovčar Banja barem 25% viši, a Ni oko 30% viši nego što je totalna ekstrakcija pokazala. Ovo govori u prilog važnosti višestranne mineralne analize zemljišta, pogotovo u razmatranju biodostupnih frakcija koje u velikoj meri oblikuju edafske uslove u rizosferi.

5.2 Alokacija metala u različite organe istraživanih vrsta

Alokacijska plastičnost definisana je kao mehanizam kojim biljke ostvaruju usmerenu distribuciju gradivnih jedinica biomase kada su izložene stresnim uslovima sredine, posebno nedostatku mineralnih nutrijenata. Pokazano je da adaptivni odgovor biljaka može biti usmeren kako na povećanje biomase nadzemnih ili podzemnih organa, tako i na specifičnu alokaciju metala u određeni organ (Audet & Charest, 2008). Ova kompleksna fenotipska reakcija je u najvećoj meri zavisna od edafskih uslova staništa.

5.2.1 Magnezijum, kalcijum i njihov molarni odnos

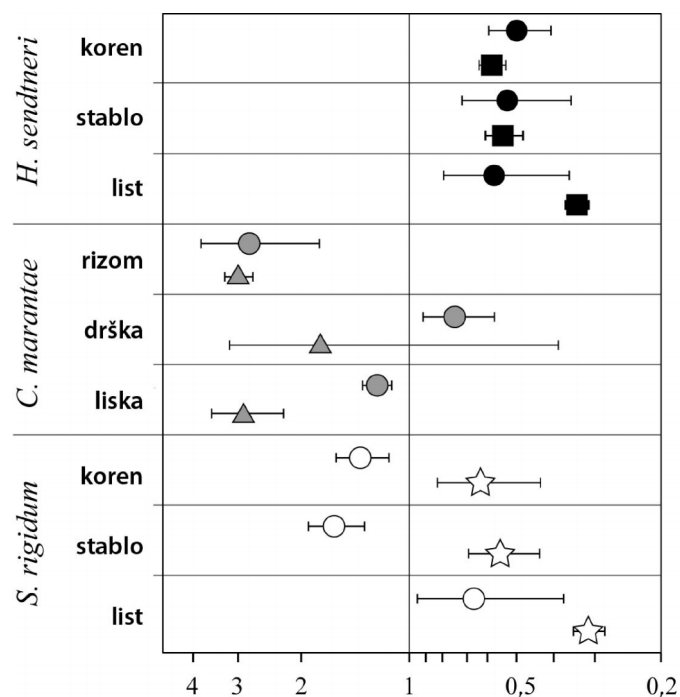
Na staništima Brđanska klisura i Ravnik jedinke iz populacija vrste *H. sendtneri* pokazale su snažnu selektivnu apsorpciju Ca u koren i njegovu translokaciju u stablo i list (Slika 5.2.1). U korenu, stablu i listovima utvrđen je značajno niži molarni odnos Mg:Ca, nego u zemljištu (Brđanska klisura: $F = 52,759$; Ravnik: $F = 32,115$; $p < 0,001$). Efikasna translokacija čini faktor bioakumulacije za kalcijum izuzetno visokim (> 5) u uslovima dva serpentinitiska zemljišta u kojima je odnos Mg:Ca u sumi dostupnih frakcija varirao između 1,2 i 3,6. Evolutivna adaptacija i specijalizacija *H. sendtneri* na serpentinitisko zemljište omogućila je fiziološki mehanizam kojim se odnos Mg:Ca u tkivima održava niskim ($< 0,6$). Vrste iz familije Boraginaceae relativno su česte na serpentinitu. Pored *H. sendtneri*, u serpentinitiske endemite iz te familije se ubraja više vrsta, a endemizam je pojavio u više filogenetskih linija nezavisno (Cecchi & Selvi, 2009). Identičan fiziološki mehanizam selektivne apsorpcije Ca u koren i njegove translokacije u nadzemne delove dokumentovan je i kod serpentinitiskih populacija fakultativne serpentinožite *Phacelia californica* Cham. (Boraginaceae) u Kaliforniji (Krukkeberg, 1950).

Kao što je već pomenuto, visok odnos Mg:Ca ($>> 1,0$) tipičan je za serpentinitiska zemljišta, i obično se ne sreće van ovih staništa (Alexander et al., 2007). Pošto

kompetiraju za apsorpciju od strane korena, sadržaj i odnos Mg i Ca značajno doprinosi ukupnom edafskom opterećenju na serpentinitским staništima (Marschner, 2002; Kazakou et al., 2008). Iako su oba elementa makronutrijenti, za pravilno funkcionisanje, biljkama su potrebne veće količine Ca nego Mg, kako u korenu, tako i u drugim delovima biljke (Marschner, 2002). Prevladajući značaj kalcijuma nalazi se u održavanju strukturnog integriteta ćelijskog zida, posebno zida dikotiledonih biljaka (tzv. *tip I* ćelijskog zida), koji ima viši sadržaj pektina. Stroga regulacija apsorpcije Mg i Ca u koren, i njihova translokacija u stablo i listove dokumentovana je kao fiziološka adaptacija na serpentinitско zemljište (Lyon et al., 1971; Shewry & Peterson, 1975; Wallace et al., 1982; Kruckeberg, 1984; O'Dell & Claassen, 2006a, b; O'Dell et al., 2006; Alexander et al., 2007; Turner et al., 2010; O'Dell & Rajakaruna, 2011). Utvrđeno je da regulacija mehanizma tolerancije na visok molarni odnos Mg:Ca sa serpentinitских zemljišta uključuje: 1) selektivnu apsorpciju Ca korenom i njegovu translokaciju u nadzemne delove; 2) neapsorpcija Mg u koren (ekskluzija), i 3) skladištenje (sekvestraciju) Mg u korenu (Lyon et al., 1971; Shewry & Peterson, 1975; Wallace et al., 1982; Kruckeberg, 1984; O'Dell et al., 2006; Alexander et al., 2007; Turner et al., 2010; O'Dell & Rajakaruna, 2011). Izbalansirani odnos ova dva makronutrijenta omogućava biljci adekvatnu snabdevenost neophodnom količinom kako Mg, tako i Ca.

Kalcijum je esencijalni makronutrijent koji se ksilemom prenosi u nadzemne delove, nakon što se korenom preuzme iz zemljišta (Marschner, 2002). Apikalni meristemi korena rastom direktno dopiru do Ca iz zemljišta (Marschner & Richter, 1974). Joni Ca^{2+} i Mg^{2+} kompetiraju za apsorpciju u koren, te nesrazmerno više Mg u odnosu na Ca može izazvati deficijenciju kalcijuma onda kada biljka nema razvijenu sposobnost njegove selektivne apsorpcije. Deficijencija kalcijuma manifestuje se deformacijama u nadzemnim delovima, i nekrozom tkiva u razvoju, uključujući apikalni meristem nadzemnog dela, mlade listove i plodove. Najčešće je prva naznaka deficijencije Ca kod biljaka netolerantnih na serpentinitские uslove nekroza apikalnog

delu korena. Usled nedostatka Ca korenovi zaustavljaju elongaciju, a korenove kape postaju nekrotične (O'Dell & Claassen, 2006a, b). Primarna uloga Ca u strukturnom integritetu biljnih tkiva je u interakciji sa pektinom ćelijskih zidova (Marschner, 2002). Ćelijski zid dikotiledonih biljaka (*tip I*) je veoma bogat pektinom. Ovaj polisaharid je osnovna komponenta središnje lamele ćelijskog zida, i služi za međusobno povezivanje ćelija. Za ulogu koju obavlja pektin neophodno je prisustvo Ca, kako bi se ostvarila dovoljno snažna hemijska veza. Kada je količina Ca koja dospeva do tkiva u razvoju nedovoljna, pektin gubi snagu povezivanja, ćelije se razdvajaju, a tkivo deformiše i postaje podložno nekrozi. Ćelijski zid monokotila iz familija Poaceae, Cyperaceae, Juncaceae i Arecaceae (*tip II*), kao i paprati i ostalih Pteridophyta (*tip III*), sadrži značajno manje pektina, zbog čega su i potrebe za kalcijumom kod ovih grupa biljaka znatno manje (Silva et al., 2011). Te biljke su stoga tolerantnije na malu količinu dostupnog kalcijuma u zemljištu, jer i u takvim uslovima mogu očuvati integritet ćelijskog zida (Jarvis et al., 1988; Marschner, 2002; Broadley et al., 2003; Vogel, 2008; Silva et al., 2011). Manje potrebe za Ca znači i da biljne vrste koje imaju ćelijske zidove sa manje pektina, u svojoj genetičkoj strukturi nose preadaptaciju koja im omogućava efikasno rešavanje problema niske količine Ca u serpentinitским zemljištima. Preadaptiranost predstavlja prednost i u smislu kolonizacije serpentinitских staništa. Stoga preadaptiranim biljkama odnos Mg:Ca ne predstavlja nužno snažan faktor stresa, pa se evolucija ekotipova (ukoliko ih ima), odnosno specijacija, usmerava prema sticanju adaptacija za toleranciju suše, teških metala i oligotrofnosti u plitkom i eroziji sklonom zemljištu.



Slika 5.2.1 Odnos Mg:Ca (srednja vrednost \pm 95% interval poverenja) u korenu, stablu i listovima *H. sendtneri* (crno), *C. marantae* (sivo) i *S. rigidum* (belo), na četiri staništa – Brđanska klisura (krug), Ravnik (kvadrat), klisura Đetinje (trougao) i Ovčar Banja (zvezda).

Odnos niži od 1,0 je povoljniji, a viši od 1,0 je manje povoljan.

U listovima *C. marantae* vrednosti odnosa Mg:Ca varirale su između 1,23 i 2,89, u rizomu između 2,79 i 2,99. Značajno viša koncentracija Mg u rizomu u odnosu na list (Brđanska klisura: $F = 88,515$; Klisura Đetinje: $F = 89,177$; $p < 0,001$), ukazala je na umerenu sekvestraciju Mg u rizom. I pored sekvestracije, Mg je bio zastupljeniji od Ca u listovima. Slična alokacija Mg i Ca registrovana je i kod vrste *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. (Pteridaceae), na serpentinitnom staništu u Poljskoj, gde je odnos Mg:Ca u listovima iznosio 1,36 (Samecka-Cymerman et al., 2009). Odnos Mg:Ca > 1 može se očekivati od paprati, s obzirom da imaju ćelijski zid sa niskim sadržajem pektina, tj. nižih potreba za Ca. Karakteristična struktura zida može predstavljati preadaptaciju na nizak sadržaj Ca u serpentinitnim zemljištima. Prema tome, i način adaptacije na odnos Mg:Ca u serpentinitnim zemljištima se kod ovih paprati razlikuje u odnosu na dikotiledone vrste sa ćelijskim zidom *tipa I*. Ono što vrstu *C. marantae* čini

indikatorskom za serpentinit, verovatno je pre svega kserofilnost i kalcifugnost (jer nije karakteristična za krečnjačke terene, već pre za one na stenama vulkanskog porekla), ali i preadaptacija na tipično visok odnos Mg:Ca u zemljištu. Indiferentnost *C. marantae* prema zemljišnom odnosu Mg:Ca potvrđuje i istraživanje jedinki populacije ove vrste sa ultramafita severnog Maroka (Ater et al., 2000). Kod njih je u listovima zabeležen primetno niži odnos Mg:Ca, odnosno zastupljeniji Ca, kao što je to u jednoj meri (atipično za serpentinit) bio slučaj i u zemljištu na kojem su rasle. Sa druge strane, u generalno nepovoljnijim uslovima odnosa Mg:Ca ($\gg 1$) u serpentinitским staništima Portugala, kod *C. marantae* je u listovima detektovan odnos < 1 (García-Barriuso et al., 2011). Varijabilan odnos *C. marantae* prema akumulaciji i alokaciji Mg i Ca, ukazuje na manji značaj odnosa dva mineralna elementa u zemljištu, shodno fiziološkim potrebama ove vrste za dva makronutrijenta.

Seseli rigidum je dikotiledona biljka koja je na serpentinitском staništu Brđanske klisure izuzetno snažno ispoljila sposobnost povećane apsorpcije Ca korenom, i njegove translokacije u listove. U serpentinitском zemljištu Brđanske klisure molarni odnos Mg:Ca varirao je između 2,6 i 3,5, a u listovima *S. rigidum* iznosio 0,66 u proseku, što faktor bioakumulacije Ca čini vrlo visokim (> 5). Sa druge strane, interesantno je da su jedinke u populaciji *S. rigidum* iz krečnjačkog staništa Ovčar Banja pokazale izuzetno snažnu tendenciju povećane apsorpcije Mg i njegove translokacije u listove (faktor bioakumulacije Mg > 4), iako je u zemljištu Ca bio višestruko zastupljeniji (molarni odnos Mg:Ca od 0,02 do 0,15). Uprkos upadljivo disproporcionalnom molarnom odnosu Mg:Ca u zemljištima na dva tipa geološke podloge, jedinke obe populacije vrste *S. rigidum* uspevale su da održe sličan odnos Mg:Ca u listovima (0,3–0,7). U korenu se odnos Mg:Ca podudara sa prevladavajućim odnosom Mg:Ca u zemljištu, kako na serpentinitском (> 1), tako i na krečnjačkom (< 1). Snažna selektivna apsorpcija i translokacija Ca u listove pokazane su i odnosom Mg:Ca u listovima, koji je bio statistički značajno niži nego u serpentinitском zemljištu Brđanske klisure ($F = 88,171$;

$p < 0,001$). Na krečnjačkom zemljištu odnos Mg:Ca je bio značajno viši nego u zemljištu ($F = 59,515$; $p < 0,001$), i postignut je selektivnom apsorpcijom i translokacijom Mg u listove – analogno selektivnoj apsorpciji Ca kod jedinki serpentinitne populacije. U stablu je odnos bio sličan onom u korenu jedinki sa oba lokaliteta. Slična reakcija korena i stabla ove vrste uočena je u uporednoj analizi sa jedinkama iz još dve populacije, sa serpentinitnog lokaliteta Vranjak-Zaovine na planini Tari, i sa krečnjačkog lokaliteta Jelen Do u Ovčarko-Kablarskoj klisuri, obrađene od strane drugih autora (Dudić et al., 2007). Stoga se može reći da je kod vrste *S. rigidum* koren tolerantan na serpentinitne uslove, da apsorbuje velike količine Ca iz zemljišta i translocira ih u listove. Pored toga, i u ovom istraživanju kao i u prethodno pomenutoj studiji (Dudić et al., 2007), moglo se konstatovati da su jedinke populacije sa serpentinita bile primetno krupnije od onih sa krečnjaka. Morfološke i fiziološke razlike uočljive u populacijama *S. rigidum* sa različitih geoloških supstrata ukazuju na diferencijaciju u zasebne edafske ekotipove: ekotip tolerantan na serpentinitne uslove, i ekotip bolje prilagođen krečnjačkoj geološkoj podlozi. Nastanak ovakvih edafskih ekotipova karakterističan je za populacije biljnih vrsta koje rastu na zemljištima različitog mineralnog sastava, različite reakcije zemljišnog rastvora (pH), količina kalcijum-karbonata, fizičko-hemijskih odlika i slično (Stevanović & Janković, 2001). Stoga se mogu očekivati ekotipovi *S. rigidum* na serpentinitnom, odnosno krečnjačkom zemljištu, s obzirom na upadljive i brojne fizičko-hemijske razlike između ovih staništa (Vicić et al., 2014a, b).

5.2.2 Akumulacija i alokacija metala

Ekofiziološki mehanizmi tolerancije serpentinitofita na visoke koncentracije teških metala definisani su kroz tri osnovne taktike: 1) neapsorpcija metala korenom (ekskluzija), 2) sekvestracija metala u različite organe, 3) tolerancija toksičnosti visokih koncentracija teških metala (Baker, 1987; Shaw, 1990; Alexander et al., 2007; O'Dell & Rajakaruna, 2011). Priroda odgovora na toksičnost metala je kompleksna, pogotovo kod

viših biljaka. Različite vrste poseduju različite mehanizme za toleranciju, a kod jedne vrste može istovremeno funkcionisati više takvih mehanizama. Metali se fizičko-hemijski međusobno razlikuju, a zemljište u kome se nalaze je sistem koji se kontinuirano dinamički menja (Reichman, 2002). Tokom transporta kroz biljku, metali se velikim delom vezuju za ćelijske zidove u korenu, jer je koren prvi organ na njihovom putu nagore. Ovim se objašnjava to da se veće količine metala obično detektuju u korenovima (90–70%), a manje u različitim nadzemnim delovima biljke (Greger, 2004). Intenzivna translokacija i (hiper)akumulacija metala u nadzemnim organima je još jedan način rešavanja problema života na serpentinitnom zemljištu (Salt et al., 1995; Pollard et al., 2002; Van der Ent et al., 2013), iako adaptivna prednost koju bi hiperakumulacija nosila, još uvek nije do kraja razjašnjena (Boyd, 2007).

5.2.2.1 Aluminijum

Aluminijum je u velikoj meri zastupljen u zemljinoj kori (8 %), međutim ne predstavlja esencijalni nutrijent za biljke, iako je kod nekih biljaka uočeno povoljno dejstvo Al iz zemljišnog rastvora. Za većinu biljaka ipak, Al je pod određenim uslovima toksičan metal (Kabata-Pendias, 2011; Marschner & Marschner, 2012). Kod *H. sendtneri* sa oba lokaliteta uočena je translokacija Al iz korena u listove, zbog čega je sadržaj u listovima (57,9–66,6 mg kg⁻¹), bio i do 3,2 puta viši nego u korenu (20,7–26,7 mg kg⁻¹). Sa jedne strane, kompleksne interakcije Al sa drugim mineralnim elementima sugerišu da njegov višak može da smanji apsorpciju kako Mg, tako i apsorpciju Ca, pre svega u smislu koji opterećuje rast (Osaki et al., 1997; Kabata-Pendias, 2011). Ovo bi moglo samo delimično da se odnosi na *H. sendtneri* kao faktor koji ograničava sadržaj Mg u listovima, i pomoću kojeg bi se regulisao odnos Mg:Ca. To bi ipak značilo da je i apsorpcija Ca manje inhibirana ili da postoje mehanizmi za prevazilaženje ili modifikovanje inhibicije. Sa druge strane, Al u tkivu podsticao je rast biljaka čaja, i to neutralisanjem kiseoničnih radikala, povećanjem aktivnosti superoksid-dismutaze, i posledičnog očuvanja integriteta ćelijskog zida i membrane (Ghanati et al., 2005;

Marschner & Marschner, 2012). Upravo zbog ugroženosti čvrstine i integriteta ćelijskog zida u uslovima visokog odnosa Mg:Ca, dejstvo Al na povećanje njegovog integriteta donekle ukazuje na određeni odnos koji ova serpentinofita može imati prema ovom i drugim toksičnim metalima u serpentinitskom zemljištu.

Kod *C. marantae* i *S. rigidum* aluminijum je bio skladišten u korenovima odnosno rizomima, što je često mehanizam kojim se postiže tolerancija na ovaj i druge teške metale (Baker, 1987; Shaw, 1990). Kod *C. marantae* je tako 1,7 (Brđanska klisura) do 4,2 puta (Klisura Đetinje) viša koncentracija Al detektovana u rizomu nego u biodostupnoj frakciji zemljišta. Slična umerena sekvestracija Al, pokazan je i kod korenova *S. rigidum*, jer je u Brđanskoj klisuri 1,2 puta više Al bilo je u korenu, a na lokalitetu Ovčar Banja 2,5 puta više. Zadržavanja metala u korenu je uobičajeno, s obzirom na činjenicu da se na vertikalnom putu kroz biljku, metali pasivno više vezuju za ćelijske zidove u korenu, nego za one u nadzemnim delovima biljke (Greger, 2004). S obzirom na to da Al postaje višestruko dostupniji tek na nižim pH, apsolutne količine koje su tri ispitivane vrste akumulirale, kao i količine translocirane u listove kod *H. sendtneri*, niže su nego kod vrsta koje se razmatraju pri proučavanju fiziološkog uticaja Al u kiselj sredini (Osaki et al., 1997).

5.2.2.2 Barijum i stroncijum

Barijum i stroncijum za biljke nisu esencijalni elementi, ali se iz zemljišta lako apsorbuju i u biljkama su često detektovani (Kabata-Pendias, 2011). Njihova intenzivnija apsorpcija uočena je kod poljoprivrednih kultura koje se navodnjavaju nekim otpadnim vodama (Nogueira et al., 2010). Faktor bioakumulacije **barijuma** bio je blago uvećan kod *H. sendtneri* sa lokaliteta Ravnik (≈ 3), dok su u jedinkama populacije *C. marantae* sa lokaliteta klisura Đetinje količine bile oko 6 puta manje ($1,5 \text{ mg kg}^{-1}$) nego u zemljištu ($8,7 \text{ mg kg}^{-1}$). Kod *S. rigidum* sa krečnjačkog lokaliteta maksimalne koncentracije Ba postignute su u korenu ($21\text{--}65 \text{ mg kg}^{-1}$). Kod jedinki ostalih ispitanih

populacija tri vrste koncentracija je bila slična zemljišnoj, i nije bilo naznaka preferencijalne alokacije u neki od organa. Uz to, količine barijuma i stroncijuma (takođe skandijuma i titanijuma) u ispitanim zemljištima, i njihove količine akumulirane u organima istraživanih vrsta, ne mogu se smatrati visokim. Međutim, ono što barijum i stroncijum razlikuje od ostalih ispitivanih metala je dijametar i valenca njihovih jona koji su veoma slični onima kod kalcijuma. Zbog toga Ba (kao i Sr) u višim koncentracijama može da kompetira sa Ca za vezivanje za određene proteine i time inhibira apsorpciju Ca ili funkcionisanje proteina (Marschner & Marschner, 2012).

Sadržaj **stroncijuma** kod *S. rigidum* je pozitivno korelisao sa sadržajem kalcijuma u listovima, kako jedinki iz populacije sa serpentinitne podloge ($R = 0,968$; $p < 0,001$), tako i kod jedinki sa krečnjaka ($R = 0,846$; $p < 0,01$). Kod ove vrste, Ca u suvišku sa krečnjačkog staništa nije delovao inhibitorno na apsorpciju Sr, kako se to najčešće očekuje, niti stimulatивно, kako je takođe zabeleženo (Kabata-Pendias, 2011). Kod jedinki *S. rigidum*, posebno onih sa serpentinitnog staništa, uočen i je velik broj kristalnih druzi, pretpostavljeno Ca-oksalata (Dudić et al., 2007). Funkcija ovih kristala u listovima može biti vezana za regulisanje količina Ca i Mg u tkivu, detoksifikaciju teških metala ili modulaciju fotosinteze ravnomernijom distribucijom svetlosti u okviru pojedinačnih ćelija (Franceschi, 2001; He et al., 2012). Vezivanje Sr u oksalatne kristale u listovima *S. rigidum*, može biti jedan od načina fiziološkog eliminisanja apsorbovanog dvovalentnog Sr, koji se pasivno unosi iz zemljišta zbog fizičke sličnosti sa Ca, ali ga ne može zameniti u biohemijskim reakcijama u ćeliji. Pozitivna korelacija sadržaja Ca i Sr kod *H. sendtneri* (u svim organima osim korenovima sa lokaliteta Ravnik), takođe ukazuje da se Sr apsorbuje istim fiziološkim putevima kao i Ca.

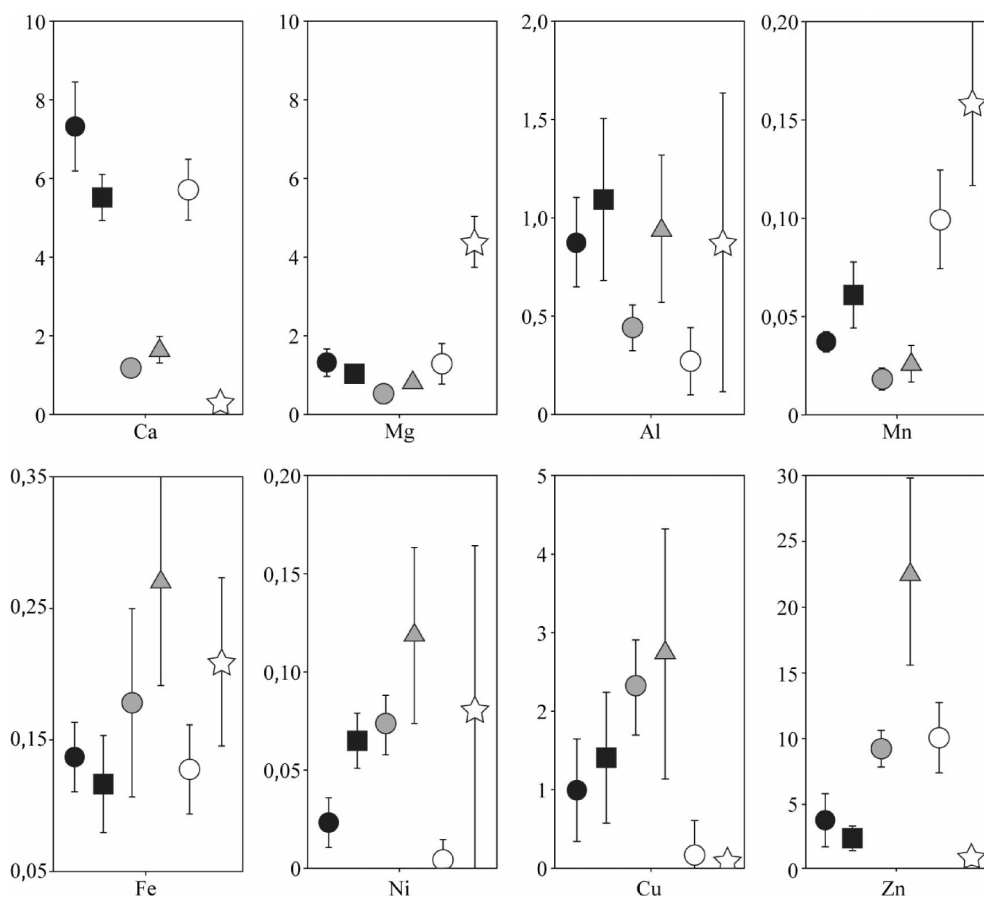
5.2.2.3 Cink i bakar

Cink kao mikronutrijent ima ulogu u detoksifikaciji superoksidnih radikala, održanju integriteta membrane, kao i sintezi proteina i auksina. Posle gvožđa to je

najzastupljeniji prelazni metal u živim organizmima (Marschner & Marschner, 2012). Deficijencija Zn je široko rasprostranjen problem u poljoprivredi koji se češće uočava na krečnjačkim zemljištima sušnijih regiona. Generalno, deficijencija nastupa kada je dostupnog Zn u zemljištu manje od $0,5 \text{ mg kg}^{-1}$ (Cakmak et al., 1999). Čak i kod najmanje razvijenog serpentinitnog zemljišta (Klisura Đetinje), količine ukupno dostupnog Zn, bile su oko tri puta veće ($1,6 \text{ mg kg}^{-1}$) od navedene kritične vrednosti za deficijenciju. U krečnjačkom zemljištu bilo je sadržano i do tri puta više ukupnog, kao i do pet puta više dostupnog Zn nego u serpentinitnim zemljištima. Stoga se ne može govoriti o nedostatku cinka, kako na serpentinitnom, tako ni na krečnjačkom zemljištu. Kod sve tri vrste uočena je povišena translokacija Zn u listove (Slika 5.2.2). Ovo se posebno odnosi na *C. marantae*, jer je faktor bioakumulacije iznosio 22,7 u klisuri Đetinje, gde je koncentracija dostupnog Zn bila najniža među tri staništa. Količina dostupnog Zn u serpentinitnim zemljištima povećavala se uporedo sa količinom organske supstance ($R = 0,909$; $p < 0,01$), ali ne i akumulacija Zn u tkiva istraživanih vrsta. Apsolutne količine Zn akumulirane u listovima bile su isuviše niske da bi se ijedna vrsta mogla klasifikovati kao akumulatorska, ili da bi ukazivale na neku drugu adaptivnu prednost koju bi umereni sadržaj Zn u tkivima mogao imati (Van der Ent et al., 2013).

Bakar je takođe esencijalni mikronutrijent sa brojnim ulogama u fotosintezi, respiraciji, metabolizmu N i C, kao i zaštiti od oksidativnog stresa. On je većinom deo enzimskih kompleksa gde omogućava redoks reakcije, tako da je količina slobodnog jednovalentnog ili dvovalentnog bakra u citosolu vrlo mala. Jedan od najpoznatijih takvih enzimskih kompleksa je i Cu-Zn-superoksid dismutaza koja detoksifikuje kiseonični radikal $\text{O}_2^{\cdot -}$ (Marschner & Marschner, 2012). U ispitivanim zemljištima Cu nije deficijentan ($> 2,5 \text{ mg kg}^{-1}$). Kod *C. marantae* utvrđena je povišena apsorpcija i translokacija Cu u listove. Ovo se razlikuje od alokacije zabeležene kod druge dve ispitivane vrste, kao i u drugim zabeleženim slučajevima alokacije viška Cu iz zemljišta, kada translokacija u nadzemne delove generalno nije favorizovana (Marschner &

Marschner, 2012). Translokacija Cu (i Zn) u listove kod jedinki obe populacije *C. marantae* govori u prilog tome da se radi o specifičnoj karakteristici ove vrste, koja nije linearno zavisila od koncentracije ovih metala u zemljištu.



Slika 5.2.2. Faktori bioakumulacije za Ca, Mg, Al, Mn, Fe, Ni, Cu i Zn, u listovima tri vrste.

Crno – *H. sendtneri*; Sivo – *C. marantae*; Belo – *S. rigidum*; Krug – Brđanska klisura; Kvadrat – Ravnik; Trougao – Klisura Đetinje; Zvezda – Ovčar Banja.

5.2.2.4 Gvožđe i mangan

Mn i Fe su elementi čije su uobičajene koncentracije u biljnom tkivu više nego one mikronutrijenata poput Ni, Mo i Cu (Greger, 2004), ali istovremeno i znatno niže od glavnih mineralnih makronutrijenata kao što su Ca i Mg.

Gvožđe igra ključnu ulogu u reakcionim centrima različitih enzima. Uprkos rasprostranjenosti u prirodi, tj. visokoj zastupljenosti u većini geoloških podloga,

njegova rastvorljivost je veoma mala, posebno u dobro aerisanim alkalnim zemljištima. Helati Fe(III) i ređe Fe(II) su najčešće forme rastvorljivog Fe u zemljišnom rastvoru. Biljke Fe pretežno apsorbuju u dvovalentnom obliku, a transportuju ksilemom u trovalentnom obliku. U dobro aerisanoj sredini slobodno gvožđe može dovesti do stvaranja slobodnih radikala. Da bi se ovo sprečilo, biljka sintetizuje proteine tipa hema koji omogućavaju kontrolisane reverzne oksido-redukcione reakcije između trovalentnog i dvovalentnog gvožđa, između ostalog pružajući time i antioksidativnu zaštitu (Marschner & Marschner, 2012). Gvožđe na razne načine interaguje sa drugim metalima u zemljištu. Tako na primer višak Mn, Ni i Co smanjuje apsorpciju Fe, dok velike količine Fe u zemljištu mogu da izazovu nedostatak Mn i Ni (Kabata-Pendias, 2011). Najveća količina gvožđa detektovana je u rizomu *C. marantae* (942–1142 mg kg⁻¹), nešto niža u korenu *S. rigidum* (218–410 mg kg⁻¹), što je u slučaju obe vrste ukazivalo na sekvestraciju, i dovoljne količine dostupnog Fe u zemljištu. Kod *H. sendtneri* koncentracija ni u jednom organu nije prelazila 108 mg kg⁻¹, što je ukazivalo na ekskluziju Fe. Količine gvožđa u zemljištu, i akumulirane količine u istraživanim biljkama, bile su umerene i nisu ukazivale na deficijenciju ili toksičnost gvožđa, koje je i inače u velikoj meri prisutno u ultramafičnim zemljištima.

Najvažnija funkcija **mangana** kod biljaka je u oksido-redukcionim procesima, s obzirom na njegovu promenjivu valencu između dva oblika, Mn²⁺ i Mn³⁺ (Kabata-Pendias, 2011). Mangan može biti i toksičan, ali je to najčešće kada njegova biodostupna koncentracija naglo poraste nakon pada pH, što obično prati velika količina organske supstance i visoka aktivnost zemljišnih mikroorganizama. Deficijencija se obično dešava tek na višim pH, ili nakon ispiranja Mn iz zemljišta. Mangan se lako transportuje u nadzemne delove biljke, i može inhibitorno da deluje na apsorpciju Ca i Mg (Marschner & Marschner, 2012). Simptomi toksičnog delovanja Mn, kao i koncentracije koje dovode do takvog efekta, veoma variraju među različitim vrstama i varijetetima, verovatno zbog velikog broja biohemijskih puteva u kojima se Mn koristi. Biljke na

vlažnim zemljištima bogatim organskom supstancom, kao i one izložene visokoj temperaturi i intenzivnoj svetlosti, lakše podležu toksičnom delovanju Mn (El-Jaoual & Cox, 1998). Najviše koncentracije Mn detektovane su u listovima *H. sendtneri* (32,2–45,8 mg kg⁻¹) i *S. rigidum* (77,6–86,2 mg kg⁻¹). Količine Mn u ispitanim zemljištima nisu bile toliko velike da bi u datim fizičko-hemijskim uslovima delovale toksično na biljke. Takođe, s obzirom na preferencijalnu translokaciju Mn u listove, malo je verovatno da je deficijencija predstavljala problem za dve vrste. Sa druge strane, *C. marantae* je ispoljila niži stepen translokacije, dok je količina preuzeta u koren bila slična količinama utvrđenim kod *H. sendtneri* i *S. rigidum*. Rezultati ukazuju da su tri istražene vrste bile adekvatno opskrbljene manganom, koji kod njih nije izazivao toksične efekte u datim fizičko-hemijskim uslovima, niti se u većoj meri akumulirao u nadzemne organe.

3.2.2.5 Nikl, hrom i kobalt

Nikl je najkarakterističniji, i u velikoj meri dostupan teški metal na serpentinitским staništima. Njegova fiziološka uloga prevashodno je vezana za metabolizam azota kroz katalitičku i strukturnu funkciju u enzimu ureazi (Marschner & Marschner, 2012). Deficijencija Ni na serpentinitским zemljištima nije problem, dok toksičnost po pravilu jeste, s obzirom na to da su umereno tolerantne vrste osetljive na koncentracije više od 50 mg kg⁻¹. Serpentinofite odlikuje izražena tolerancija na visoke koncentracije nikla u zemljištu. Fenomen hiperakumulacije ovog metala se vezuje pre svega za serpentinitска zemljišta, a ostvaruje se kompleksiranjem sa jabučnom i limunskom kiselinom, čime se u tkivima biljaka postižu koncentracije nikla od 1 000 i više mg kg⁻¹ (Van der Ent et al., 2013). Prema analizom dobijenim faktorima bioakumulacije, sve tri vrste mogu se okarakterisati kao ekskluderi nikla na nivou korena (Tabela 4.2.1a; Slika 5.2.2). Pri tome je u ekskluziji i sprečavanju translokacije Ni, najefikasnija bila vrsta *S. rigidum* na serpentinitu. Ovo ide u prilog tezi da se radi o posebno adaptiranom serpentinitском ekotipu, kod koga je koncentracija Ni u listovima (0,9 mg kg⁻¹) bila čak i nešto niža nego kod jedinki iz populacije sa krečnjačkog

zemljišta ($2,7 \text{ mg kg}^{-1}$). Tendenciju blage sekvestracije Ni donekle je pokazala i paprat *C. marantae*, sa koncentracijama od $69,2$ do $72,8 \text{ mg kg}^{-1}$ u rizomu, i svega do $20,7 \text{ mg kg}^{-1}$ u listovima.

Hrom nepovoljno utiče na klijanje, rast korena, izdanaka i listova. To nije esencijalni element, i za njegovu apsorpciju iz zemljišta koriste se putevi preuzimanja drugih, esencijalnih metala. Toksičnost i apsorpcija zavise od valence (III ili VI), ali oba oblika Cr mogu različitim mehanizmima da budu unesena u istu biljku (Shanker et al., 2005). Najviše Cr detektovano je u korenovima *H. sendtneri* ($1,1$ – $3,8 \text{ mg kg}^{-1}$) i *S. rigidum* ($5,1 \text{ mg kg}^{-1}$ na serpentinitu; $0,5 \text{ mg kg}^{-1}$ na krečnjaku), odnosno rizomu *C. marantae* (3 – $7,8 \text{ mg kg}^{-1}$). Ovo je i očekivano s obzirom na slabu mobilnost kroz biljku i tendenciju hroma da se vezuje za ćelijski zid, zbog čega se najčešće zadržava u podzemnim organima (Greger, 2004; Kabata-Pendias, 2011). Međutim, apsolutne količine u korenovima/rizomu istraživanih biljaka bile su male, kao i u nadzemnim delovima. Zbog toga se kod sve tri vrste radi o ekskluziji Cr, ali u uslovima njegove veoma slabe dostupnosti u zemljištu, jer je u serpentinitским svega $0,06$ – $0,28 \%$ ukupnih količina Cr bilo dostupno, a u krečnjačkom zemljištu $\approx 0,1 \%$.

Kobalt je esencijalni element za prokariote (uključujući i modrozelenne alge) i životinje, ali kod biljaka nije pokazana njegova esencijalnost. Svoj povoljan efekat na biljke ipak pokazuje kroz podsticanje rasta korenskih simbionata, i zato je označen kao ključni korisni element (Pilon-Smits et al., 2009). Kobalt je u ispitivanim biljkama bio prisutan samo u tragovima, i ne može se govoriti o značajnijoj ulozi u biljci, ali ostaje činjenica da je element koristan za mikrofloru u zemljištu. Tako je njegova ekskluzija bila preferencijalni model alokacije kod tri ispitivane vrste, slično onom zabeleženom za Cr i Ni.

5.3 Sezonska dinamika sadržaja mineralnih elemenata u listovima

Uzimajući u obzir specifičan istovremeni sadržaj mineralnih mikronutrijenata, makronutrijenata i toksičnih metala u serpentinitnim zemljištima, za definisanje adaptivnog odgovora kod tri ispitivane vrste, korisno je poznavanje sezone dinamičke mineralnog sadržaja u listovima. Promena koncentracija mineralnih elemenata u fotosintetičkom tkivu tokom vegetacijske sezone govori o adaptaciji na edafske uslove kod ovih višegodišnjih vrsta, bilo da je u pitanju ograničavanje apsorpcije, skladištenje (akumulacija), ili resorpcija. Svaki od navedenih procesa zahteva energiju i deo je adaptivnog mehanizma za rešavanje ekoloških uslova koje populacija jedne vrste može istovremeno tolerisati (eng. *trade-off tolerance*). Transport mineralnih elemenata iz korena se odvija ksilemom. U suštini, zahvaljujući korenovom pritisku i transpiraciji jedini smer kretanja svih supstanci kroz ksilem je nagore. Floemom su pak moguća kretanja u različitim pravcima, iako je njegova uloga prvenstveno u sprovođenju fotosintata iz mesta sinteze u odgovarajuće organe, modelom *source-sink* (Taiz & Zeiger, 2010). Proces i stanja koja se javljaju tokom starenja listova (senescencije), posebno kod višegodišnjih biljaka, otvorena su pitanja u botanici na koje nije moguće dati jednostavan, niti jedinstven odgovor. Senescencija listova je u fiziološkom smislu aktivan proces koji zahteva energiju, sintezu specifičnih proteina i redistribuciju mineralnih elemenata i fotosintata (Pedersen, 1999). Redistribucija mineralnih elemenata iz listova se tokom starenja dešava, ali zbog fizičkih i fizioloških prepreka u biljnom organizmu takođe nije jednostavna. Stepenn mobilnosti različitih elemenata kroz floem varira između različitih vrsta, različitih genotipova iste vrste, kao i različitih sredinskih uslova tokom razvoja, tako da su neki visokomobilni u floemu, a neki pak, skoro potpuno imobilni (Rengel, 1999; Marschner & Marschner, 2012). Prema tipu mobilnosti kroz floem mineralni elementi se mogu biti: vrlo mobilni (K, Mg, P, S, N, Cl, Na), umereno mobilni (Fe, Zn, Cu, B, Mo), i elementi niske mobilnosti (Ca i Mn).

Ovakva podela je aproksimativna jer stvarna mobilnost zavisi od brojnih odlika same biljke (Marschner & Marschner, 2012).

5.3.1 Sezonska dinamika mineralnog sadržaja listova *H. sendtneri*

Kod listova jedinki iz obe populacije vrste *H. sendtneri* koncentracije Ca su u prolećnom periodu bile skoro identične ($\approx 11\ 900\ \text{mg kg}^{-1}$). Kod jedinki iz Brđanske klisure koncentracija je u letnjem ostala veoma slična onoj u prolećnom periodu ($12\ 204\ \text{mg kg}^{-1}$), dok je na lokalitetu Ravnik uočen izrazit porast koncentracije ($23\ 339\ \text{mg kg}^{-1}$) koje je bilo i statistički značajno. Pad koncentracija Ca u listovima tokom jesenjeg perioda bio je izražen i u Brđanskoj klisuri ($p < 0,05$), i na lokalitetu Ravnik ($p < 0,001$), što je ukazivalo na resorpciju Ca (Prilog 6). Smatra se da zbog izražene floemske imobilnosti Ca, njegova količina u jednogodišnjim listovima kontinuirano raste (Fischer, 2007; Hafsi & Guendouz, 2012; Marschner & Marschner, 2012). Ovim istraživanjem je utvrđeno smanjenje koncentracija Ca u jesenjem periodu što se može dovesti u vezu sa povećanjem sadržaja drugih mineralnih elemenata ili organskih jedinjenja sa jedne strane, ili sa resorpcijom kalcijuma u korenu, sa druge strane. U slučaju procentualnog povećanja udela organskih jedinjenja, izostaje uočljiva promena izgleda listova. Uz to, poznato je da se i ugljenik u jednoj meri resorbuje iz senescentnih listova. U slučaju sezonskog smanjenja koncentracije Ca zbog nagomilavanja većih količina drugih mineralnih elemenata, izostaje upravo nagomilavanje elemenata čija je sezonska akumulacija takođe ispitivana. Iako se Ca smatra vrlo imobilnim kroz floem, neka istraživanja ukazuju na mogućnost postojanja umerene resorpcije kalcijuma iz listova. Takva fenotipska reakcija uočena je kod *Quercus prinus* L., na srednjem zapadu SAD-a, i to u uslovima (relativno) povoljnijeg kruženja minerala kroz zemljište, odnosno uslovima nešto boljeg zadržavanja organske supstance na njegovoj površini (Ostman & Weaver, 1982). Takođe, u uslovima niske plodnosti zemljišta u tropskoj kišnoj šumi, neke vrste pokazale su tendenciju da u manjoj meri resorbuju Ca, uprkos

vrlo brzom razgradnji listova koji opadnu (Scott et al., 1992). Stoga, iako se sezonska resorpcija Ca iz listova *H. sendtneri* ne može pouzdano tvrditi, postoji mogućnost da se kod ove vrste radi o pojavi umerenog (17–20%) povlačenja kalcijuma iz listova, a u cilju njegovog lakšeg i direktnijeg korišćenja u narednoj sezoni, posebno na njenom početku. Resorpciju je realno očekivati u uslovima zemljišnog deficita Ca, ili njegove disproporcije sa sadržajem Mg, a to jeste slučaj na serpentinitiskim zemljištima. Činjenica da ovakva reakcija nije zapažena kod druge dve vrste sa zajedničkog lokaliteta, govori u prilog validnosti nalaza. Uporedo sa smanjenjem količine kalcijuma u listovima od letnjeg do jesenjeg perioda, i koncentracije Ba i Sr pokazale su identičan trend. U snažnoj pozitivnoj korelaciji ($p < 0,001$) sa sadržajem Ca su u svim periodima bili i Ba ($R = 0,86$) i Sr ($R = 0,506$). Slično promeni koncentracija Ca, ovo može da govori u prilog resorpciji Ba i Sr iz listova. To bi značilo da se oni ne samo apsorbuju iz zemljišta uporedo sa kalcijumom, već i resorbuju floemom koristeći puteve transporta kalcijuma. Značaj resorpcije za odgovarajući mineralni režim, odnosno adaptaciju serpentinitofita, potencijalno je velika zbog karakteristične deficijencije mineralnih nutrijenata u zemljištu. Tako je već pokazano da je resorpcija nutrijenata (pre svega P i N) iz senescentnih listova, jedna od adaptacija nekih biljaka na nisku plodnost serpentinitskog, i drugog zemljišta sa malo mineralnih nutrijenata. Resorpcija je češća pri niskoj koncentraciji mineralnih nutrijenata u zemljištu, dok je recikliranje nutrijenata kroz zemljište favorizovaniji proces u uslovima veće plodnosti (Pugnaire & Chapin III, 1993; Drenovsky et al., 2013).

U poglavlju 5.2 već je opisan alokacijski odgovor *H. sendtneri*, kojim se održava visoka količina Ca, a posebno povoljan odnos Mg:Ca, u svim organima. Ovaj odnos blago je rastao tokom sezone u listovima populacije sa lokaliteta Brđanska klisura (0,52–0,58–0,8), i opadao kod populacije sa lokalitetu Ravnik (0,46–0,34–0,3). Pritom, koncentracije Mg nisu značajno varirale tokom vegetacijske sezone, što može govoriti ne samo o efikasnim mehanizmima kojima se njegova apsorpcija iz zemljišta ograničava,

već i o kontrolisanoj translokaciji, obzirom da Mg spada u grupu mineralnih elemenata koji su visoko-mobilni, kako kroz ksilem tako i kroz floem (Killingbeck, 2004; Fischer, 2007).

Sezonske promene koncentracija mikronutrijenata u listovima raznovrsne su, kako kod različitih biljaka na istom staništu, tako i kod istih biljaka u različitim godinama (Killingbeck, 2004). Već ukazana preferencijalna alokacija Al u listovima *H. sendtneri*, potvrđena je sadržajem u listovima i u preostala dva perioda sezone, tokom kojih je sadržaj ostao viši nego onaj u korenu i stablu. Iako su koncentracije uvećane i ukazuju na preferencijalnu alokaciju u listove, ne može se reći da je ova biljka akumulator aluminijuma, poput biljaka čaja ($\approx 30\,000\text{ mg kg}^{-1}$), hortenzije ($\approx 3\,000\text{ mg kg}^{-1}$) ili heljde (Shen & Ma, 2001; Marschner & Marschner, 2012). Ove biljke detoksifikuju Al u tkivu kompleksacijom sa različitim organskim jedinjenjima. Istraživanja na heljdi pokazala su da količina Al raste sa starošću lista, a naznaka resorpcije Al nije bilo. Slično aluminijumu, rastuće količine Mn u listovima *H. sendtneri* potvrđuju njegovu slabu floemsku mobilnost, jer je na lokalitetu Brđanska klisura prosečan sadržaj u listovima rastao tokom vegetacijske sezone. Sa druge strane, količine su na lokalitetu Ravnik smanjene u jesenjem periodu. Promena količina nikla u listovima pokazala je donekle uporedivu dinamiku na dva staništa – količine nisu opadale, međutim nisu ni dostigle vrednosti koje bi ovu vrstu približile akumulatorskom ($100\text{--}1000\text{ mg kg}^{-1}$) ili hiperakumulatorskom statusu ($> 1000\text{ mg kg}^{-1}$) (Van der Ent et al., 2013). Preferencijalna ekskluzija metala kod *H. sendtneri* nije karakteristična samo za pomenute elemente, već i za ostale metale kvantifikovane tokom ovog istraživanja.

5.3.2 Sezonska dinamika mineralnog sadržaja listova *C. marantae*

U liskama *C. marantae* je od prolećnog do jesenjeg perioda uočen porast koncentracija Ca i Mg (Tabela 4.3.1a), dok je u drškama listova (odnosno frondova) utvrđeno obrnuto – trend smanjenja. Stanje u drškama nije neočekivano, niti indikativno za neki poseban proces koji bi moglo oslikavati, s obzirom na njihovu, uglavnom transportnu i mehaničku funkciju, i poikilohidričnost vrste. Prevažodna korist odvojene kvantifikacije mineralnog sadržaja drški nalazi se u mogućim razlikama u sadržaju u odnosu na sadržaj u liskama, i u nejednakim proporcijama dva anatomski dela u homogenizovanim uzorcima. Pošto je slabo mobilan kroz floem, od Ca se očekuje upravo ovakvo progresivno povećanje koncentracija u nadzemnim organima u koje stiže ksilemom. Uporedo povećavanje količina Mg u liskama govori u prilog urođenoj nižoj potrebi Pteridophyta za kalcijumom (Silva et al., 2011), iako postignuti odnos Mg:Ca u liskama (1,23–2,89) nije bio toliko visok kao u zemljištima (3–5,1). Nalazi i broj vrsta paprati kod kojih je ispitivana resorpcija mineralnih nutrijenata vrlo je mali (Killingbeck et al., 2002). Tako je kod *Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott, utvrđena vrlo efikasna resorpcija P i N (Minoletti & Boerner, 1993). Kod *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. pored resorpcije N, utvrđeno je i progresivno povećanje koncentracija Ca (Hunter, 1953), slično stanju u liskama ovde istraživane vrste paprati. Trend smanjenja prosečnih koncentracija Ca u drškama listova ove vrste može se objasniti izraženijom fiziološkom aktivnošću u početku sezone, kada je vlažnost u zemljištu viša, a promet i aktivnost kroz drške veća. Ovo potvrđuju i količine hlorofila koje su upravo u početku sezone pokazale najviše koncentracije kod *C. marantae* (Slika 4.4.6; Prilog 10).

Kontinuirano sezonsko smanjenje koncentracija utvrđeno je za sadržaj Cr, Cu i Ni, kako u drškama, tako i u liskama. Obzirom na sposobnost ovih i srodnih paprati da tokom suše izgube i do 94% ukupnog sadržaja vode i prežive (Kessler & Siorak, 2007),

detektovani trendovi opadanja koncentracija Cr, Cu i Ni najverovatnije ne predstavljaju smanjenje usled proporcionalnog povećanja količine drugih jedinjenja u njima. Isto tako, ni ekskluzioni/sekvestracioni karakter pokazan alokacijskim odgovorom ne ukazuje da bi razlog pada bilo povećanje koncentracije nekog drugog metala. Stoga je verovatno da se koncentracija Cr, Cu i Ni (delimično i Zn) nakon inicijalnog povećanja u najvlažnijem (prolećnom) delu sezone smanjuje resorpcijom, uporedo sa smanjenjem količine vode, odnosno aktivnosti biljke i njenih fotosintetički aktivnih tkiva. Identična reakcija za bakar utvrđena je kod paprati *Dennstaedtia punctilobula* (Michx.) Moore, kod koje je Cu resorbovan sa efikasnošću od 17% (Killingbeck et al., 2002).

5.3.3 Sezonska dinamika mineralnog sadržaja listova *S. rigidum*

Jedinke populacija *S. rigidum* sa serpentinita i krečnjaka očekivano su pokazale različite alokacijske odgovore, kao i različitu sezonsku dinamiku sadržaja metala. Tako je kalcijum na serpentinitu vrlo slabo varirao tokom sezone, a na krečnjaku očekivano rastao do kraja vegetacijske sezone. Sezonska stalnost količina Ca i aktivno izbegavanje apsorpcije (odnosno sekvestracija) Mg korenom dovodi do povoljnog odnosa Mg:Ca u listovima, koji ni u jednom periodu vegetacijske sezone nije bio viši od 0,66. Pored toga, zbog izrazitog pada koncentracije Mg u jesenjem periodu (odnosno resorpcije), molarni odnos Mg:Ca bio je kod serpentinitne populacije i najniži (tj. najpovoljniji) upravo tada (0,34). Ovo ukazuje na to da se pored sposobnosti apsorpcije dovoljne količine Ca iz zemljišta, adaptivni mehanizam vrste kojim održava povoljni odnos Mg:Ca ostvaruje i aktivnom regulacijom sadržaja Mg u listovima. Blagi pad količina Mn u listovima kod serpentinitne, i rast kod krečnjačke populacije, u slučaju ove vrste može biti rezultat promene ukupnog hemijskog sastava listova. Naime, uz vizualno uočljive razlike između jedinki dve populacije pri čemu su serpentinitne robusnije, ovu vrstu karakteriše visok sadržaj aromatičnih jedinjenja koja su i detaljnije hemijski proučavana (Marcetić et al., 2012; Šavikin-Fodulović et al., 2006; Stojković et al., 2009). Edafsku diferencijaciju

fenotipova na krečnjačkoj i serpentinitskoj podlozi utvrdili su i Dudić et al. (2007), kao i alokacijski odgovor sličan onom utvrđenom ovde. Uzevši u obzir generalnu floemsku imobilnost Mn, aromatični sadržaj njenih listova, kao i morfološku specifičnost serpentinitskih populacija ove vrste, moguće je da se procentualno smanjenje sadržaja Mn kod nje (ali i Fe, Cu, Cr i Ni u jednoj meri), dešava iz razloga tzv. „razblaživanja sadržaja“. Istraživanja su pokazala da se kod smanjenja koncentracija metala tokom vegetacijske sezone često radi o efektu „razblaživanja“ (eng. *dilution effect*) zbog bržeg rasta u početku sezone, i smanjenja metaboličke aktivnosti pri kraju sezone (Bidar et al., 2009). Suprotno reakciji serpentinitске, kod krečnjačke populacije količine Mn, Ba, Cr, i Ni rasle su kontinuirano tokom sezone, kao i količine Ca. U postizanju odnosa $Mg:Ca < 1$ u listovima jedinki dve populacije karakterističan je bio visok faktor bioakumulacije Ca na serpentinitu, i Mg na krečnjaku, kojima je omogućen odgovarajući, i međusobno sličan odnos $Mg:Ca$ u listovima, u opsegu od 0,3 do 0,7. Različita sezonska dinamika apsorpcije Mg i Ca je još jedna razlika koja govori u prilog postojanju distinktnih edafskih ekotipova ove vrste.

5.4 Sezonska dinamika efikasnosti fotosintetičkog aparata

Sezonsko praćenje procesa fotosinteze pruža uvid u opštu aktivnost neke biljne vrste, u datim uslovima sredine. Do zaključka o sezonskoj promeni fotosinteze može se doći direktno merenjem porasta biomase ili kvantifikovanjem intenziteta fotosinteze u različitim periodima vegetacijske sezone. Takođe, moguća je i indirektna procena preko koncentracije hlorofila i karotenoida, i sezonske dinamike njihovog sadržaja u fotosintetičkim tkivima.

Sastav, sadržaj i međusobni količinski odnos fotosintetičkih pigmenata, kao i promene njihovih količina, smatraju se najinformativnijima za karakterizaciju funkcionalnog stanja biljke. Ipak, trenutno znanje o ekološkim aspektima pigmentnog sistema biljaka iz različitih biogeografskih zona nije obimno, veoma je varijabilno, a često i kontradiktorno (Golovko et al., 2010). Jedan od načina upoređivanja različitih vrsta (i jedinki) biljaka je i analiza odnosa hlorofila *a* i *b*. Grubo govoreći, odnos hlorofila *a/b* kod biljaka najčešće varira između 3 i 1. Uslovi sredine (staništa) mogu da modifikuju ovaj odnos, tako da je kod biljaka izloženih jakoj insolaciji (odnosno njihovih delova izloženih intenzivnijem osvetljenju) odnos hlorofila *a/b* između 3,2 i 4, dok kod biljaka senke varira između 2,5 i 2,9 (Lichtenthaler, 1987; Gratani et al., 1998; Netto et al., 2005). Razgradnja hlorofila koja označava kraj vegetacijske sezone, istovremeno predstavlja i detoksifikujući mehanizam (Hörtensteiner, 2006), što višegodišnjim vrstama na serpentinitnom zemljištu može biti veoma važno zbog višestrukog edafskog i drugog stresa kome su često izložene. Drugi pigmenti uključeni u proces fotosinteze se sporije degradiraju nego hlorofili, ili njihova degradacija izostaje.

5.4.1 Sezonska dinamika količina fotosintetičkih pigmenata i intenziteta fotosinteze u listovima *H. sendtneri*

Jedinke populacije *H. sendtneri* uzorkovane na lokalitetu Ravnik rasle su u uslovima delimične zasenčenosti, u prizemnom spratu borove šume. Stoga je i očekivano to što je u prolećnom periodu ukupni sadržaj hlorofila, karotenoida i sadržaj hlorofila *b* u listovima kod nje bio viši nego kod druge populacije sa otvorenog stepskog staništa Brđanske klisure. Međutim, značajna koncentracija i hlorofila *a* (Slika 4.4.2, Prilog 10) dovela je do toga da odnos hlorofila *a/b* bude nešto viši kod ove populacije u prolećnom, i letnjem periodu. Dakle, različiti svetlosni uslovi nisu doveli do značajne razlike u odnosu hlorofila *a/b*, već je on bio neočekivano nizak kod populacije sa otvorenog staništa. Najveće razlike između jedinki sa dva lokaliteta odnose se pre svega na sadržaj pigmenata u prolećnom periodu. Rezultati su pokazali ili da je na lokalitetu Ravnik, koje generalno pruža hladnije uslove na većoj nadmorskoj visini, sezona kasnije počela, zbog čega sadržaj hlorofila u letnjem period još nije počeo da se smanjuje. Uporedo sa ovim, prolećni period, odnosno sredina maja, na kserotermnom staništu Brđanske klisure predstavlja već ranu letnju sezonu. Prosečne mesečne temperature na oba lokaliteta su bile u granicama uobičajenih za doba godine u kojima je uzorkovanje izvršeno, dok su padavine u martu i aprilu bile manje, a tokom maja više od proseka – Prilozi 1 i 2. Poznato je da oštra suša ima izražene efekte na hlorofil u listovima, smanjuje njihov sadržaj, i dovodi do hemijskih promena u celom fotosintetičkom aparatu, pre svega formiranjem kiseoničnih radikala (Nyachiro et al., 2001; Mafakheri et al., 2010). Smanjenje količina hlorofila međutim, ne mora nužno značiti i da u listu dolazi do fotoinhibitornih oštećenja, već može predstavljati i normalan adaptivni odgovor na sušne uslove, kao što je to pokazano za *Phlomis fruticosa* L. u uslovima mediteranske klime (Kyparissis et al., 1995). Fotoprotektivna uloga karotenoida može takođe biti i razlog povećanja njihove koncentracije tokom letnjeg perioda u listovima *H. sendtneri* sa otvorenog staništa Brđanske klisure. Hlorofili *a* i *b* pokazali su identičan

trend tokom vegetacijske sezone kod obe populacije *H. sendtneri*, što je očekivano, i može se objasniti time, kako se navodi, da su hlorofil *a*, kao i *b*, jednako podložni smanjenju usled suše (Mafakheri et al., 2010). Tako ni odnos hlorofila *a/b* nije pod direktnim uticajem sušom izazvane degradacije sadržaja pigmenata. Približavanjem kraju vegetacijske sezone (nakon septembra), koncentracije kako hlorofila *a* i *b*, tako i karotenoida, znatno su opale, i postale međusobno ujednačenije kod populacija sa dva staništa. Može se zaključiti da je najveća razlika kod obe populacije bila u početku sezone, a da se razlika između odnosa hlorofila *a/b* nije pokazala značajnom, iako je odnos tokom sezone varirao između 1,95 i 2,7 na lokalitetu Brđanska klisura, i između 2,15 i 2,53 na lokalitetu Ravnik. Odnos hlorofila *a/b* u navedenom opsegu vrednosti uobičajen je za biljke senke (Lichtenthaler, 1987; Gratani et al., 1998), čak je i niži od uobičajenih, iako je jedna od ispitanih populacija naseljavala otvoreno stanište. Prema opisu Stevanović et al. (1995), *H. sendtneri* više odlikuju uobičajene kseroheliomorfoze nego serpentinomorfne karakteristike. Njen mezofil čini višeslojno palisadno tkivo kako sa lica lista, tako i sa naličja, a odnos palisadnog i sunderastog tkiva može da iznosi i do 3:1. (Stevanović et al., 1995; Vicić et al., 2011). Viši odnos hlorofila *a/b* obično ukazuje na veću efikasnost fotosistema jedne heliofitne vrste (Gratani et al., 1998). Od heliofita se, kao plastični odgovor na intenzivno osvetljenje, generalno očekuje niži sadržaj hlorofila *b* koji dalje rezultuje višim odnosom *a/b* (Gyorgy, 2005). Prema ovim kriterijumima, listovi *H. sendtneri* se ne mogu okarakterisati kao ekstremno heliomorfni, ali ne pokazuju ni neke tipične serpentinomorfoze, poput glabrescentnosti ili glaukoznosti. Vrlo diskretne razlike u sadržaju i odnosu pigmenata kod obe populacije *H. sendtneri* najverovatnije leže u efektu suše na otvorenom staništu koji smanjuje njihovu količinu, i onom u delimično zasenčenom staništu, koji dovodi do povećanja količine hlorofila. Pored toga, u obzir treba uzeti i uticaj stresnih fizičko-hemijskih uslova zemljišta, koji su na osnovu utvrđenih karakteristika ispitivanih zemljišta, manje stresni na lokalitetu Ravnik, nego u Brđanskoj klisuri.

Smanjen sadržaj hlorofila usled toksičnog sadržaja metala u listovima takođe nije verovatan kod ove vrste, jer je ekskluzija utvrđena kao predominantna strategija odnosa prema metalima iz zemljišta (poglavlja 5.2 i 5.3). Toksične količine Ni, Cu, Zn, i drugih neesencijalnih metala u tkivu biljaka poznati su razlozi smanjenja koncentracije hlorofila (Myśliwa-Kurdziel et al., 2004), time i smanjenja efikasnosti fotosintetičkog aparata. Kod listova ove vrste dakle, nisu utvrđene visoke koncentracije Ni, Co i Cr, dok Cu i Zn nisu bili prisutni u visokim koncentracijama ni u zemljištu. Zbog toga ovi metali verovatno nisu negativno uticali na stanje fotosintetičkog aparata *H. sendtneri*.

Uprkos tome što je koncentracija hlorofila u listovima sa lokaliteta Ravnik u prolećnom periodu bila značajno viša, fotosinteza u Brđanskoj klisuri bila je gotovo duplo intenzivnija (Slike 4.4.1, 4.5.3). Iako adekvatan sadržaj hlorofila jeste preduslov za visok intenzitet fotosinteze, dva parametra kojima se ocenjuje fotosinteza nisu nužno u pozitivnoj linearnoj vezi. Kao što je to pokazano kod *Quercus ilex* L. u Italiji, intenzitet fotosinteze može znatno varirati zavisno od spoljašnje temperature, a da pritom količina hlorofila ne bude izmenjena (Gratani et al., 1998). Suprotno tome, takođe u sušnim uslovima mediteranskog staništa, usporavanje fotosinteze kod *Phlomis fruticosa* L. koje je pratila degradacija hlorofila, bilo je ustvari rezultat kombinovanih ograničenja stomaterne i mezofilne provodljivosti (Kyparissis et al., 1995). Intenzitet mezofilne (interne) provodljivosti je značajan faktor u inicijalnoj fiksaciji CO₂. Mezofilna kondukcija varira između različitih vrsta, kombinacija je anatomije lista, morfologije, i biohemijskih činioca, a slično stomatarnoj, podložna je modifikaciji nekim sredinskim uticajima poput suše ili koncentracije CO₂. Smatra se da mezofilna provodljivost ograničava fotosintezu bar koliko i stomaterna provodljivost (Warren, 2008).

Dok su svi hlorofili pokazali smanjenje koncentracija tokom trajanja vegetacijske sezone, pogotovo na lokalitetu Ravnik od prolećnog ka letnjem periodu, intenzitet fotosinteze u tom periodu se nije značajno menjao. Na lokalitetu Brđanska klisura intenzitet evapo-transpiracije rastao je u skladu sa kseričnošću staništa, a i intenzitet

fotosinteze je opadao. Ovo bi bilo u skladu sa uobičajenim mišljenjem da se negativan uticaj suše na intenzitet fotosinteze tumači kroz zatvaranje stoma i ograničavanje stomaterne provodljivosti. Međutim, to ne mora biti i jedini način smanjenja, kao što je pokazano sa četiri sorte pšenice u eksperimentu tokom koga su bile izložene suši (Siddique et al., 1999). U toj studiji ukazano je na enzimske promene fotosistema koje ograničavaju efikasnost asimilacije, bez velikih promena u stomatarnoj provodljivosti.

Kserotermni uslovi staništa Brđanske klisure doveli su do većeg povećanja intenziteta evapo-transpiracije u letnjem period i održavanja ujednačene stomaterne provodljivosti tokom prolećnog i letnjeg dela sezone. Iako su apsolutne vrednosti intenziteta evapo-transpiracije i stomaterne provodljivosti ukazale na sušnije stanište, istovremeno je zabeležen i veći intenzitet fotosinteze. Pored toga, više karotenoida, kao i niži odnos hlorofila *a/b* u sušnim uslovima, ukazuju na fotoprotektivnu ulogu pigmenata. Reakcija na klimatske faktore i insolaciju pokazala je veću fenotipsku plastičnost, a adaptacija na fizičko-hemijske uslove zemljišta ispoljena kroz alokaciju mineralnih elemenata pokazala je adekvatnu edafsku specijalizaciju.

5.4.2 Sezonska dinamika količina fotosintetičkih pigmenata u listovima *C. marantae*

Kod vrste *C. marantae* su na oba lokaliteta utvrđene vrlo slične koncentracije pigmenata u listovima. Tako su količine hlorofila i njihova suma, kao i količina karotenoida bili najviši u prolećnom periodu, i to nešto viši kod populacije sa lokaliteta klisura Đetinje. U letnjem periodu došlo je do naglog pada koncentracija, ali su ipak u populaciji iz Brđanske klisure utvrđene bile nešto veće količine, da bi se u jesenjem periodu sadržaj pigmenata kod obe populacije izjednačio – Slike 4.4.6, 4.4.7, 4.4.8 i 4.4.9. Rezultati su ukazali na to da upravo u prolećnom periodu *C. marantae* vrlo aktivno fotosintetiše. Ovo je pokazano i istraživanjem poikilohidričnosti ove vrste, kojim je utvrđeno da već od sredine jula jedinke na serpentinitima Brezovice ulaze u stanje

anabioze (Amidžić, 1996). Uz to, nagli pad u koncentracijama pigmenata ukazuje na razgradnju hlorofila i proteina koji ga nose, čime se iz proteina oslobađa azot. Ovo smanjenje količine hlorofila važno je osim resorpcije N i zbog fototoksičnih procesa pri razgradnji hlorofila i stvaranja kiseoničnih radikala. Hlorofil se razlaže u bezbojna jedinjenja iz kojih je magnezijum uklonjen i tetrapirolov prsten zatim razgrađen (Nooden, 2003; Willows, 2007). Ovaj mehanizam degradacije hlorofila ipak nije sasvim potpun kod ove vrste paprati, s obzirom da liske ne gube svoju zelenu obojenost. Hlorofil dakle ostaje prisutan u znatno manjoj meri, a poikilohidričnošću (prelaskom u stanje anabioze) se verovatno otklanja mogućnost daljeg štetnog delovanja slobodnih radikala.

Cheilanthes marantae je imala prilično nizak odnos hlorofila *a/b* – oko 2,15 na oba staništa, i to pre svega u prolećnom periodu. Nagli pad sadržaja hlorofila u letnjem periodu može se objasniti sušom koja se javlja u tom delu sezone. Pored toga, treba uzeti u obzir da je vlažnost na staništu neophodna za razvoj gametofit generacije paprati. Tako letnji i jesenji period *C. marantae* provodi u stanju anabioze, koju karakteriše fotosintetička i druga neaktivnost. Niži odnosi hlorofila *a/b* karakteristični su za paprati, i generalno su niži nego kod drugih vaskularnih biljaka (Marschall & Proctor, 2004). Iako uslovi sredine imaju efekta na sadržaj i odnos hlorofila, senescencija, ili u ovom slučaju anabioza, je genetički determinisan proces, koji samo može da bude podstaknuta ekološkim uslovima, ali oni generalno ne upravljaju ovim procesima (Heaton & Marangoni, 1996).

Obligatne i fakultativne kserofilne paprati obuhvataju oko 400 vrsta, među njima i *C. marantae* (Rothfels et al., 2008). Vezu ovog kserofilne i poikilohidrične vrste i serpentinijskih staništa nije teško uspostaviti zbog često rudimentarnog karaktera zemljišta na ovoj podlozi. Pored toga, kao predstavica Pteridophyta, ova vrsta poseduje preadaptaciju na nisku količinu Ca dostupnog iz zemljišta. Uz blagi sekvestracioni karakter kojim zadržava većinu apsorbiranih metala u rizomu, ovoj paprati jedini veći

adaptacioni izazov je slabo razvijeno zemljište i neizvesna vlažnost. Imajući u vidu prethodno navedeno, kao i sezonsku promenu sadržaja fotosintetičkih pigmenata, stiče se utisak da je *C. marantae* vrlo dobro adaptirana na sve uslove rudimentarnih serpentinitičkih siparišta i zemljišta na kojima se sreće.

5.4.3 Sezonska dinamika količina fotosintetičkih pigmenata u listovima *S. rigidum*

Količine ukupnih hlorofila kod populacija *S. rigidum* sa dva edafski različita staništa su, bile najrazličitije u početku sezone (Brđanska klisura: $5,65 \mu\text{g mg}^{-1}$; Ovčar Banja: $4,45 \mu\text{g mg}^{-1}$). Na krečnjačkom lokalitetu su do sredine jula meseca količine blago porasle ($4,75 \mu\text{g mg}^{-1}$), a na serpentinitičkom blago opale ($5 \mu\text{g mg}^{-1}$), dostigavši slične koncentracije (Slike 4.4.12, 4.4.13, 4.4.14). Nakon toga, usledio je identičan pad na najniže zabeležene količine hlorofila ($\approx 3,1 \mu\text{g mg}^{-1}$) i karotenoida ($0,83\text{--}0,98 \mu\text{g mg}^{-1}$) u senescentnim listovima jesenjeg perioda. Razlika u prolećnom, delom i letnjem periodu, verovatno oslikava različito osvetljena staništa, jer je krečnjačko stanište Ovčar Banje u dnu gotovo vertikalne litice, a ono u Brđanskoj klisuri otvorenog tipa, bez viših spratova vegetacije koja bi smanjivala insoliranosť staništa. Poznato je da ukupni sadržaj hlorofila i odnos hlorofila *a/b* značajno varira sa stepenom insoliranosťi kojem je biljka izložena. Proporcionalno povećanje hlorofila *b* u uslovima zasenčenosti omogućava bolje iskorišćavanje svetlosti u hloroplastima (Dale & Causton, 1992). Ovim bi bio objašnjen konzistentno niži odnos hlorofila *a/b* kod krečnjačke populacije, koji uz to nije pokazao značajno sezonsko variranje. Snižavanje odnosa kod serpentinitičke populacije pak ne može govoriti o smanjenoj insolaciji u letnjem i jesenjem periodu, već samo o različitoj brzini sinteze ili degradacije dva hlorofila, što se može videti iz grafika opadanja njihovih koncentracija – (Slika 4.4.15). Uz to, čini se da je za *S. rigidum* povoljan period za aktivnu fotosintezu produžen u odnosu na druge dve istraživane vrste, odnosno da obuhvata i letnji period, a ona stoga i cveta od jula do septembra (Nikolić, 1973).

Hlorofil *a*, i hlorofili *b* sadrže Mg. Zbog toga je u uslovima deficita Mg količina oba hlorofili u listovima biljaka mala, i pozitivno koreliše sa dostupnim Mg u zemljištu (Dale & Causton, 1992). Dostupnost Mg u serpentinitnim zemljištima ne predstavlja ograničavajući faktor, dok to može biti slučaj na krečnjaku, na šta je i ukazao visok indeks bioakumulacije Mg kod ove vrste na krečnjaku – suprotno visokom indeksu bioakumulacije Ca kod biljaka na serpentinitu. Sporija i otežana apsorpcija Mg kod jedinki iz krečnjačke populacije može predstavljati razlog manjih količina hlorofila u prolećnom periodu, u odnosu na onaj kod jedinki serpentinitne populacije. Uz to, habitus jedinki *S. rigidum* na serpentinitu bio je robustan, a sadržaj hlorofili viši, pogotovo u prolećnom period. Odnos hlorofila *a/b* kod obe populacije bio u opsegu koji se smatra karakterističnim za biljke senke (Lichtenthaler, 1987; Gratani et al., 1998; Netto et al., 2005), ali apsolutne količine fotosintetičkih pigmenata ukazale su da *S. rigidum* na oba staništa vrlo aktivno fotosintetiše kako u prolećnom, tako i u letnjem period vegetacione sezone.

Zanimljivo je takođe da su tokom čitave vegetacijske sezone ukupni karotenoidi bili viši kod serpentinitne populacije. S obzirom da je na serpentinitu insoliranost bila velika, uloga karotenoida u dodatnoj apsorpciji svetlosti radi fotosinteze nije verovatna. Stoga je moguće da je uloga karotenoida ili u fotoprotektivnoj zaštiti od slobodnih radikala (stanište je intenzivno insolirano), ili u rasipanju viška ekscitacione energije u uslovima intenzivne insoliranosti (Young, 1991).

5.5 Prisustvo i uloga endomikorize

Kod sve tri ispitivane vrste konstatovana je vezikularno-arbuskularna mikoriza. S obzirom da su kod jedinki svih istraženih populacija nakon bojenja detektovane endomikorize u korenu ($\geq 33\%$), može se zaključiti da istražena serpentinitiska zemljišta, kao ni krečnjačko zemljište, nisu sprečavala uspostavljanje ovog tipa simbioze. Različiti tipovi mikorize dominantni su u različitim zemljištima, a povezivanje kompletnih životnih ciklusa i ekologije svakog mikoriznog tipa neophodno je da bi se objasnio uticaj simbioze na biljke i specifične ekosisteme u kojima se na njih nailazi (Read, 1991). S obzirom da je većina serpentinitiskih zemljišta blago kisela do neutralna, a fanerofite na njima relativno malobrojne zbog stresnih uslova staništa, vezikularno-arbuskularne mikorize mogu se u njima očekivati kao najdominantnije. Vezikularno-arbuskularne gljive formiraju arbuskule (granate strukture sa funkcijom razmene supstanci sa ćelijama domaćina) i vezikule (za skladištenje rezervnih materija), i sve pripadaju redu Glomales (Zygomycota). Ove gljive su obligatni simbionti, a mogu kolonizovati velik broj različitih vrsta, mada najčešće uspostavljaju simbiozu sa zeljastim vrstama vaskularnih biljaka, na blago kiselim do neutralnim zemljištima sa umerenim i niskim odnosom C:N. U sve ostale tipove mikoriza ulaze vrste iz filuma Ascomycota ili Basidiomycota (Alexander et al., 2007).

Na sva četiri lokaliteta, zemljišta su spadala u grupu veoma siromašnih po sadržaju fosfora ($< 5 \text{ mg}/100\text{g}$). Stoga je stresna karakteristika analiziranih serpentinitiskih zemljišta, čijem ublaživanju doprinose gljive, najverovatnije deficit fosfora u zemljištu. Pospešivanje rasta biljaka usled efikasnijeg snabdevanja fosforom je i ranije definisano kao osnovni rezultat endomikorizne simbioze u korenu (Stribley et al., 1980). Količine metala prisutnih u istraženim zemljištima bile su znatno ublažene u biodostupnim frakcijama, odnos C:N u velikom rasponu, kao donekle i raspon vodnog kapaciteta. Stoga bi ove karakteristike zemljišta trebalo da imaju manje uticaja na

uspostavljanje i razvoj mikorize. Takođe, kod jedinki iz obe populacije *S. rigidum* utvrđena je mikoriza. Pored oskudnosti fosforom, krečnjačko zemljište (Ovčar Banja) odlikovalo je različit sadržaj Ca, Mg, i većine drugih metala u odnosu na serpentinitiska zemljišta. Razlike u sadržaju metala ukazuju na manji njihov manji uticaj pri uspostavljanju endomikorize kod vrste *S. rigidum*. Od ranije je poznato da većina serpentinofiti ostvaruje mikorizne asocijacije. Simbioze ovog tipa omogućavaju biljci da uz pomoć gljive dolazi do potrebnog azota, fosfora ili vode, pre svega povećanjem dodirne površine sa zemljištem. Mladice nekih biljaka i ne mogu da prežive bez kolonizacije mikoriznih gljiva. Sa druge strane, visoke koncentracije toksičnih metala univerzalno su štetne po sve organizme pa i simbiotske gljive. Toksični joni mogu delovati kako direktno – inhibicijom enzima i remećenjem ćelijskog integriteta, tako i indirektno – formiranjem slobodnih radikala. Ipak, mnoge gljive mogu tolerisati koncentracije metala inače toksične za vaskularne biljke (Alexander et al., 2007; Branco & Ree, 2010). Mikroflorna zajednica zemljišta u velikoj meri utiče na režim makronutrijenata u zemljištu, direktno razgradnjom, ali i bakterijskim i fungalnim vezivanjem teških metala čime se smanjuje njihova biodostupnost i za biljke. Smatra se da ovaj efekat u rizosferi ublažava uslove u zemljištu i smanjuje fitotoksičnost teških metala, barem onda kada je adaptivni mehanizam usmeren prema ekskluziji (Audet, 2008). Suprotno ovome, kod nekih drugih biljnih vrsta moguća je i određena uloga vezikularno-arbuskularne mikorize u hiperakumulaciji nikla. Tako je na hiperakumulatorskoj vrsti *Berkheya coddii* Roessler, utvrđena povećana akumulacija nikla kada su arbuskule na korenu posebno snažno bile razvijene (Turnau & Mesjasz-Przybylowicz, 2003). Sa druge strane, endemična serpentinofiti iz Portugala *Festuca brigantina* Markgr-Dann nije pokazala povećanu apsorpciju Ni, bilo sa ili bez mikorizne kolonizacije. Međutim korelacija između stepena kolonizacije i sadržaja P u korenu jeste uočena, što još jednom ukazuje na funkciju koju u ovoj simbiozi igra fungalna komponenta, kao i na evolutivnu prednost koju nosi simbioza (Gonçalves et al., 2001).

Edafski uslovi ne utiču samo na organizme koji se javljaju na površini zemljišta, već i na one pod zemljom, poput gljiva, životinja i bakterijske flore. Iako je veliki broj vrsta gljiva definisan i u serpentinitiskim i u neserpentinitiskim zemljištima, pokazano je da je na susednim zemljištima, na različitoj matičnoj steni, svega 18% zajedničkih fungalnih vrsta (Maas & Stuntz, 1969). Ova različitost je pripisana kako sastavu zemljišta, tako i upadljivim razlikama u biljnim vrstama koje na dva različita zemljišta rastu, i svakako imaju velikog uticaja na formiranje simbiotskih odnosa u korenu. Pri tome su 24% fungalne flore serpentinitiskog zemljišta činile mikorizne vrste (endo- i ektomikorize), a na neserpentinitiskom 16% (Maas & Stuntz, 1969). Takođe, unakrsna transplantacija fakultativne kalifornijske serpentinofite *Collinsia sparsiflora* Fisch. & C.A.Mey između serpentinitiskog i neserpentinitiskog zemljišta, pokazala je da različiti ekotipovi ove vrste ulaze u simbiozu sa različitim fungalnim grupama (Schechter & Bruns, 2008). Sa druge strane, broj vrsta i ujednačenost brojnosti mikoriznih gljiva kod *Quercus garryana* Hook, nije se pokazala značajno različitom između jedinki sa serpentinitiskog i neserpentinitiskog zemljišta (Moser et al., 2005).

Razlike u frekvenciji arbuskula, hifa i vezikula uočenih pod mikroskopom na korenovima tri vrste, mogu biti rezultat i uzorkovanja, i metode analize mladih korenova. Ove vrste odlikuje dobra razvijenost korena, bilo po dužini i rigidnosti (*H. sendtneri*, *S. rigidum*), bilo po velikom broju adventivnih korenova koji se pružaju iz rizoma (*C. marantae*). Pozitivni nalazi potvrđuju da tri vrste stupaju u endomikorizne simbioze u serpentinitiskom zemljištu, a vrsta *S. rigidum* i u krečnjačkom.

6 ZAKLJUČAK

- Istraživanja fizičko-hemijskih karakteristika zemljišta, količine i međusobnih odnosa mineralnih elemenata, posebno teških metala, obavljena su na tri staništa sa serpentinitikom i na jednom staništu sa krečnjačkom geološkom podlogom. Analizom zemljišta obuhvaćeno je određivanje mehaničkog sastava zemljišta, pH vrednosti, vodnog kapaciteta, kapaciteta razmene katjona, količine organske supstance, kalcijum-karbonata, fosfora, kalijuma, azota, sumpora, ugljenika i ukupnog organskog ugljenika. Kvantifikovani su i ukupno prisutni metali iz zemljišta – Al, Ba, Ca, Co, Cr, Cu, Fe, Mg, Mn, Ni, Sc, Sr, Ti, Zn, kao i količine navedenih metala u sedam različito dostupnih frakcija, dobijenih sekvencijalnom ekstrakcijom.
- Tri višegodišnje vrste vaskularnih biljaka odabrane su kao reprezentivi adaptacija na specifične edafske uslove serpentinitskog zemljišta: *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörfel. (Boraginaceae) – dikotiledona cvetnica, obligatna serpentinitofita, endemit Balkanskog poluostrva; *Cheilanthes marantae* (L.) Domin. (Pteridaceae) – kserofilna poikilohidrična paprat koja najčešće raste na serpentinitskim kamenjarima; i *Seseli rigidum* Waldst. et Kit. (Apiaceae) – dikotiledona cvetnica koja raste na kamenjarima različitih geoloških podloga, fakultativna serpentinitofita. Kod ove tri vrste analizirani su sadržaj Al, Ba, Ca, Co, Cu, Cr, Fe, Mg, Mn, Ni, Sc, Sr, Ti i Zn u korenu/rizomu, stablu i listu, kao i sadržaj navedenih metala u listovima uzorkovanim u prolećnom, letnjem i jesenjem periodu vegetacijske sezone. U listovima iz različitih perioda određene su i količine hlorofila *a*, hlorofila *b* i ukupnih karotenoida, dok je na listovima *H. sendtneri* tokom tri perioda kvantifikovan i intenzitet fotosinteze, evapotranspiracija i stomaterna provodljivost. U korenovima/rizomima tri vrste utvrđivano je prisustvo vezikularno-arbuskularne mikorize.

- Tri istražena serpentinitiska staništa – Brđanska klisura, klisura Đetinje i Ravnik – nalaze se u regionu Zapadne Srbije, na sličnim su ultramafičnim geološkim podlogama, i sa veoma plitkim zemljištem. Uprkos nekim sličnostima u edafskim uslovima, staništa se međusobno razlikuju prisustvom različitih tipova vegetacije. Tako je u klisuri Đetinje, na serpentinitiskom siparištu, razvijen otvoren tip oskudne zeljaste vegetacije, stanište u Brđanskoj klisuri obrasta kserofilna, zeljasta, pre svega travna vegetacija, dok je na staništu lokaliteta Ravnik razvijena borova četinarska šuma.
- Na tri serpentinitiska staništa količina stelje je primetno varirala, ali ne i dubina zemljišta (≤ 10 cm). Sva tri serpentinitiska zemljišta odlikuje krupnozrna tekstura, sa oko 80% krupnog i sitnog peska. Ove odlike određuju sušne uslove u zemljištu, u kome je zbog teksture kapacitet zadržavanja vode nizak, a apsolutna količina vode u plitkom profilu mala.
- Gradijent vodnog kapaciteta zemljišta opada u smeru Ravnik > Brđanska klisura > klisura Đetinje, a praćen je i analognim gradijentom količine organske supstance u zemljištu. Ove dve karakteristike zemljišta povezane su povratnom spregom kojom je povećanje vodnog kapaciteta uslovljeno većim prilivom organske supstance poreklom od opalog lišća i razgrađene vegetacije, a veća produkcija organske supstance uslovljena većom vlažnošću.
- Razlaganje organske supstance u serpentinitiskim zemljištima je usporeno, jer zemljišna mikroflora koristi dostupne elemente N, P i S, pre svega, za sopstveni rast. Zbog toga manja količina ovih mineralnih nutrijenata biva dostupna biljkama, uprkos relativnom povećanju priliva organske supstance u zemljište. Produktivnija vegetacija, kao i izuzetno usporeno razlaganje četina, čini količinu nerazložene organske supstance u borovoj četinarskoj šumi većom nego na staništu gde dominiraju trave, i izrazito većom nego na serpentinitiskom siparištu.

- Nepovoljan molarni odnos dostupnih količina magnezijuma i kalcijuma u serpentinitiskim zemljištima ($\gg 1$), u velikoj meri je doprinio intenziviranju stresnih uslova istraženih staništa. Uporedo sa porastom količine organske supstance i vodnog kapaciteta, odnos Mg:Ca pokazao je opadanje, odnosno ublažavanje, kojim je deficijencija kalcijuma u serpentinitiskim zemljištima relativno smanjena, u smeru od klisure Đetinje (5,2), preko Brđanske klisure (3,0), do serpentinitiskog lokaliteta Ravnik (2,4). Najveći deo kalcijuma (70–80 %) kojim je u sva tri serpentinitiska zemljišta ostvarivan povoljniji odnos dostupnih količina Mg i Ca u zemljištu, bio je sadržan u najlakše dostupnoj (vodorastvorivoj) frakciji zemljišta. Ovo je pokazalo indirektnu, ali veoma važnu ulogu organskog otpada (i sa organskom supstancom pozitivno korelisanog vodnog kapaciteta) u stvaranju uravnoteženijeg odnosa dostupnih količina magnezijuma i kalcijuma.
- Procentualno učešće sedam različito dostupnih frakcija u ukupnom sadržaju metala, pokazalo je u velikoj meri podudarnost u tri serpentinitiska zemljišta, uprkos razlikama u količini organske supstance, vodnom kapacitetu i odnosu ukupno dostupnih količina Mg i Ca. Pošto se procentualna dostupnost metala nije značajno menjala, sadržaj metala nije ukazao na značajno zaoštavanje ili ublažavanje njihovog stresogenog uticaja na edafske uslove. Tipično serpentinitiski metali nikl i kobalt su u većoj meri bili dostupni u serpentinitiskim zemljištima, ali variranje njihovih količina ne ukazuje na značajnu vezu sa drugim odlikama zemljišta, kao što su količina organske supstance i vodni kapacitet. Hrom je bio dostupan u vrlo maloj meri, a količine ostalih analiziranih metala takođe nisu dovele do značajnog uvećanja stresnih uslova u serpentinitiskim zemljištima.
- Krečnjačko zemljište na lokalitetu Ovčar Banja odlikovalo se veoma niskim sadržajem fosfora, i u odnosu na tri serpentinitiska zemljišta osrednjim količinama K, N, S, C, TOC, i organske supstance, kao i osrednjim kapacitetom razmene katjona i vodnim kapacitetom. Stoga su najveće razlike u odnosu na serpentinitiska zemljišta

identifikovane u ukupnom i dostupnom sadržaju većine kvantifikovanih metala, kao i odnosu Mg:Ca ($\ll 1$).

- Obligatna serpentinofita *H. sendtneri* je izuzetno efikasno apsorbivala kalcijum korenom iz zemljišta i translocirala ga u nadzemne delove. Uporedo sa tim, apsorpcija prekomernih količina magnezijuma iz zemljišta sprečena je ekskluzijom. Zbog toga odnos Mg:Ca u korenu, stablu i listovima nije bio viši od 0,6. Slično tome, odnos Mg:Ca u listovima iz prolećnog, letnjeg i jesenjeg perioda vegetacijske sezone bio je ispod 0,8. Aluminiјum i mangan apsorbovani iz zemljišta su kod *H. sendtneri* alocirani uglavnom u listove, a cink i bakar u manjoj meri sekvstrirani u korenu. Zbog umerenih količina koje su apsorbovane, za ovu vrstu najkarakterističniji adaptivni mehanizam je ekskluzija metala, pogotovo nikla, hroma i kobalta, čije su velike količine tipične za serpentinitska zemljišta.

Smanjenje količina kalcijuma u listovima iz jesenje u odnosu na listove iz letnje sezone (17–20 %), ukazalo je na mogućnost postojanja adaptivnog mehanizma resorpcije kalcijuma iz senescentnih listova.

Halacsya sendtneri je veoma aktivno fotosintetisala u prolećnom periodu, a znatno slabije u letnjem periodu. Zbog kserotermnih uslova staništa, odnos hlorofila *a/b* je kod jedinki sa lokaliteta u Brđanskoj klisuri bio snižen, i uporediv sa odnosom u staništu borove četinarske šume na lokalitetu Ravnik gde je osvetljenost manja. Povećan sadržaj karotenoida u listovima jedinki sa otvorenog staništa Brđanske klisure ukazao je na njihovu fotoprotektivnu ulogu.

- List i rizom paprati *C. marantae* odlikovali su se odnosom Mg:Ca > 1 , kakav je bio odnos i u zemljištima. Analogno odnosu u zemljištima, kod jedinki iz klisure Đetinje odnos Mg:Ca je bio viši (2,9) nego kod onih iz Brđanske klisure (1,3), što je kod ove vrste ukazalo na manju važnost odnosa dostupnih količina magnezijuma i kalcijuma u zemljištu. *Cheilanthes marantae* je sekvstrirala aluminiјum, gvožđe i mangan u

rizomu, dok su cink i bakar u većoj meri translocirani u listove, zbog čega je i faktor bioakumulacije ova dva metala iz zemljišta u listove bio značajno povišen. Adaptivna strategija vrste prema visokim količinama dostupnog nikla i hroma zasniva se na umerenoj sekvestraciji, a kobalta na nepreuzimanju iz zemljišta, odnosno ekskluziji. Kalcijum i magnezijum kontinuirano su povećavali količine u listovima tokom vegetacijske sezone. Hrom, bakar i nikl (delimično i cink) su resorbovani iz listova pre ulaska ove vrste u stanje anabioze.

Zbog stanja anabioze u koji ulazi sredinom jula, *C. marantae* je jedino tokom prolećnog perioda fotosintetički aktivna, kada sadrži i najveću količinu hlorofila i karotenoida. Fotooksidativna oštećenja koja nastaju pod uticajem intenzivnog osvetljenja, vrsta *C. marantae* efikasno izbegava poikilohidričnošću i degradacijom količina fotosintetičkih pigmenata u listovima.

- Fakultativna serpentinofita *S. rigidum* na serpentinitskom staništu Brđanska klisura selektivno apsorbuje i izuzetno efikasno translocira kalcijum u listove, dok na krečnjačkom lokalitetu Ovčar Banja izraženo apsorbuje magnezijum, i translocira u listove. Stoga se jedinke iz populacija sa serpentinitskog i krečnjačkog zemljišta nisu razlikovale u odnosu Mg:Ca u listovima ($< 0,7$), dok je u korenu odnos bio sličan onome u zemljištima (> 1 na serpentinitskom, < 1 na krečnjačkom zemljištu). Sekvestracija metala je kao adaptivni mehanizam vrste konstatovana za aluminijum, bakar i gvožđe, ekskluzija za nikl, hrom i kobalt, a translokacija za cink. Pozitivna korelacija količina stroncijuma i barijuma sa količinama kalcijuma akumuliranim u listove jedinki sa oba staništa, pokazuje da količina dostupnog kalcijuma u zemljištu ne utiče na apsorpciju i translokaciju Sr i Ba kod ove vrste.

Seseli rigidum iz populacija sa krečnjaka i serpentinita odlikovala se različitom sezonskom dinamikom sadržaja kalcijuma i magnezijum u listovima. Kod jedinki sa serpentinitskog staništa, količina kalcijuma se tokom sezone nije menjala, dok se

kod biljaka sa krečnjaka kontinuirano povećavala. Količina magnezijuma se kod jedinki iz serpentinitne populacije tokom vegetacijske sezone smanjivala, dok se kod onih sa krečnjačkog zemljišta nije menjala. Ovo pokazuje aktivnu regulaciju odnosa Mg:Ca u listovima, selektivnom apsorpcijom jednog ili drugog makronutrijenta. Kod biljaka iz krečnjačke populacije uočeno je povećanje količina mangana barijuma, hroma i nikla u listovima tokom vegetacijske sezone, a kod serpentinitnih jedinki sezonsko smanjenje količina mangana, gvožđa, bakra, hroma i nikla.

Sadržaj hlorofila pokazao je da jedinke iz serpentinitne populacije vrlo aktivno fotosintetišu kako u prolećnom, tako i u letnjem periodu. Zbog toga su jedinke iz serpentinitne populacije fotosintetički efikasnije, i prilagođene intenzivnoj insolaciji većom količinom karotenoida sa fotoprotektivnom funkcijom rasipanja suviše ekscitacione energije. Ovakva prilagođenost omogućila je veću produkciju i robusniji habitus jedinki na serpentinitnom staništu.

Značajne razlike u adaptivnim odlikama jedinki iz populacija *S. rigidum* sa pedološki različitih staništa, ukazuje na postojanje serpentinitnog i krečnjačkog edafskog ekotipa ove vrste, uslovljeno pre svega fizičko-hemijskim uslovima zemljišta.

- Korenovi jedinki iz svih istraženih populacija *H. sendtneri* i *S. rigidum*, odnosno rizomi *C. marantae*, ostvaruju endomikorizne simbioze. Prevedhodne adaptivne prednosti koje simbioza sa gljivama donosi u sušnim i fosforom siromašnim zemljištima kakva su ona bila na ispitivanim staništima, nalaze se u obezbeđivanju veće količine fosfora i vode, kako na serpentinitnoj tako i na krečnjačkoj geološkoj podlozi.

7 LITERATURA

- Adriano DC (2001) Trace elements in terrestrial environments: Biogeochemistry, bioavailability, and risks of metals. Springer-Verlag, Germany. pp. 1-867.
- Alexander EB, Coleman RG, Keeler-Wolf T, Harrison S (2007) Serpentine geocology of Western North America: Geology, soils, and vegetation, Oxford University Press, USA. pp. 1-512.
- Alloway BJ (2004) Zinc in soils and crop nutrition. International Zinc Association, Brussels, Belgium. pp. 1-136.
- Al-Najar H, Schulz R, Römheld V (2003) Plant availability of thallium in the rhizosphere of hyperaccumulator plants: A key factor for assessment of phytoextraction. *Plant and soil* 249(1): 97-105.
- Amidžić L (1996) Ekofiziološka istraživanja poikilohidričnih i homojohidričnih paprati na serpentinitima Brezovice. Doktorska disertacija. Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.
- Anacker B (2011) Phylogenetic patterns of endemism and diversity, *u*: Harrison SP, Rajakaruna N (Ur.) Serpentine: Evolution and ecology of a model system. University of California Press, Berkeley, California, USA. pp. 49-70.
- AOAC 972.43 (2000) Microchemical determination of carbon, hydrogen, and nitrogen, automated method. Association of Analytical Communities, Gaithersburg, USA.
- Ater M, Lefebvre C, Gruber W, Meerts P (2000) A phytogeochemical survey of the flora of ultramafic and adjacent normal soils in North Morocco. *Plant and soil* 218(1-2): 127-135.
- Audet P, Charest C (2008) Allocation plasticity and plant-metal partitioning: Meta-analytical perspectives in phytoremediation. *Environmental pollution* 156(2): 290-296.
- Babić Lj, Hochuli PA, Županić J (2002) The Jurassic ophiolitic mélange in the NE Dinarides: Dating, internal structure and geotectonic implications. *Eclogae geologicae Helveticae* 95: 263-275.
- Baker AJM (1987) Metal tolerance. *New Phytologist* 106(S1): 93-111.

- Barzanti R, Colzi I, Arnetoli M, Gallo A, Pignattelli S, Gabbrielli R, Gonnelli C (2011) Cadmium phytoextraction potential of different *Alyssum* species. *Journal of hazardous materials* 196: 66-72.
- Bidar G, Pruvot C, Garçon G, Verdin A, Shirali P, Douay F (2009) Seasonal and annual variations of metal uptake, bioaccumulation, and toxicity in *Trifolium repens* and *Lolium perenne* growing in a heavy metal-contaminated field. *Environmental science and pollution research* 16(1): 42-53.
- Boyd R (2007) The defense hypothesis of elemental hyperaccumulation: status, challenges and new directions. *Plant and soil* 293(1-2): 153-176.
- Boyd RS, Davis MA, Balkwill K (2008) Does hyperaccumulated nickel affect leaf decomposition? A field test using *Senecio coronatus* (Asteraceae) in South Africa. *Chemoecology* 18(1): 1-9.
- Brady KU, Kruckeberg AR, Bradshaw Jr HD (2005) Evolutionary ecology of plant adaptation to serpentine soils. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 36: 243-266.
- Branco S, Ree RH (2010) Serpentine soils do not limit mycorrhizal fungal diversity. *PLoS ONE* 5(7): e11757. doi:10.1371/journal.pone.0011757.
- Brković T, Malešević M, Klisić M, Urošević M, Trifunović S, Radovanović Z, Božanić M (1977) Osnovna geološka karta, list K34-5 za Čačak. Savezni geološki zavod, Beograd.
- Broadley MR, Bowen HC, Cotterill HL, Hammond JP, Meacham MC, Mead A, White PJ (2003) Variation in the shoot calcium content of angiosperms. *Journal of experimental botany* 54(386): 1431-1446.
- Broadley MR, White PJ, Hammond JP, Zelko I, Lux A (2007) Zinc in plants. *New phytologist* 173(4): 677-702.
- Brooks RR (1987) *Serpentine and its vegetation: A multidisciplinary approach*. Dioscorides Press, Portland, OR, USA. pp. 1-454.
- Brooks RR (1998) *Plants that hyperaccumulate heavy metals*. CAB International, Wallingford, UK. pp. 1-380.

- Brown PH, Welch RM, Cary EE (1987) Nickel: A micronutrient essential for higher plants. *Plant physiology* 85(3): 801-803.
- Burt R, Fillmore M, Wilson M, Gross E, Langridge R, Lammers D (2001) Soil properties of selected pedons on ultramafic rocks in Klamath Mountains, Oregon. *Communications in soil science and plant analysis* 32(13-14): 2145-2175.
- Cakmak I, Kalayci M, Ekiz H, Braun H, Kilinç Y, Yilmaz A (1999) Zinc deficiency as a practical problem in plant and human nutrition in Turkey: A NATO-science for stability project. *Field crops research* 60(1): 175-188.
- Cecchi L, Coppi A, Selvi F (2011) Evolutionary dynamics of serpentine adaptation in *Onosma* (Boraginaceae) as revealed by ITS sequence data. *Plant systematics and evolution* 297(3-4): 185-199.
- Cecchi L, Selvi F (2009) Phylogenetic relationships of the monotypic genera *Halacsya* and *Paramoltkia* and the origins of serpentine adaptation in circum-mediterranean Lithospermeae (Boraginaceae): insights from ITS and *matK* DNA sequences. *Taxon* 58(3): 700-714.
- Chaudhry FM, Wallace A, Mueller RT (1977) Barium toxicity in plants. *Communications in soil science and plant analysis* 8(9): 795-797.
- Chen M, Ma LQ (2001) Comparison of three aqua regia digestion methods for twenty Florida soils. *Soil Science Society of America journal* 65(2): 491-499.
- Chiarucci A (2003) Vegetation ecology and conservation on Tuscan ultramafic soils. *Botanical review* 69(3): 252-268.
- Christenhusz M, Zhang X-C, Schneider H (2011) A linear sequence of extant families and genera of lycophytes and ferns. *Phytotaxa* 19: 7-54.
- Cincović T, Kojić M (1974) Fam Boraginaceae A. L. Jussieu 1789. u: M. Josifović (Ur.) *Flora SR Srbije* 6. Srpska akademija nauka i umetnosti, Beograd. pp. 52-53.
- Coppi A, Cecchi L, Mengoni A, Pustahija F, Tomović G, Selvi F (2014) Low genetic diversity and contrasting patterns of differentiation in the two monotypic genera *Halacsya* and *Paramoltkia* (Boraginaceae) endemic to the Balkan serpentines. *Flora - Morphology, distribution, functional ecology of plants* 209(1): 5-14.

- Curtis MJ, Claassen VP (2005) Compost incorporation increases plant available water in a drastically disturbed serpentine soil. *Soil science* 170(12): 939-953.
- Ćirić BM (1996) *Geologija Srbije*. Geokarta, Beograd. pp. 1-273.
- D'Amico ME, Previtali F (2012) Edaphic influences of ophiolitic substrates on vegetation in the Western Italian Alps. *Plant and soil* 351(1-2): 73-95.
- Dale M, Causton D (1992) Use of the chlorophyll *a/b* ratio as a bioassay for the light environment of a plant. *Functional ecology* 6(2): 190-196.
- Díez Lázaro J, Kidd PS, Monterroso Martínez CA (2006) Phytogeochemical study of the Trás-os-Montes region (NE Portugal): Possible species for plant-based soil remediation technologies. *Science of the total environment* 354(2-3): 265-277.
- Drenovsky RE, Koehler CE, Skelly K, Richards JH (2013) Potential and realized nutrient resorption in serpentine and non-serpentine chaparral shrubs and trees. *Oecologia* 171(1): 39-50.
- Dudić B, Rakić T, Šinžar-Sekulić J, Atanacković V, Stevanović B (2007) Differences of metal concentrations and morpho-anatomical adaptations between obligate and facultative serpentinophytes from western Serbia. *Archives of biological science* 59(4): 341-349.
- Effendi S, Miura S, Tanaka N, Ohta S (2000) serpentine soils on catena in the southern part of east Kalimantan, Indonesia. *u: Guhardja E, Fatawi M, Sutisna M, Mori T, Ohta S (Ur.) Rainforest Ecosystems of East Kalimantan. Ecological Studies, Volume 140. Springer Japan. pp. 79-88. doi:10.1007/978-4-431-67911-0_7.*
- Egner H, Riehm H (1955) *Die Doppellaktatmethode*, *u: Thun R, Hermann R, Knickmann E (Ur.) Die Untersuchung von Böden, Methodenbuch I. Neumann Verlag Radebeul/Berlin, Germany. pp. 110-125.*
- El-Jaoual T, Cox DA (1998) Manganese toxicity in plants. *Journal of plant nutrition* 21(2): 353-386.
- Filipović I, Pavlović Z, Marković B, Radin V, Marković O, Gagić N, Atin B, Milićević M (1967) *Osnovna geološka karta, list L34-137 za Gornji Milanovac. Savezni geološki zavod, Beograd.*

- Fischer AM (2007) Nutrient remobilization during leaf senescence. *u*: Annual Plant Reviews Volume 26: Senescence processes in plants. Blackwell Publishing Ltd. pp. 87-107. doi:10.1002/9780470988855.ch5.
- Franceschi V (2001) Calcium oxalate in plants. Trends in plant science 6(7): 331.
- Freitas H, Mooney H (1996) Effects of water stress and soil texture on the performance of two *Bromus hordeaceus* ecotypes from sandstone and serpentine soils. Acta oecologica 17(4): 307-317.
- García-Barriuso M, Bernardos S, Nabais C, Pereira D, Amich F (2011) Phytochemical, geographical and vulnerability study of the Paleosubtropical element *Notholaena marantae* subsp. *marantae* (Sinopteridaceae) at the western edge of its range. Biologia 66(2): 258-265.
- Ghanati F, Morita A, Yokota H (2005) Effects of aluminum on the growth of tea plant and activation of antioxidant system. Plant and soil 276(1-2): 133-141.
- Golovko T, Dymova O, Yatsco Y, Tabalenkova G (2010) Photosynthetic pigment apparatus in northern plants. *u*: Handbook of plant and crop stress, 3rd edition. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. pp. 391-405. doi:10.1201/b10329-19.
- Gonçalves S, Martins-Loucao M, Freitas H (2001) Arbuscular mycorrhizas of *Festuca brigantina*, an endemic serpentinophyte from Portugal. South African journal of science 97(11): 571-572.
- Gratani L, Pesoli P, Crescente M (1998) Relationship between photosynthetic activity and chlorophyll content in an isolated *Quercus ilex* L. tree during the year. Photosynthetica 35(3): 445-451.
- Grawunder A, Lonschinski M, Merten D, Büchel G (2009) Distribution and bonding of residual contamination in glacial sediments at the former uranium mining leaching heap of Gessen/Thuringia, Germany. Chemie der Erde 69: 5-19.
- Greger M (2004) Metal availability, uptake, transport and accumulation in plants. *u*: Prasad MNV (Ur.) Heavy metal stress in plants: from biomolecules to ecosystems. Springer-Verlag, Germany. pp. 1-27.

- Gyorgy E (2005) Structural characteristics and quantitative determination of the chlorophyll in some sciophyte and heliophyte angiosperm species. *Contributions to botany* 40: 227-235.
- Hafsi M, Guendouz A (2012) Some aspects of leaf senescence. *u: Tetsuji N (Ur.) Senescence*, ISBN: 978-953-51-0144-4, InTech, doi:10.5772/32787.
- Harrison S, Inouye BD (2002) High β diversity in the flora of Californian serpentine 'islands'. *Biodiversity and conservation* 11(10): 1869-1876.
- Harrison SP, Rajakaruna N (2011) *Serpentine: Evolution and ecology of a model system*, University of California Press, Berkeley, California, USA. pp. 1-464.
- He H, Bleby TM, Veneklaas EJ, Lambers H, Kuo J (2012) Precipitation of calcium, magnesium, strontium and barium in tissues of four *Acacia* species (Leguminosae: Mimosoideae). *PLoS ONE* 7(7): e41563.
- Heaton JW, Marangoni AG (1996) Chlorophyll degradation in processed foods and senescent plant tissues. *Trends in food science & technology* 7(1): 8-15.
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* 25(15): 1965-1978.
- Hörtensteiner S (2006) Chlorophyll degradation during senescence. *Annual review of plant biology* 57(1): 55-77.
- Hunter JG (1953) The composition of bracken: Some major-and trace-element constituents. *Journal of the science of food and agriculture* 4(1): 10-20.
- ISO 10390 (1994) Soil quality - Determination of pH. ISO - Ženeva, Švajcarska.
- ISO 10693 (1995) Soil quality - Determination of carbonate content - Volumetric method. ISO - Ženeva, Švajcarska.
- ISO 10694 (1995) Soil quality - Determination of organic and total carbon after dry combustion (elementary analysis). ISO - Ženeva, Švajcarska.
- ISO 11260 (1994) Soil quality - Determination of effective cation exchange capacity and base saturation level using barium chloride solution. ISO - Ženeva, Švajcarska.

- ISO 11464 (2006) Soil quality - Pretreatment of samples for physico-chemical analysis. ISO - Ženeva, Švajcarska.
- ISO 14235 (1998) Soil quality - Determination of organic carbon by sulfochromic oxidation. ISO - Ženeva, Švajcarska.
- Jakovljević K, Lakušić D, Vukojičić S, Tomović G, Šinžar-Sekulić J, Stevanović V (2011) Richness and diversity of Pontic flora on serpentine of Serbia, Central European journal of biology 6(2): 260-274.
- Jarvis MC, Forsyth W, Duncan HJ (1988) A survey of the pectic content of nonlignified monocot cell walls. Plant physiology 88(2): 309-314.
- Jenny H (1980) The soil resource: origin and behavior. Ecological studies vol. 37, New York, Springer-Verlag, USA. pp. 1-377.
- Kabata-Pendias A (2011) Trace elements in soils and plants. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. pp. 1-520.
- Kastori R (2005) Azot: agrohemijski, agrotehnički, fiziološki i ekološki aspekti. Naučni institut za ratarstvo i povrtarstvo, Novi Sad. pp. 1-419.
- Kaupenjohann M, Wilcke W (1995) Heavy metal release from a serpentine soil using a pH-stat technique. Soil Science Society of America journal 59(4): 1027-1031.
- Kay KM, Ward KL, Watt LR, Schemske DW (2011) Plant speciation. u: Harrison SP, Rajakaruna N (Ur.) Serpentine: Evolution and ecology of a model system. University of California Press, Berkeley, California, USA. pp. 71-96.
- Kayama M, Quoreshi AM, Uemura S, Koike T (2005) Differences in growth characteristics and dynamics of elements absorbed in seedlings of three spruce species raised on serpentine soil in Northern Japan. Annals of botany 95: 661-672.
- Kazakou E, Dimitrakopoulos PG, Baker AJM, Reeves RD, Troumbis AY (2008) Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: From species to ecosystem level. Biological reviews 83(4): 495-508.

- Kazakou E, Adamidis GC, Baker AJM, Reeves RD, Godino M, Dimitrakopoulos PG (2010) Species adaptation in serpentine soils in Lesbos Island (Greece): metal hyperaccumulation and tolerance. *Plant and soil* 332(1-2): 369-385.
- Kessler M, Siorak Y (2007) Desiccation and rehydration experiments on leaves of 43 pteridophyte species. *American fern journal* 97(4): 175-185.
- Killingbeck KT (2004) Nutrient resorption. *u: Noodén LD (Ur.) Plant cell death processes*. Academic Press, San Diego, USA. pp. 215-226.
- Killingbeck KT, Hammen-Winn SL, Vecchio PG, Goguen ME (2002) Nutrient resorption efficiency and proficiency in fronds and trophopods of a winter-deciduous fern, *Dennstaedtia punctilobula*. *International journal of plant sciences* 163(1): 99-105.
- Krám P, Hruška J, Wenner BS, Discoll CT, Johnson CE (1997) The biogeochemistry of basic cations in two forest catchments with contrasting lithology in the Czech Republic. *Biogeochemistry* 37(2): 173-202.
- Kruckeberg AR (1950) An experimental inquiry into the nature of endemism on serpentine soils. *Doktorska disertacija*. University of California, Berkeley, USA.
- Kruckeberg AR (1954) The ecology of serpentine soils. III. Plant species in relation to serpentine soils. *Ecology* 35(2): 267-274.
- Kruckeberg AR (1964) Ferns associated with ultramafic rocks in the Pacific Northwest. *American fern journal* 54(3): 113-126.
- Kruckeberg AR (1984) California serpentines: flora, vegetation, geology, soils, and management problems. University of California Press, Berkeley, USA. pp. 1-196.
- Kruckeberg AR (2002) *Geology and plant life: The effects of landforms and rock type on plants*. University of Washington Press, Seattle/London. pp. 1-362.
- Kubota J, Allaway WH (1972) Geographic distribution of trace element problems. *u: Mortvedt JJ, Giordano PM, Lindsay WL (Ur.) Micronutrients in agriculture*. Soil Science Society of America, Madison, WI, USA. pp. 525-554.
- Kumar A, Maiti SK (2013) Availability of chromium, nickel and other associated heavy metals of ultramafic and serpentine soil/rock and in plants. *International journal of emerging technology and advanced engineering* 3(2): 256-268.

- Kyparissis A, Petropoulou 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(12): 1825-1831.
- Lichtenthaler HK (1987) Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology* 148: 350-382.
- Lyon GL, Peterson PJ, Brooks RR, Butler GW (1971) Calcium, magnesium and trace elements in a New Zealand serpentine flora. *Journal of ecology* 59(2): 421-429.
- Maas JL, Stuntz DE (1969) Mycoecology on serpentine soil. *Mycologia* 61(6): 1106-1116.
- Mafakheri A, Siosemardeh A, Bahramnejad B, Struik P, Sohrabi Y (2010) Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian journal of crop science* 4(8): 580-585.
- Main JL (1974) Differential responses to magnesium and calcium by native populations of *Agropyron spicatum*. *American journal of botany* 61: 931-37.
- Marcetić M, Bozić D, Milenković M, Lakusić B, Kovacević N (2012) Chemical composition and antimicrobial activity of essential oil of different parts of *Seseli rigidum*. *Natural product communications* 7(8): 1091-1094.
- Marschall M, Proctor MCF (2004) Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of Chlorophyll *a*, Chlorophyll *b* and total carotenoids. *Annals of botany* 94(4): 593-603.
- Marschner H (2002) Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, San Diego, California, USA. pp. 1-889.
- Marschner H, Marschner P (2012) Marschner's mineral nutrition of higher plants. Academic Press, USA. pp. 1-651.
- Marschner H, Richter C (1974) Calcium-transport in Wurzeln von Mais und Bohnenkeimpflanzen. *Plant and soil* 40(1): 193-210.
- Mašković P, Maksimović JD, Maksimović V, Blagojević J, Vujošević M, Manojlović NT, Radojković M, Cvijović M, Solujić S (2012a) Biological activities of phenolic

- compounds and ethanolic extract of *Halacsya sendtneri* (Boiss) Dörfler. Central European journal of biology 7(2): 327-333.
- Mašković P, Manojlović N, Mandić A, Misan A, Milovanović I, Radojković M, Cvijović M, Solujić S (2012b) Phytochemical screening and biological activity of extracts of plant species *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörfl. Hemijska industrija 66(1): 43-51.
- Matusiewicz H (2003) Wet digestion methods. u: Zoltan M, Ralph S (Ur.) Comprehensive analytical chemistry, Volume 41. Elsevier. pp. 193-233. doi:10.1016/S0166-526X(03)41006-4.
- McGahan DG, Southard RJ, Claassen VP(2008) Tectonic inclusions in serpentinite landscapes contribute plant nutrient calcium. Soil Science Society of America journal 72: 838-847.
- Milić S, Vasin J, Ninkov J, Zeremski T, Brunet B, Sekulić P (2011) Fertility of privately owned plowland used for field crop production in Vojvodina, Serbia. Ratarstvo i povrtarstvo 48(2): 359-368.
- Minoletti ML, Boerner RE (1993) Seasonal photosynthesis, nitrogen and phosphorus dynamics, and resorption in the wintergreen fern *Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott. Bulletin of the Torrey botanical club 120(4): 397-404.
- Mojsilović S, Baklajić D, Đoković I (1977) Osnovna geološka karta, list K34-4 za Titovo Užice. Savezni geološki zavod, Beograd.
- Moores EM (2011) Serpentinites and other ultramafic rocks. Why they are important for Earth's history and possibly for its future. u: Harrison SP, Rajakaruna N (Ur.) Serpentine: Evolution and ecology of a model system. University of California Press, Berkeley, USA. pp. 3-28.
- Moser AM, Petersen CA, D'Allura JA, Southworth D (2005) Comparison of ectomycorrhizas of *Quercus garryana* (Fagaceae) on serpentine and non-serpentine soils in southwestern Oregon. American journal of botany 92(2): 224-230.
- Myśliwa-Kurdziel B, Prasad MNV, Strzałka K (2004) Photosynthesis in heavy metal stressed plants. u: Prasad MNV (Ur.) Heavy metal stress in plants. Springer Berlin/Heidelberg. pp. 146-181. doi:10.1007/978-3-662-07743-6_6

- Nagy L, Proctor J (1997) Soil Mg and Ni as causal factors of plant occurrence and distribution at the Meikle Kilrannoch ultramafic site in Scotland. *New phytologist* 135(3): 561-566.
- Netto AT, Campostrini E, Oliveira JGd, Bressan-Smith RE (2005) Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll *a* fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Scientia horticultrae* 104(2): 199-209.
- Nićiforović N, Mihailović V, Mašković P, Solujić S, Stojković A, Pavlović Muratspahić D (2010) Antioxidant activity of selected plant species; potential new sources of natural antioxidants. *Food and chemical toxicology* 48(11): 3125-3130.
- Nikolić V (1973) *Seseli rigidum* Waldst. et Kit. *u: M. Josifović (Ur.) Flora SR Srbije* 5. Srpska akademija nauka i umetnosti, Beograd. pp. 242-243.
- Nogueira TAR, deMelo WJ, Fonseca IM, Marques MO, He Z (2010) Barium uptake by maize plants as affected by sewage sludge in a long-term field study. *Journal of hazardous materials* 181(1-3): 1148-1157.
- Nooden LD (2003) Plant cell death processes. Academic Press, Burlington, MA, USA. pp. 1-392.
- Novak FA (1928) Quelques remarques relatives au problem de la vegetation sur les terrains serpentiniques. *Preslia* 6: 42-71.
- Nyachiro J, Briggs K, Hoddinott J, Johnson-Flanagan A (2001) Chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and water deficit in spring wheat. *Cereal research communications* 29(1-2): 135-142.
- O'Dell RE, Claassen VP (2006a) Serpentine and nonserpentine *Achillea millefolium* accessions differ in serpentine substrate tolerance and response to organic and inorganic amendments. *Plant and soil* 279(1-2): 253-269.
- O'Dell RE, Claassen VP (2006b) Vertical distribution of organic amendment influences the rooting depth of revegetation species on barren, subgrade serpentine substrate. *Plant and soil* 285(1-2): 19-29.
- O'Dell RE, James JJ, Richards JH (2006) Congeneric serpentine and nonserpentine shrubs differ more in leaf Ca:Mg than in tolerance of low N, low P, or heavy metals. *Plant and soil* 280(1-2): 49-64.

- O'Dell RE, Rajakaruna N (2011) Intraspecific variation, adaptation, and evolution. *u:* Harrison SP i Rajakaruna N (Ur.) *Serpentine: Evolution and ecology of a model system*, University of California Press, Berkeley, California, USA. pp 97-137.
- Osaki M, Watanabe T, Tadano T (1997) Beneficial effect of aluminum on growth of plants adapted to low pH soils. *Soil science and plant nutrition* 43(3): 551-563.
- Osman KT (2012) *Soils: Principles, properties and management*. Springer London, UK. pp. 1-271.
- Ostman NL, Weaver GT (1982) Autumnal nutrient transfers by retranslocation, leaching, and litter fall in a chestnut oak forest in southern Illinois. *Canadian journal of forest research* 12(1): 40-51.
- Pančić J (1859) Die Flora der Serpentinberge in Mittelserbien. *u:* Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft 9, Wien. pp. 139-150.
- Pavlova D (2004) The serpentine flora in the Central Rhodopes Mountains, Southern Bulgaria. *u:* Proceedings of the 2nd Congress of ecologists of the Republic of Macedonia with international participation. Special issues of Macedonian Ecological Society. pp. 450-457.
- Pavlova D, Kozuharova E, Dimitrov D (2003) A floristic catalogue of serpentine areas in eastern Rhodope Mountains (Bulgaria). *Polish botanical journal* 48(1): 21-41.
- Pavlova DK (2010) A survey of the serpentine flora in the West Bulgarian Frontier Mts (Mt Vlahina and Mt Ograzhden). *Phytologia balcanica* 16(1): 97-107.
- Pavlović Z (1962) Karakteristični elementi serpentinske flore Srbije. *Glasnik prirodnjačkog muzeja u Beogradu* B18: 3-20.
- Pedersen B (1999) Senescence in plants. *u:* Vuorisalo TO, Mutikainen P (Ur.) *Life history evolution in plants*, Kluwer, NL. pp. 239-267.
- Phillips J, Hayman D (1970) Improved procedures for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. *Transactions of the British mycological society* 55(1): 158-161.
- Pilon-Smits EAH, Quinn CF, Tapken W, Malagoli M, Schiavon M (2009) Physiological functions of beneficial elements. *Current opinion in plant biology* 12(3): 267-274.

- Pollard AJ, Powell KD, Harper FA, Smith JAC (2002) The genetic basis of metal hyperaccumulation in plants. *Critical reviews in plant sciences* 21(6): 539-566.
- Popević A, Karamata S (1996) Ultramafiti Zlatibora. *u: Dimitrijević MD (Ur.) Geologija Zlatibora*. Geoinstitut, Beograd. pp. 31-35.
- Proctor J (1999) Toxins, nutrient shortages and droughts: the serpentine challenge, *Trends in ecology and evolution* 14(9): 334-335.
- Proctor J, Woodell SRJ (1975) The ecology of serpentine soils. *u: MacFadyen A (Ur.) Advances in ecological research, Volume 9*. Academic Press. pp. 255-366.
- Pugnaire FI, Chapin III FS (1993) Controls over nutrient resorption from leaves of evergreen Mediterranean species. *Ecology* 74(1): 124-129.
- Rao C, Sahuquillo A, Sanchez JL (2008) A review of the different methods applied in environmental geochemistry for single and sequential extraction of trace elements in soils and related materials. *Water, air, and soil pollution* 189(1-4): 291-333.
- Ratuzny T, Gong Z, Wilke BM (2009) Total concentrations and speciation of heavy metals in soils of the Shenyang Zhangshi irrigation area, China. *Environmental monitoring and assessment* 156(1-4): 171-180.
- Read DJ (1991) Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia* 47(4): 376-391.
- Reddy RA, Balkwill K, McLellan T (2012) Are plant taxa found on the Witwatersrand serpentine ecotypes or substrate-generalists? *South African journal of botany* 80: 81-95.
- Reeves R, Baker A, Borhidi A, Berazain R (1999) Nickel hyperaccumulation in the serpentine flora of Cuba. *Annals of botany* 83(1): 29-38.
- Reeves RD, Baker AJM (2000) Metal-accumulating plants. *u: Raskin I, Ensley BD (Ur.) Phytoremediation of toxic metals: using plants to clean up the environment*. John Wiley & Sons, New York, USA. pp. 193-229.
- Reichman S (2002) The responses of plants to metal toxicity: A review focusing on copper, manganese & zinc. *Australian Minerals & Energy Environment Foundation, Melbourne, Australia*. pp. 1-54.

- Rengel Z (1999) Mineral nutrition of crops: Fundamental mechanisms and implications. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. pp. 1-414.
- Roberts B (1980) Some chemical and physical properties of serpentine soils from western Newfoundland. Canadian journal of soil science 60(2): 231-240.
- Robertson EC (2001) The interior of the earth. USGS Unnumbered Series General Interest Publication, USGS, USA.
- Rothfels CJ, Windham MD, Grusz AL, Gastony GJ, Pryer KM (2008) Toward a monophyletic *Notholaena* (Pteridaceae): Resolving patterns of evolutionary convergence in xeric-adapted ferns. Taxon 57(3):712-724.
- Rune O (1954) Notes on the flora of the Gaspé peninsula. Svensk botanisk tidskrift 48(1): 117-138.
- Salt DE, Blaylock M, Kumar NP, Dushenkov V, Ensley BD, Chet I, Raskin I (1995) Phytoremediation: a novel strategy for the removal of toxic metals from the environment using plants. Nature biotechnology 13(5): 468-474.
- Salt DE, Smith RD, Raskin I (1998) Phytoremediation. Annual review of plant physiology and plant molecular biology 49: 643-668.
- Samecka-Cymerman A, Garbiec K, Kolon K, Kempers AJ (2009) Factor analysis of the elemental composition of *Pteridium aquilinum* from serpentine and granite soils as a tool in the classification of relations between this composition and the type of parent rock in the Ślęza Massif in Lower Silesia, Poland. Environmental geology 58(3): 509-514.
- Schechter SP, Bruns TD (2008) Serpentine and non-serpentine ecotypes of *Collinsia sparsiflora* associate with distinct arbuscular mycorrhizal fungal assemblages. Molecular ecology 17(13): 3198-3210.
- Schmid SM, Fügenschuh B, Kissling E, Schuster R (2004) Tectonic map and overall architecture of the Alpine orogen. Eclogae geologicae Helvetiae 97: 93-117.
- Schulze ED, Beck E, Müller-Hohenstein K (2005) Plant ecology. Springer, Germany. pp. 1-702.

- Scott DA, Proctor J, Thompson J (1992) Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. II. Litter and nutrient cycling. *Journal of ecology* 80(4): 705-717.
- Selvi F (2007) Diversity, geographic variation and conservation of the serpentine flora of Tuscany (Italy). *Biodiversity and conservation* 16(5):1423-1439.
- Senwo ZN, Tazisong IA (2004) Metal contents in soils of Alabama. *Communications in soil science and plant analysis* 35(19/20): 2837-2848.
- Shanker AK, Cervantes C, Loza-Tavera H, Avudainayagam S (2005) Chromium toxicity in plants. *Environment international* 31(5): 739-753.
- Shaw AJ (1990) Heavy metal tolerance in plants: Evolutionary aspects. CRC Press, Boca Raton, Florida, USA. pp. 1-268.
- Shen R, Ma JF (2001) Distribution and mobility of aluminium in an Al-accumulating plant, *Fagopyrum esculentum* Moench. *Journal of experimental botany* 52(361): 1683-1687.
- Shewry P, Peterson P (1975) Calcium and magnesium in plants and soil from a serpentine area on Unst, Shetland. *Journal of applied ecology* 12(1): 381-391.
- Siddique MEB, Hamid A, Islam MS (1999) Drought stress effects on photosynthetic rate and leaf gas exchange of wheat. *Botanical bulletin of academia Sinica* 40: 141-145.
- Silva GB, Ionashiro M, Carrara TB, Crivellari AC, Tiné MA, Prado J, Carpita NC, Buckeridge MS (2011) Cell wall polysaccharides from fern leaves: Evidence for a mannan-rich Type III cell wall in *Adiantum raddianum*. *Phytochemistry* 72(18): 2352-2360.
- Stebbins GL (1942) The genetic approach to problems of rare and endemic species. *Madrono* 6(8): 241-258.
- Stevanović B, Glišić O, Šinžar J (1995) Ecology, distribution and protection of endemorelict serpentinophyte *Halascya sendtneri* (Boiss) Dorfl. u: 7th European Ecological Congress, Budapest: EURFCO.
- Stevanović BM, Janković MM (2001) Ekologija biljaka sa osnovama fiziološke ekologije biljaka. NNK International, Beograd. pp. 1-240.

- Stevanović V, Tan K, Iatrou G (2003) Distribution of the endemic Balkan flora on serpentine I. - Obligate serpentine endemics. *Plant systematics and evolution* 242(1-4): 149-170.
- Stevenson FJ (1994) *Humus chemistry: Genesis, composition, reactions*. John Wiley & Sons, USA. pp. 1-496.
- Stjepanović L, Ćorović M, Pavlović S (1970) Prilog proučavanju ekologije *Seseli rigidum* W.K. - devesilje, s naročitim osvrtom na količinu i kvalitet etarskog ulja. *Glasnik botaničkog zavoda i bašte Univerziteta u Beogradu* 5(1-4): 115-123.
- Stojković S, Petrović S, Kukić J, Džamić A, Ristić M, Milenković M, Glamočlija J, Soković M, Stojković D (2009) Chemical composition and antimicrobial and antioxidant activity of *Seseli rigidum* flower essential oil. *Chemistry of natural compounds* 45(2): 253-256.
- Strauss SY, Boyd RS (2011) Herbivory and other cross-kingdom interactions on harsh soils. *u: Harrison SP, Rajakaruna N (Ur.) Serpentine: Evolution and ecology of a model system*. University of California Press, Berkeley, California, USA. pp. 181-199.
- Stribley DP, Tinker PB, Rayner JH (1980) Relation of internal phosphorus concentration and plant weight in plants infected by vesicular-arbuscular mycorrhizas. *New phytologist* 86(3): 261-266.
- Šavikin-Fodulović KP, Zdunić GM, Tasić SR (2006) Essential oil of *Seseli rigidum* Waldst. et Kit. var. *rigidum*. *Journal of essential oil research* 18(2): 156-157.
- Šilić Č (1984) *Endemične biljke*. Svjetlost, Sarajevo. p. 97.
- Taiz L, Zeiger E (2010) *Plant physiology*. Sinauer Associates, Inc, USA. pp. 1-782.
- Tatić B, Veljović V (1982) Potreba za reviziju termina serpentinofit. *Glasnik republičkog zavoda za zaštitu prirode i Prirodnjačkog muzeja Titograd* 15: 163-169.
- Tatić B, Veljović V (1992) Distribution of serpentinized massives on the Balkan Peninsula and their ecology. *u: Roberts B, Proctor J (Ur.) The ecology of areas with serpentinized rocks*. Kluwer Academic Publishers, NL. pp. 199-215.
- Thomas DC, Weigend M, Hilger HH (2008) Phylogeny and systematics of *Lithodora* (Boraginaceae-Lithospermeae) and its affinities to the monotypic genera

- Mairetis*, *Halacsya* and *Paramoltkia* Based on ITS1 and *trnL_{UAA}*-sequence data and morphology. *Taxon* 57(1): 79-97.
- Thomé OW (1885) *Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*. Gera, Germany.
- Timotijević S (1994) Kora raspadanja na prostoru Brđani – G. Gorevnica kod Čačka. *Radovi Geoinstituta* 30: 125-133.
- Tsiripidis I, Papaioannou A, Sapounidis V, Bergmeier E (2010) Approaching the serpentine factor at a local scale – a study in an ultramafic area in northern Greece. *Plant and soil*, 329(1-2): 35-50.
- Turitzin SN (1982) Nutrient limitation to plant growth in a California serpentine grassland. *American midland naturalist* 107(1): 95-99.
- Turnau K, Mesjasz-Przybylowicz J (2003) Arbuscular mycorrhiza of *Berkheya coddii* and other Ni-hyperaccumulating members of Asteraceae from ultramafic soils in South Africa. *Mycorrhiza* 13(4): 185-190.
- Turner TL, Bourne EC, Von Wettberg EJ, Hu TT, Nuzhdin SV (2010) Population resequencing reveals local adaptation of *Arabidopsis lyrata* to serpentine soils. *Nature genetics* 42(3): 260-263.
- Tutin T, Heywood V, Burges N, Moore D, Valentine D, Walters S, Webb D (1964-80) *Flora Europaea*, 5 volumes. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Twiss RJ, Moores EM (1992) *Structural geology*. Freeman, New York, USA. pp. 1-532.
- Van der Ent A, Baker AM, Reeves R, Pollard AJ, Schat H (2013) Hyperaccumulators of metal and metalloid trace elements: Facts and fiction. *Plant and soil* 362(1-2): 319-334.
- Verheye W, Ameryckx J (1984) Mineral fractions and classification of soil texture. *Pedologie* 2: 215-225.
- Vicić D, Jakovljević K, Kuzmanović N, Batanjski V, Stevanović B, Stevanović V (2011) Serpentine of the central Balkans: a retrospective and ongoing research, *u: Book of abstracts: 7th International Conference on serpentine ecology*, Coimbra, Portugal, p. 136.

- Vicić DD, Stoilković MM, Ninkov JM, Bojat NČ, Sabovljević MS, Stevanović BM (2014a) Dynamics of soil chemistry in different serpentine habitats from Serbia. *Journal of the Serbian chemical society*. doi:10.2298/JSC130917028V.
- Vicić DD, Stoilković MM, Bojat NČ, Sabovljević SM, Stevanović BM (2014b) Physiological tolerance mechanisms of serpentine tolerant plants from Serbia. *Revue d'Écologie (Terre et Vie)* 69(3): 185-195.
- Vierheilig H, Schweiger P, Brundrett M (2005) An overview of methods for the detection and observation of arbuscular mycorrhizal fungi in roots. *Physiologia plantarum* 125(4): 393-404.
- Vogel J (2008) Unique aspects of the grass cell wall. *Current opinion in plant biology* 11(3): 301-307.
- Vukičević E (1970) *Cheilanthes marantae* (L.) Domin. *u: M. Josifović (Ur.) Flora SR Srbije 1. Srpska akademija nauka i umetnosti, Beograd.* p. 81.
- Walker RB (1954) The ecology of serpentine soils. II. Factors affecting plant growth on serpentine soils. *Ecology* 35 (2): 259-266.
- Wallace A, Jones MB, Alexander GV (1982) Mineral composition of native woody plants growing on a serpentine soil in California. *Soil science* 134(1): 42-44.
- Warren CR (2008) Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: the forgotten role of the internal conductance to CO₂ transfer. *Journal of experimental botany* 59(7): 1475-1487.
- Whittaker RH (1954) The ecology of serpentine soils. *Ecology* 35(2): 258-288.
- Willows RD (2007) Chlorophylls. *u: Goodman RM (Ur.) Encyclopedia of plant and crop science.* CRC Press. pp. 258-262.
- Wolf AT, Thorp R (2011) Plant–pollinator interactions in naturally fragmented habitats, *u: Harrison SP, Rajakaruna N (Ur.) Serpentine: Evolution and ecology of a model system.* University of California Press, Berkeley, California, USA. pp. 275-308.
- Wulder M (2007) A practical guide to the use of selected multivariate statistics. *Pristupljeno 15. januar, 2014.* <http://www.psych.yorku.ca/lab/psy6140/DataScreeningChecklist.pdf>

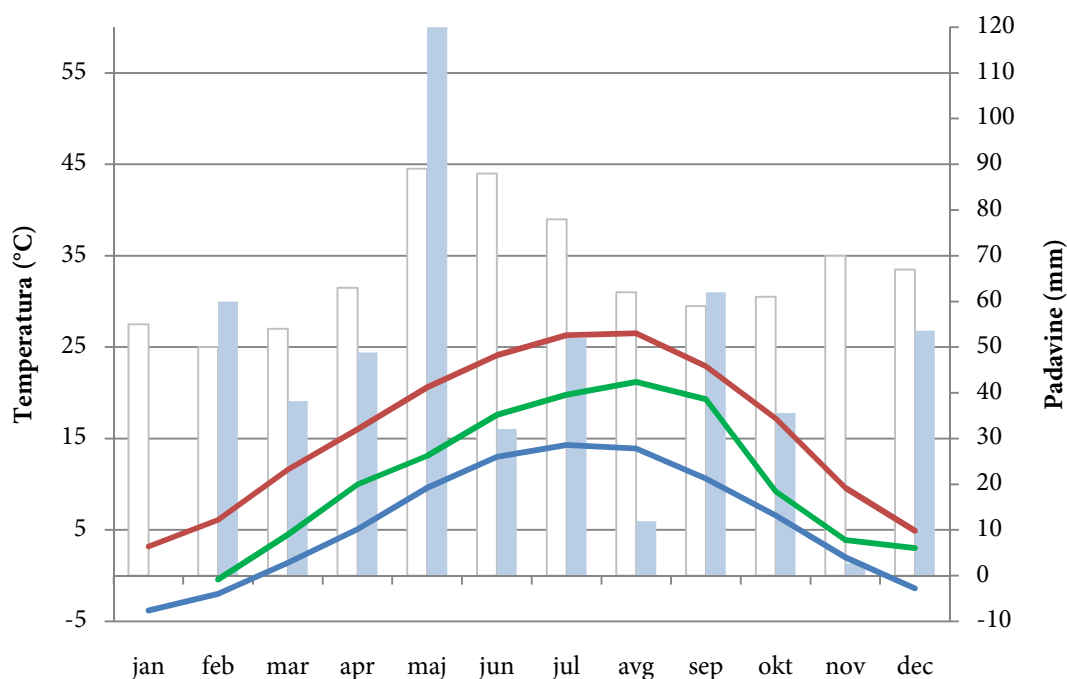
Young AJ (1991) The photoprotective role of carotenoids in higher plants. *Physiologia plantarum* 83(4): 702-708.

Zeien HU, Brümmer G (1989) Chemische Extraktion zur Bestimmung von Schwermetallbindungsformen in Böden. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 59(1): 505-510.

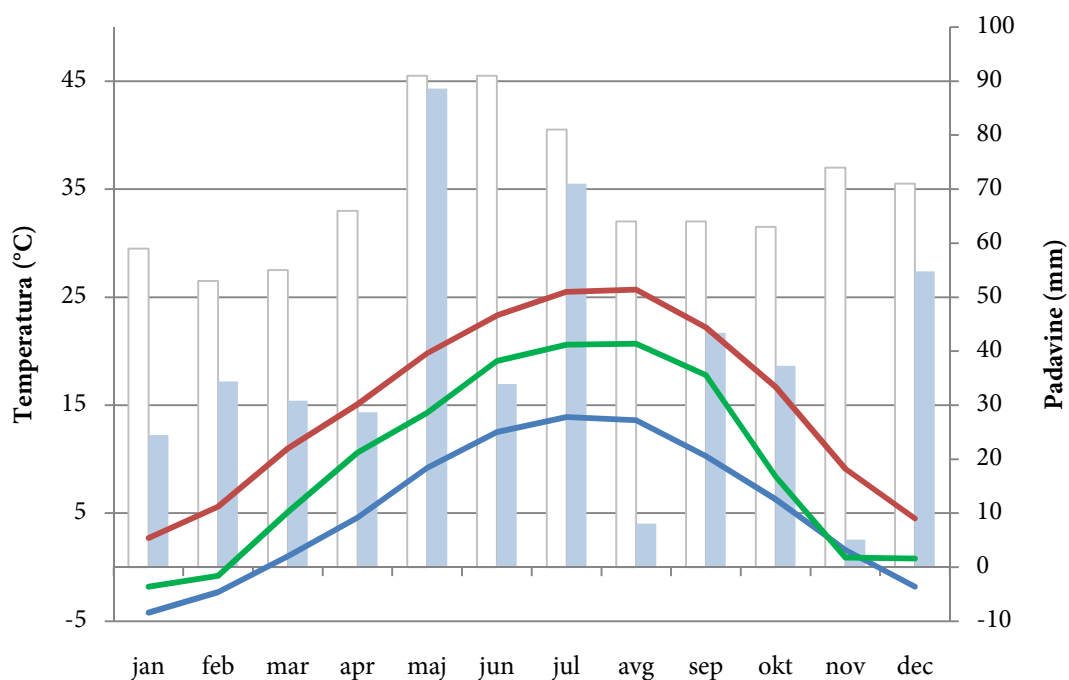
Zhenyi H, Richter H, Sparovek G, Schnug E (2004) Physiological and biochemical effects of rare earth elements on plants and their agricultural significance: A Review. *Journal of plant nutrition* 27(1): 183-184.

8 PRILOZI

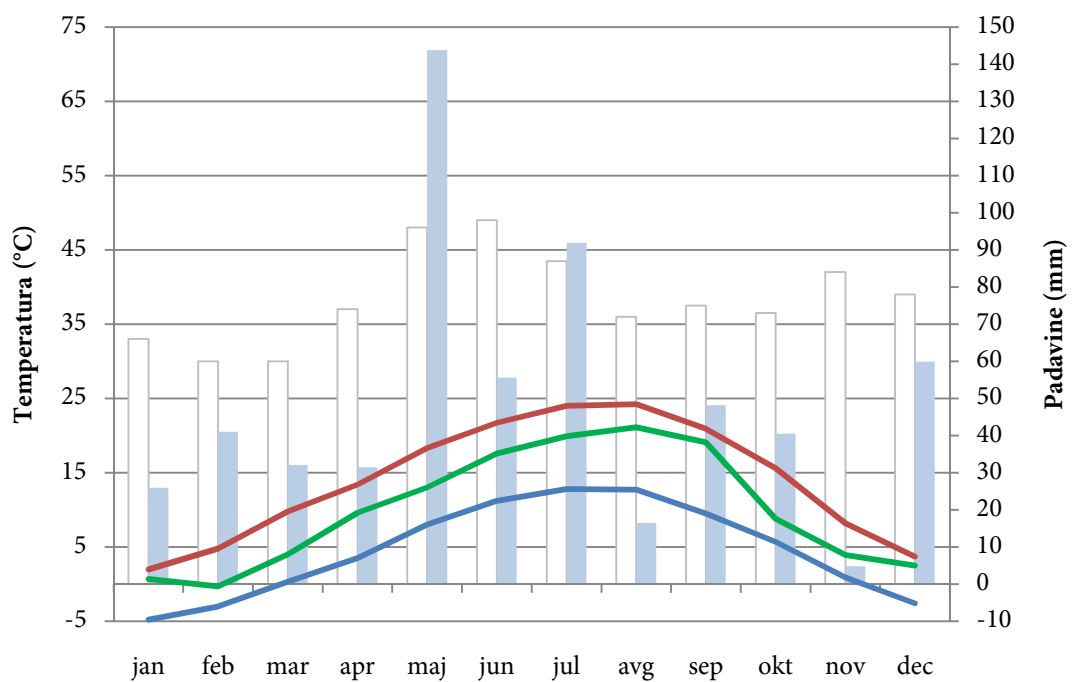
Prilog 1. Klima dijagram i srednje mesečne temperature i količine padavina za lokalitet Brđanska klisura, za 2011. godinu, sa merne stanice *Rudnik-planina* Republičkog Hidrometeorološkog Zavoda, 700 mnv, N 44° 08', E 20° 31'; Zelena linija – prosečna mesečna temperatura (nedostaje podatak za januar), Plavi stub – prosečna mesečna suma padavina (nedostaje podatak za januar); Suma padavina za 2011. godinu = 516,9 mm, (prema Klimatološki podaci za 2011. godinu, RHMZ, Beograd 2012). Podaci za klima dijagram prema (Hijmans et al., 2005); lokacija N 43°51', E 19° 35'; 677 mnv; Crvena linija – prosečne maksimalne temperature, Plava linija – prosečne minimalne mesečne temperature, Beli stub – prosečna mesečna suma padavina.



Prilog 2. Klima dijagram i srednje mesečne temperature i količine padavina za lokalitet Ovčar Banja, podaci za 2011. godinu, sa merne stanice *Požega* Republičkog Hidrometeorološkog Zavoda, 310 mnv, N 43° 50', E 20° 2'; Zelena linija – prosečna mesečna temperatura, Plavi stub – prosečna mesečna suma padavina; Suma padavina za 2011. godinu = 460,6 mm, prema Klimatološki podaci za 2011. godinu, RHMZ, Beograd 2012). Podaci za klima dijagram prema (Hijmans et al., 2005); lokacija N 43°54', E 20° 11'; 432 mnv; Crvena linija – prosečne maksimalne temperature, Plava linija – prosečne minimalne mesečne temperature, Beli stub – prosečna mesečna suma padavina.



Prilog 3. Klima dijagram i srednje mesečne temperature i količine padavina za lokalitete klisura Đetinje i Ravnik, podaci za 2011. godinu, sa merne stanice *Užice* Republičkog Hidrometeorološkog Zavoda, 833 mnv, N 43° 53', E 19° 50'; Zelena linija – prosečna mesečna temperatura, Plavi stub – prosečna mesečna suma padavina; Suma padavina za 2011. godinu = 591,7 mm, prema Klimatološki podaci za 2011. godinu, RHMZ, Beograd 2012). Podaci za klima dijagram prema (Hijmans et al., 2005); lokacija N 43°51', E 19° 35'; 677 mnv; Crvena linija – prosečne maksimalne temperature, Plava linija – prosečne minimalne mesečne temperature, Beli stub – prosečna mesečna suma padavina.



Prilog 4. Fizičko-hemijske odlike zemljišta: Granulometrijski sastav zemljišta; pH vrednost, slobodni kalcijum karbonat, sadržaj organske supstance, vodni kapacitet i kapacitet razmene katjona (CEC); Sadržaj fosfora, kalijuma, azota, ugljenika, sumpora, ukupnog organskog ugljenika, C:N odnos i kapacitet razmene katjona; srednja vrednost \pm standardna greška.

	glina %	prah %	pesak-sitan %	pesak-krupan %
Brdanska klisura	7,8 \pm 3,9	21,7 \pm 7,6	33,1 \pm 4,2	37,4 \pm 7,3
Ravnik	9,9 \pm 2	10,9 \pm 1,1	21,9 \pm 0,9	57,4 \pm 4
Klisura Đetinje	5,3 \pm 0,3	17,8 \pm 0,2	29,7 \pm 2,4	47,2 \pm 2,8
Ovčar Banja	7,1 \pm 0,9	26,6 \pm 4,2	41,5 \pm 1,5	24,8 \pm 6,5

	pH-KCl	pH-H ₂ O	CaCO ₃ (%)	org. supst. (%)	Vodni kapacitet (%)	CEC cmol+/kg
Brdanska klisura	6,2 \pm 0,2	7 \pm 0,2	0,6 \pm 0,1	7,4 \pm 2	93,5 \pm 9,5	6,06 \pm 1,56
Ravnik	6,2 \pm 0,3	7 \pm 0,4	0,5 \pm 0,1	9 \pm 1,9	109,6 \pm 2,2	3,96 \pm 0,62
Klisura Đetinje	6,5 \pm 0,1	7,2 \pm 0,1	0,5 \pm 0,05	3,7 \pm 0,5	70,4 \pm 2,2	4,39 \pm 0,5
Ovčar Banja	7,1 \pm 0,2	7,8 \pm 0,3	14,7 \pm 8,2	5 \pm 1,3	71 \pm 3,2	8,15 \pm 1,66

	P ₂ O ₅ mg/100 g	K ₂ O mg/100 g	N %	C %	S %	TOC %	C:N
BR	2,5 \pm 0,4	17,1 \pm 2,7	0,526 \pm 0,091	5,31 \pm 1,41	0,092 \pm 0,003	5,15 \pm 1,45	9,70 \pm 1,18
RA	4,2 \pm 1,5	17,4 \pm 2,8	0,543 \pm 0,172	12,63 \pm 5,69	0,154 \pm 0,045	12,55 \pm 5,66	20,85 \pm 3,95
DJ	2,0 \pm 0,3	6,8 \pm 0,4	0,215 \pm 0,036	1,92 \pm 0,23	0,070 \pm 0,003	1,87 \pm 0,23	9,03 \pm 0,54
OB	3,2 \pm 0,3	13,2 \pm 2,1	0,342 \pm 0,076	5,99 \pm 2,84	0,091 \pm 0,006	3,00 \pm 0,75	15,58 \pm 4,47

Prilog 5. Sadržaj metala u sedam frakcija zemljišta; mg kg⁻¹;
srednja vrednost ± standardna greška; n.d. – nije detektovan.

Al	F1-Al	F2-Al	F3-Al	F4-Al	F5-Al	F6-Al	F7-Al
BR	n.d.	4,83±1,34	1,7±1,7	68,1±6	2 104±123	1 369±321	6 616±1 954
RA	n.d.	1,43±0,72	5,0±2,9	46,8±12,6	739±113	1 113±218	4 377±633
DJ	n.d.	0,82±0,82	n.d.	31,9±7,5	1 110±457	828±366	4 623±2 252
OB	n.d.	1,22±1,22	n.d.	59,6±7,3	1 920±443	2 642±45	7 288±1 631

Ba	F1-Ba	F2-Ba	F3-Ba	F4-Ba	F5-Ba	F6-Ba	F7-Ba
BR	12,65±5,66	3,78±1,73	7,13±2,22	0,82±0,30	15,29±5,45	9,55±4,28	12,78±5,75
RA	14,31±2,03	4,60±0,53	3,17±0,80	0,72±0,22	3,58±0,99	3,63±0,90	9,16±4,05
DJ	3,05±0,61	1,12±0,06	4,22±0,45	0,27±0,07	5,24±1,50	3,68±1,28	7,08±0,68
OB	40,57±6,10	14,49±1,04	8,92±2,30	0,92±0,07	3,65±0,68	4,63±0,27	36,67±4,31

Ca	F1-Ca	F2-Ca	F3-Ca	F4-Ca	F5-Ca	F6-Ca	F7-Ca
BR	1 256±321	265±89	80±33	66±22	43±6,3	564±183	3 497±341
RA	2 893±1 115	897±408	268±131	175±80	41±9,9	214±52	1 341±940
DJ	582±40	92±8,0	28±1,1	28±4,0	39±5,4	439±102	275±13
OB	5 841±1 411	13 668±6 977	15 322±10 637	8 385±6 607	46±7,0	598±56	52 227±34 845

Co	F1-Co	F2-Co	F3-Co	F4-Co	F5-Co	F6-Co	F7-Co
BR	n.d.	n.d.	60,3±3,4	51,1±8,3	27,0±7,9	9,3±2,7	60,1±12,2
RA	n.d.	n.d.	13,3±10,2	24,2±6,0	15,8±5,8	9,0±0,4	55,6±2,5
DJ	n.d.	n.d.	55,2±9,9	24,1±0,43	18,7±0,3	4,6±0,5	72,5±7,7
OB	n.d.	n.d.	3,9±2,1	0,53±0,30	n.d.	3,9±0,5	17,3±2,0

Cr	F1-Cr	F2-Cr	F3-Cr	F4-Cr	F5-Cr	F6-Cr	F7-Cr
BR	n.d.	n.d.	n.d.	0,91±0,26	106,6±4,42	338±46,7	568±70,3
RA	n.d.	n.d.	n.d.	1,29±0,10	48,1±7,31	120±25,9	287±44,5
DJ	n.d.	n.d.	n.d.	0,40±0,22	48,2±25,9	135±64,7	522±299
OB	n.d.	n.d.	n.d.	0,59±0,09	16,0±4,34	26,8±6,04	19±9,4

Cu	F1-Cu	F2-Cu	F3-Cu	F4-Cu	F5-Cu	F6-Cu	F7-Cu
BR	n.d.	n.d.	n.d.	3,90±0,21	4,28±0,76	n.d.	11,5±0,58
RA	n.d.	n.d.	n.d.	3,70±0,54	2,30±0,79	n.d.	7,7±1,2
DJ	n.d.	n.d.	n.d.	2,53±0,22	2,56±0,56	n.d.	9,64±2,7
OB	n.d.	n.d.	n.d.	16,2±2,8	8,17±2,7	n.d.	10,8±2,1

Fe	F1-Fe	F2-Fe	F3-Fe	F4-Fe	F5-Fe	F6-Fe	F7-Fe
BR	n.d.	n.d.	22,6±4,9	547±33,0	9 338±347	22 643±3 513	44 524±2 332
RA	0,17±0,17	0,88±0,45	6,6±2,5	705±176	6 503±934	12 595±2 065	29 534±6 298
DJ	n.d.	n.d.	42,4±12,3	521±21,3	7 758±1 131	19 323±689	45 468±1 507
OB	1,42±1,18	0,88±0,88	32,3±12,4	427±126	4 658±775	9 821±739	4 803±2 142

Mg	F1-Mg	F2-Mg	F3-Mg	F4-Mg	F5-Mg	F6-Mg	F7-Mg
BR	2 423±513	361±89,2	65,8±4,9	20,1±4,6	3 262±776	8 162±927	108 774±28 853
RA	3 670±549	855±117	125±15,3	42,6±18,0	2 792±537	7 183±581	85 618±30 479
DJ	1 850±280	294±11,9	80,1±15,9	42,3±12,8	4 249±914	7 383±732	165 676±16 853
OB	186±47,5	112±28,0	96,7±59,3	200±117	1 298±193	2 306±280	4 266±559

Mn	F1-Mn	F2-Mn	F3-Mn	F4-Mn	F5-Mn	F6-Mn	F7-Mn
BR	22,6±15,9	23,0±14,4	645±107	176±35,7	321±13,4	115±19,0	518±75,6
RA	41,5±17,1	67,5±13,4	475±175	168±11,8	83,9±22,2	44,5±5,6	247±13,7
DJ	5,6±0,9	9,2±2,5	647±146	120±11,9	194±33,3	50,1±21,8	522±41,3
OB	7,5±2,6	36,8±4,5	419±113	25±6,1	45,2±9,2	44,7±7,9	35±17,6

Ni	F1-Ni	F2-Ni	F3-Ni	F4-Ni	F5-Ni	F6-Ni	F7-Ni
BR	6,9±3,12	14,3±3,51	54,9±11,6	142±61,4	169±8,6	321±22,6	348±103
RA	6,0±0,82	9,1±1,83	30,2±20,3	162±16,4	179±18,6	295±35,3	238±85
DJ	6,5±1,06	11,5±2,34	90,7±24,5	66,7±3,54	223±25,7	386±6,84	443±9,65
OB	3,6±0,85	4,4±1,50	12,8±2,29	11,7±5,18	18,2±1,39	48,3±10,58	n.d.

Sc	F1-Sc	F2-Sc	F3-Sc	F4-Sc	F5-Sc	F6-Sc	F7-Sc
BR	n.d.	n.d.	n.d.	1,33±0,54	4,98±1,11	1,51±0,12	6,46±0,18
RA	n.d.	n.d.	n.d.	0,26±0,09	1,50±0,35	0,96±0,12	3,11±0,52
DJ	n.d.	n.d.	n.d.	0,53±0,17	2,08±0,65	0,80±0,17	3,72±1,23
OB	n.d.	n.d.	n.d.	0,14±0,03	0,84±0,13	0,41±0,02	1,67±0,29

Sr	F1-Sr	F2-Sr	F3-Sr	F4-Sr	F5-Sr	F6-Sr	F7-Sr
BR	4,68±1,48	0,99±0,41	1,00±0,11	0,13±0,04	0,38±0,01	n.d.	6,99±1,38
RA	4,87±1,50	1,63±0,52	0,93±0,12	0,24±0,10	n.d.	n.d.	5,95±1,36
DJ	2,05±0,22	0,46±0,05	0,70±0,05	0,07±0,01	0,13±0,13	0,13±0,13	5,58±0,59
OB	5,70±0,67	7,14±3,07	7,75±4,71	4,34±3,08	0,25±0,13	0,13±0,13	30,7±10,26

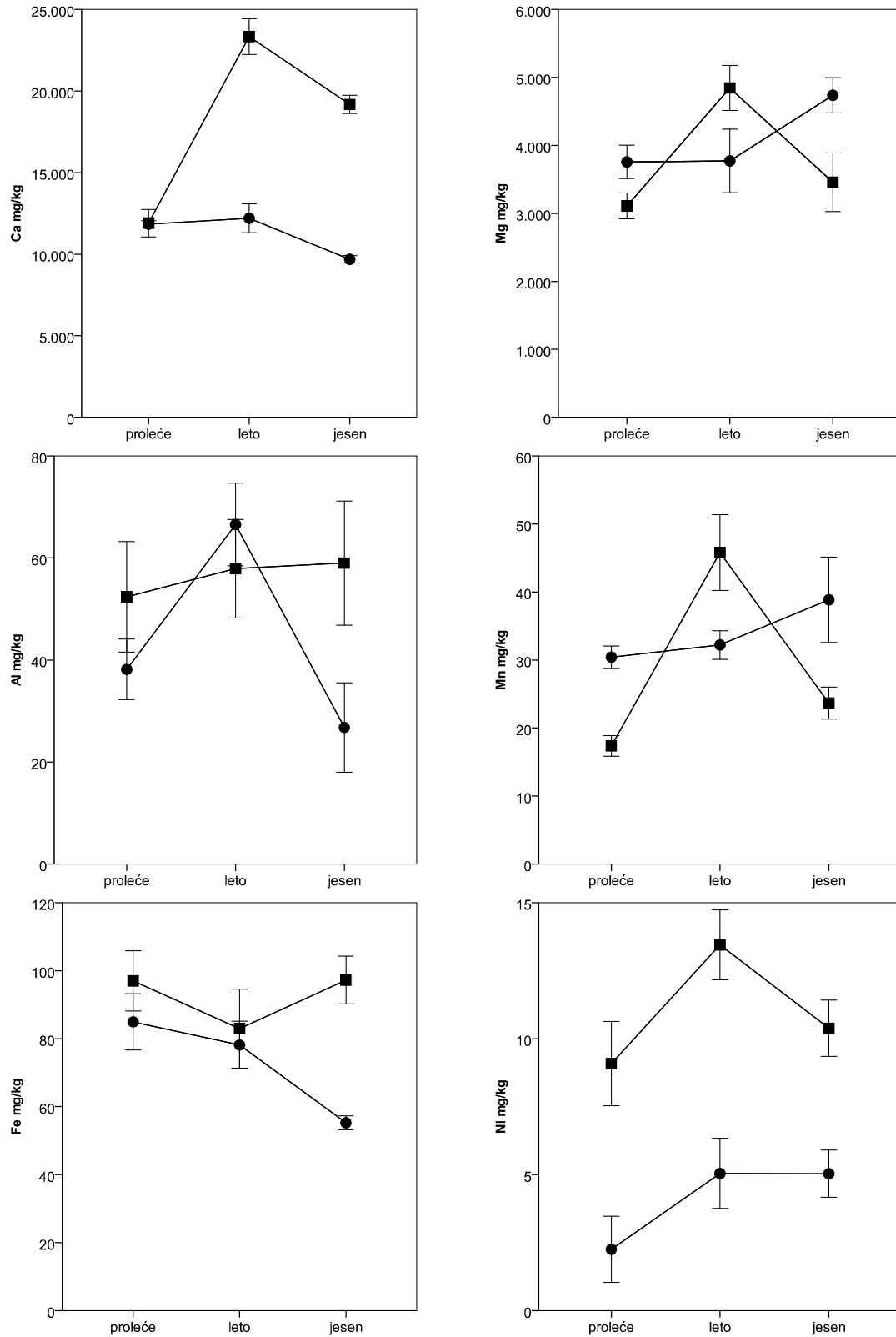
Ti	F1-Ti	F2-Ti	F3-Ti	F4-Ti	F5-Ti	F6-Ti	F7-Ti
BR	n.d.	n.d.	n.d.	1,25±0,03	12,20±0,75	33,4±9,51	23,7±14,4
RA	n.d.	n.d.	n.d.	1,63±0,15	8,98±1,17	25,9±5,99	35,8±25,5
DJ	n.d.	n.d.	n.d.	1,09±0,22	9,79±4,60	28,9±12,1	14,4±10,7
OB	n.d.	n.d.	n.d.	2,76±0,39	33,3±1,64	69,8±3,51	n.d.

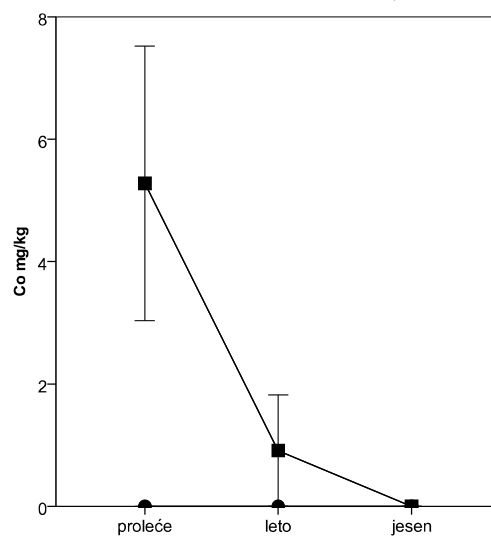
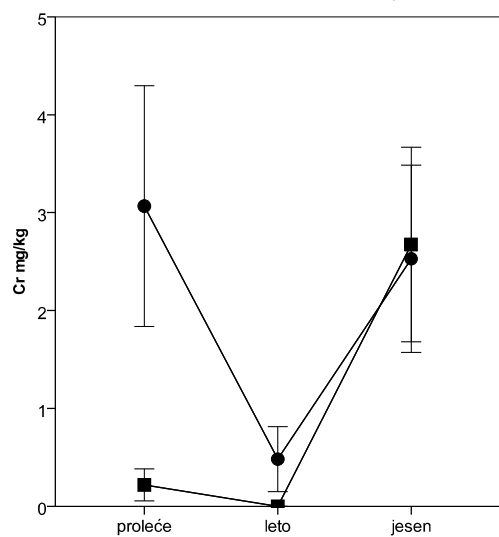
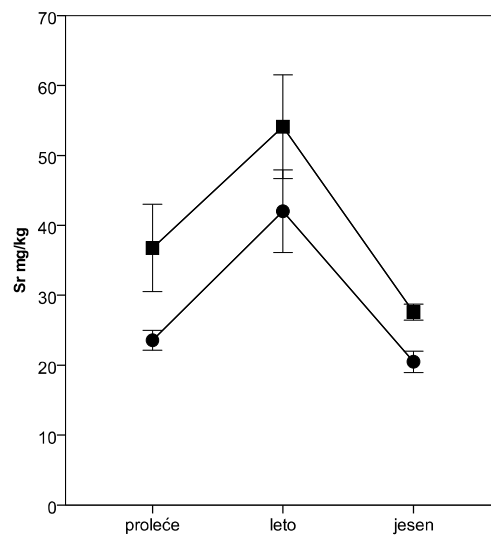
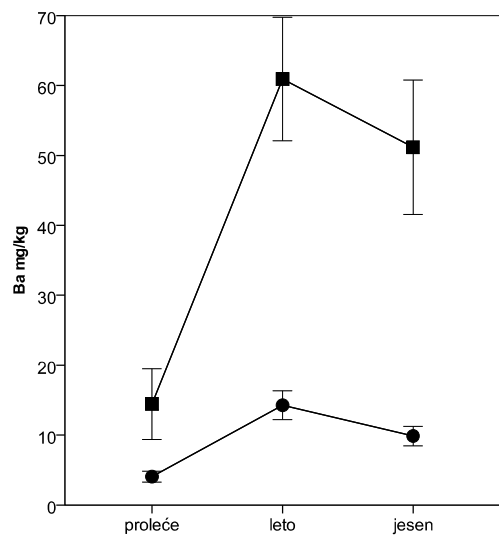
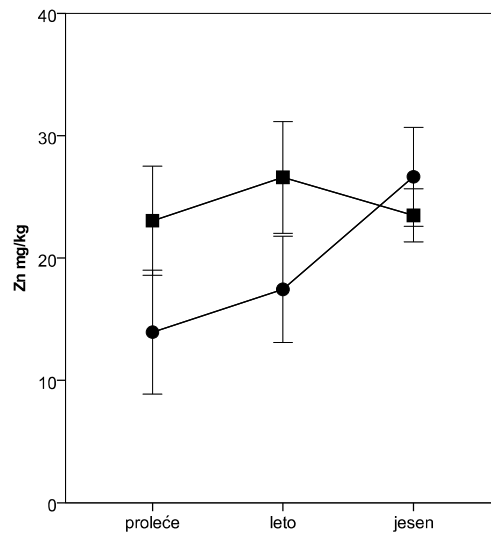
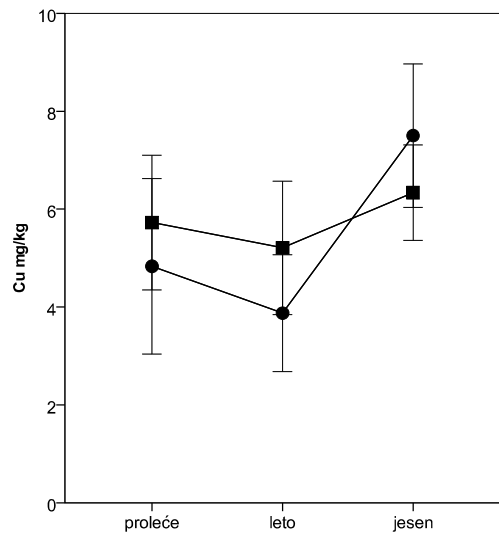
Zn	F1-Zn	F2-Zn	F3-Zn	F4-Zn	F5-Zn	F6-Zn	F7-Zn
BR	n.d.	n.d.	n.d.	4,57±1,59	24,8±4,73	13,8±1,15	65±5,58
RA	n.d.	n.d.	n.d.	10,63±2,96	14,8±2,04	18,2±4,43	50,1±7,35
DJ	n.d.	n.d.	n.d.	1,61±0,54	16,3±1,54	7,8±1,0	50±13,7
OB	n.d.	10±4	22±7	27,6±13,6	68,7±28,79	54,1±11,5	42,8±10,2

Prilog 6. Sezonska dinamika sadržaja Ca, Mg, Al, Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Ba, Sr, Cr i Co u listovima

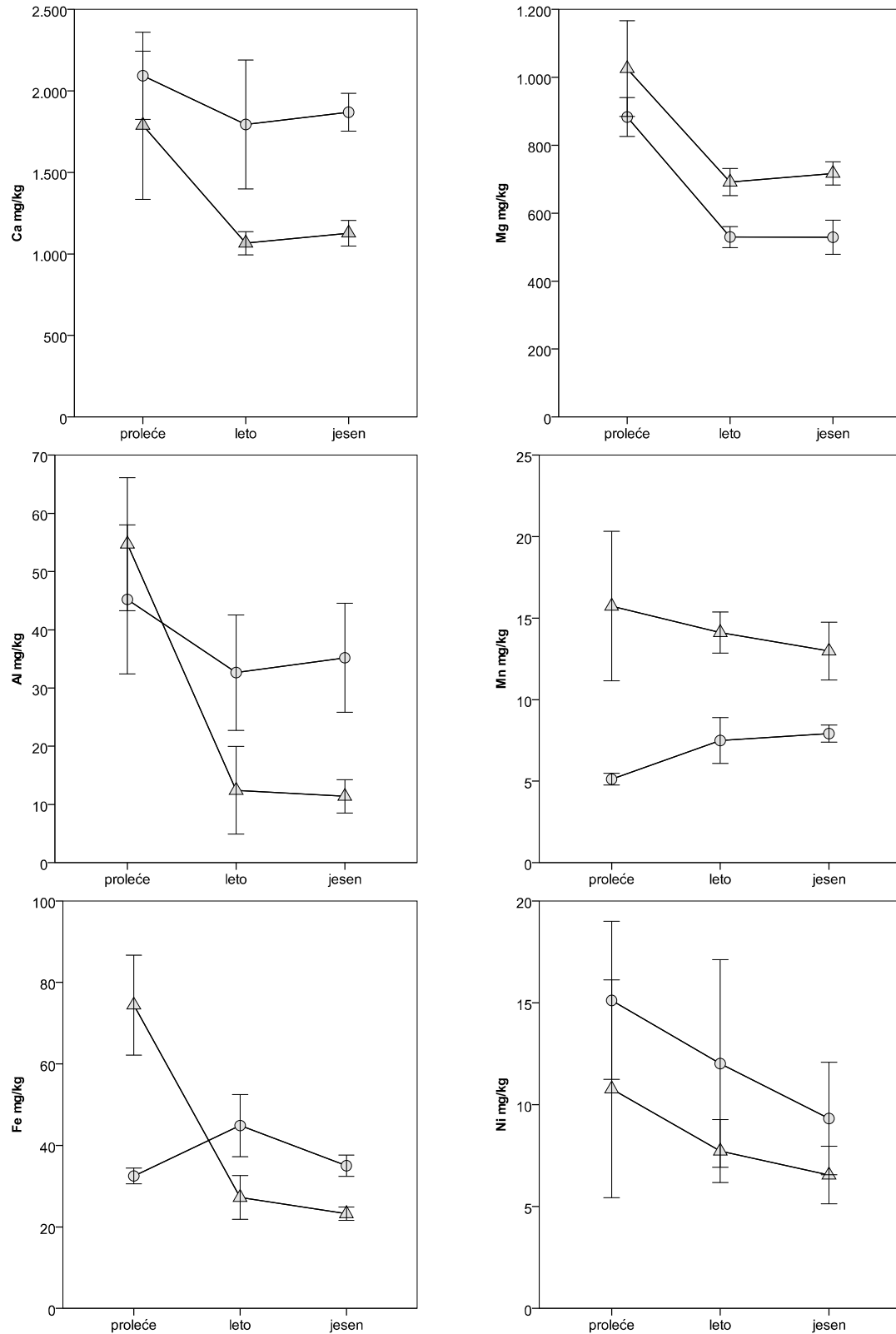
Halacsya sendtneri; ● – Brđanska klisura, ■ – Ravnik; mg kg⁻¹;

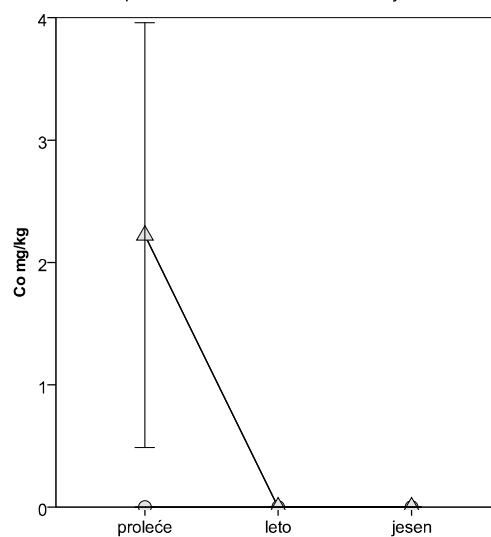
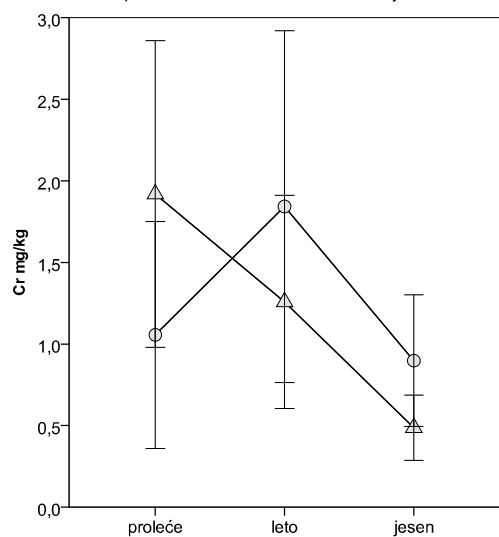
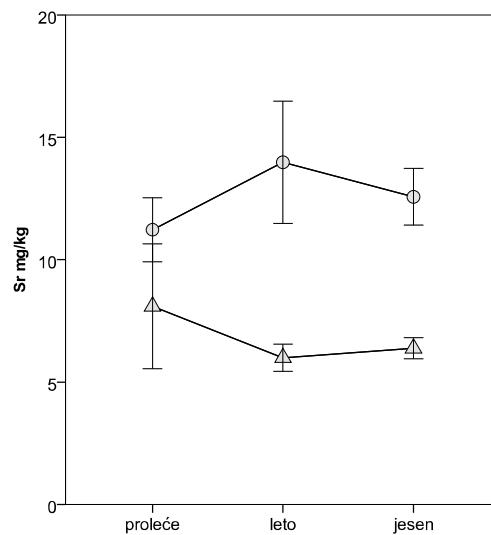
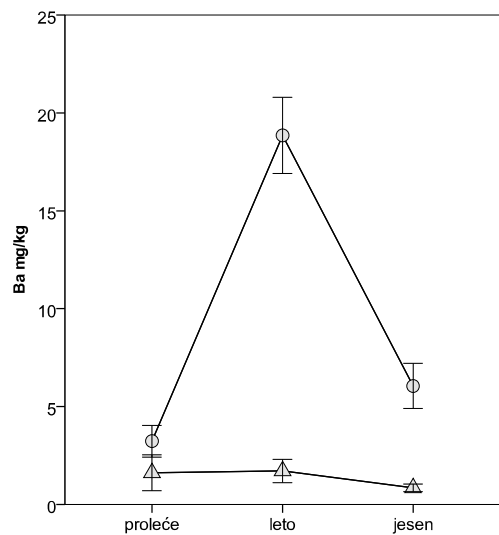
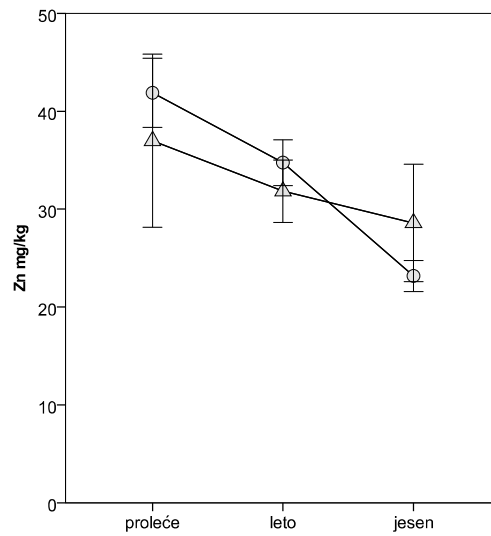
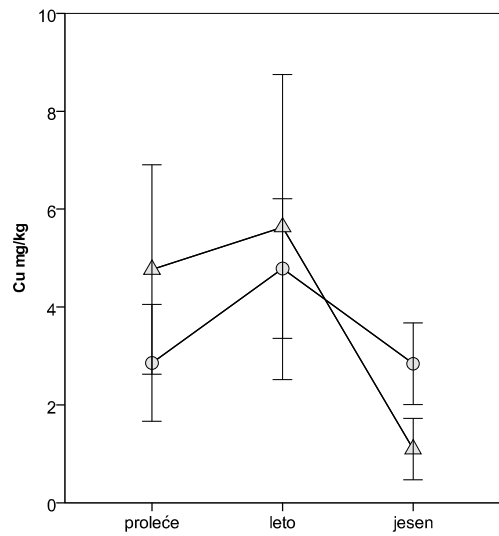
srednja vrednost. ± standardna greška.





Prilog 7. Sezonska dinamika sadržaja Ca, Mg, Al, Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Ba, Sr, Cr i Co u drškama listova *Cheilanthes marantae*; ● – Brđanska klisura, ▲ – Klisura Đetinje; mg kg⁻¹; srednja vrednost ± standardna greška.

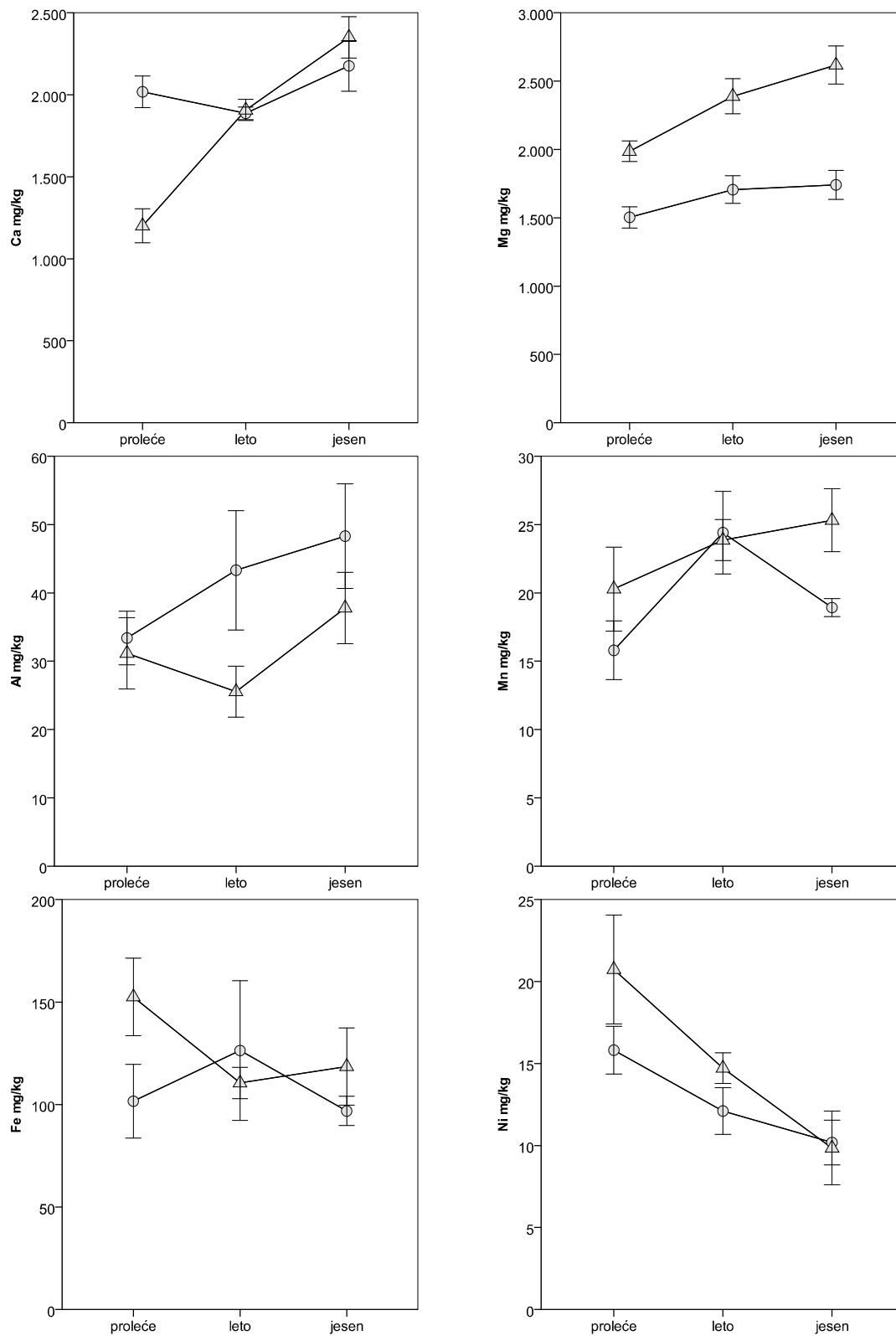


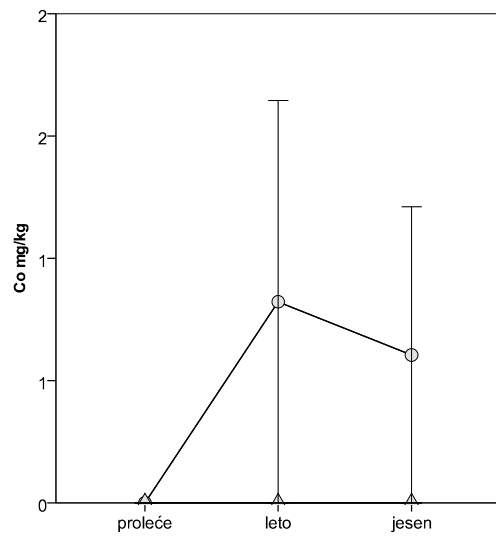
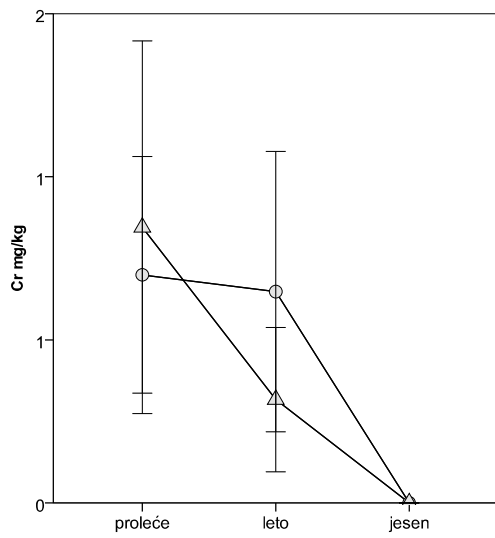
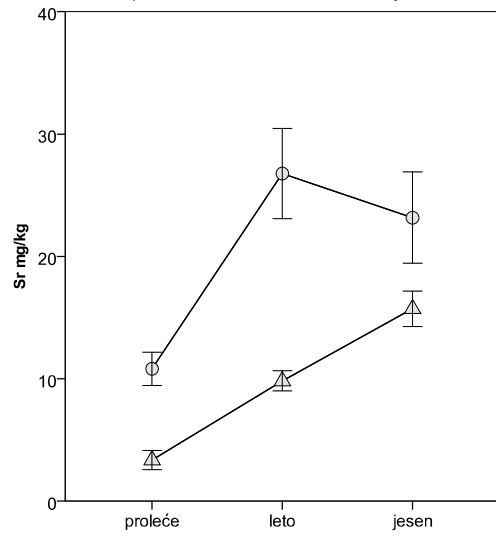
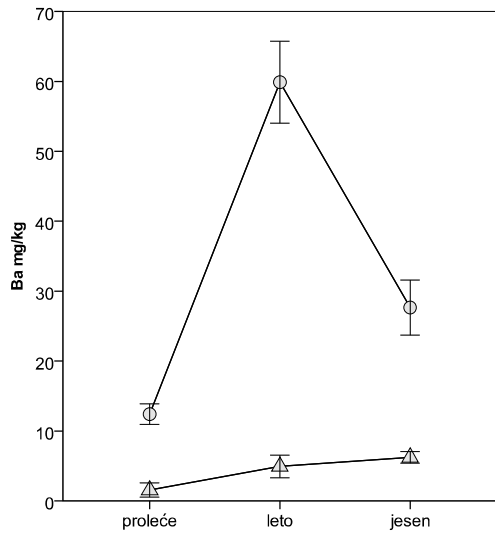
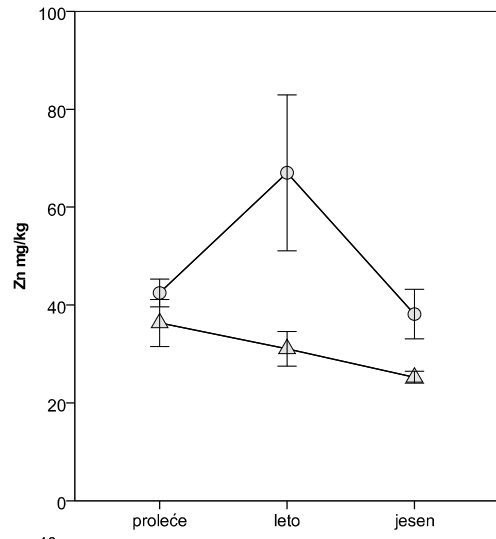
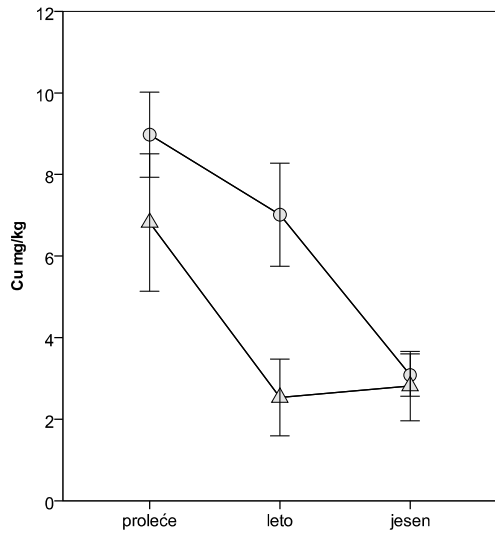


Prilog 8. Sezonska dinamika sadržaja Ca, Mg, Al, Mn, Fe, Ni, Cu, Zn, Ba, Sr, Cr i Co u liskama

Cheilanthes marantae; ● – Brđanska klisura, ▲ – Klisura Đetinje; mg kg⁻¹;

srednja vrednost ± standardna greška.

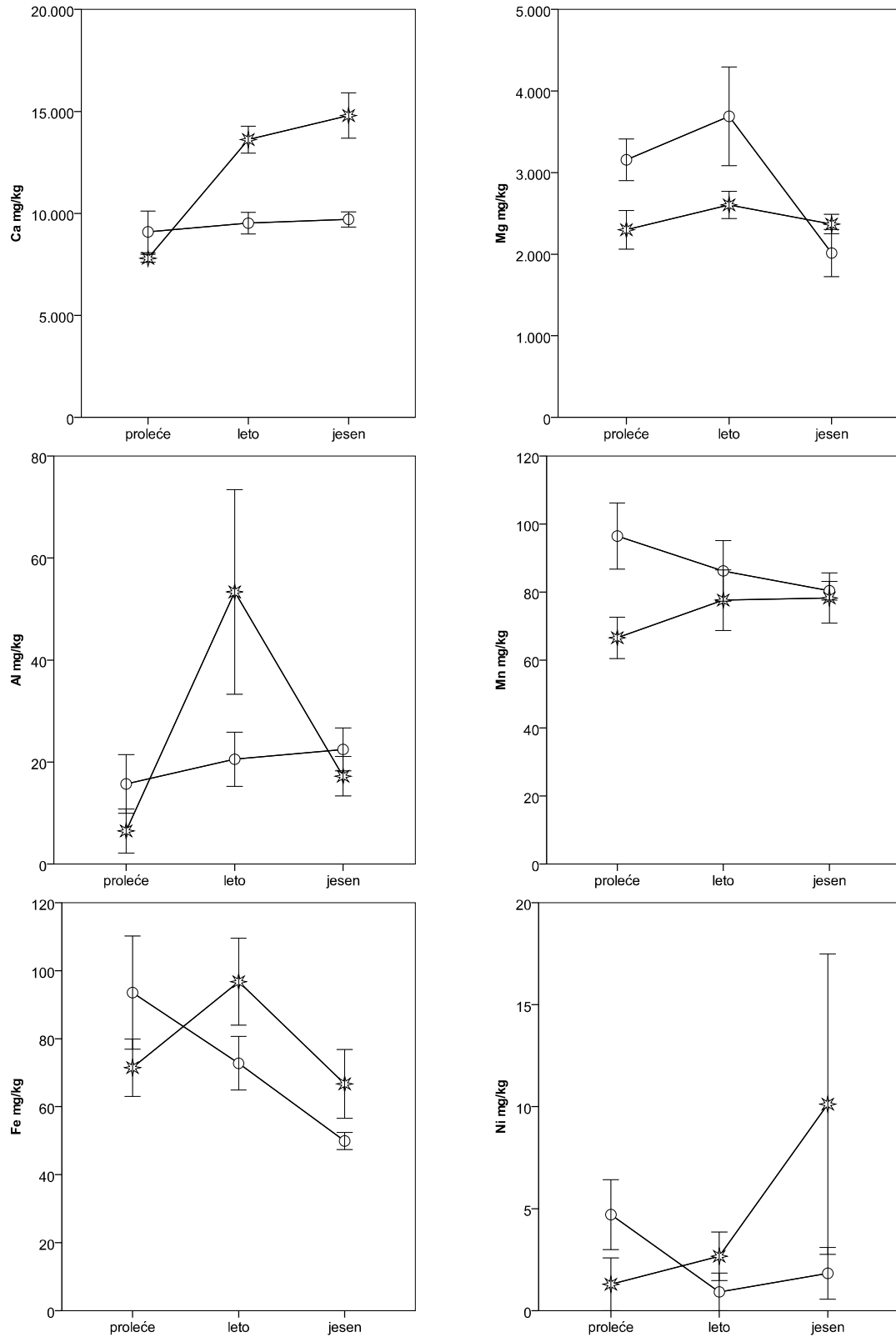


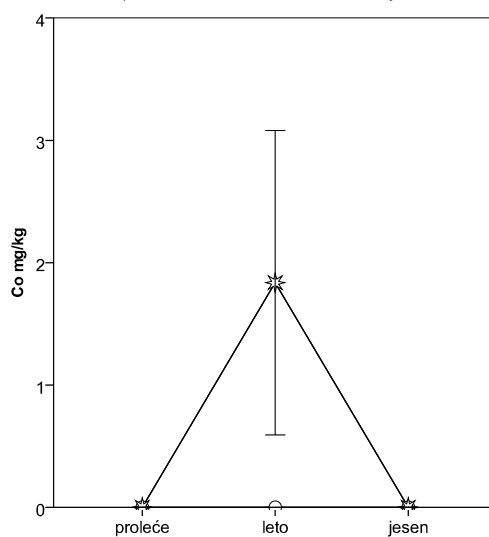
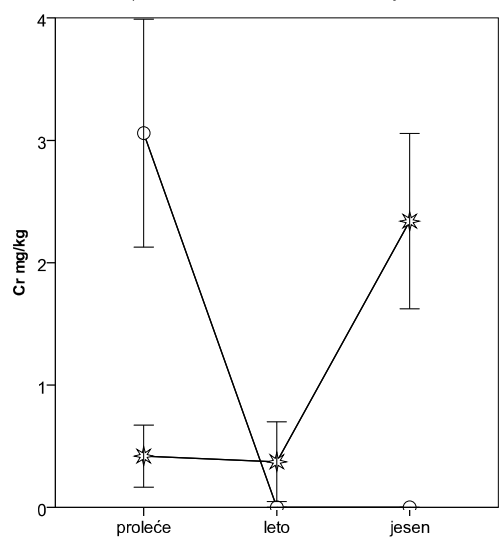
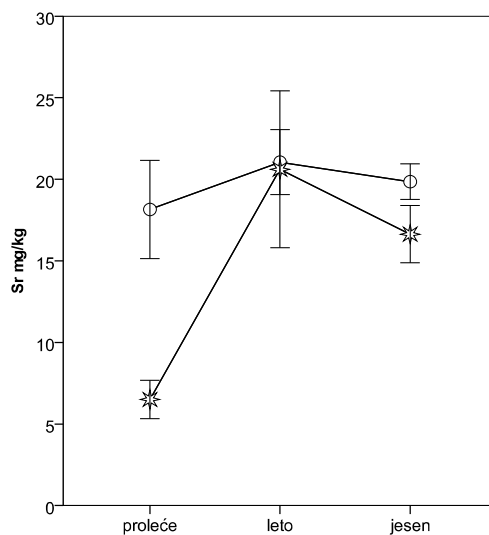
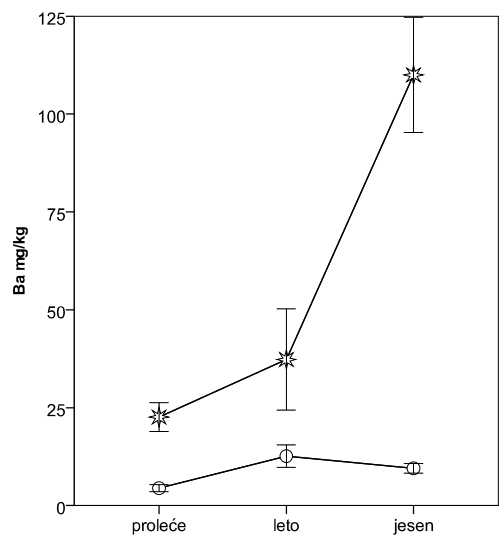
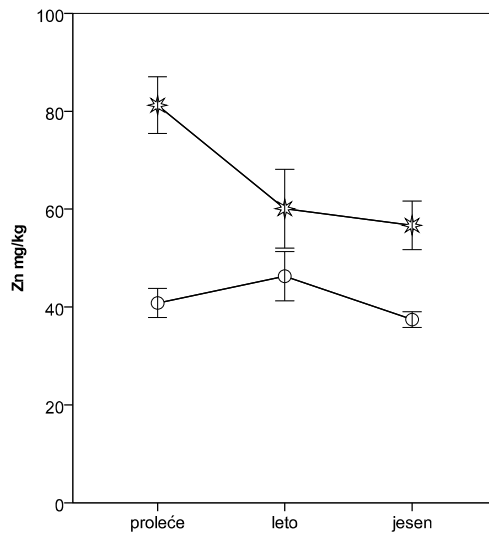
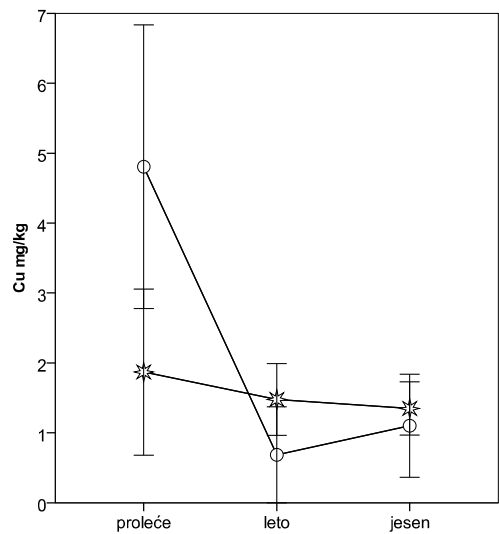


Prilog 9. Sezonska dinamika sadržaja Ca, Mg, Fe, Mn, Ba, Zn, Cu, Al, Sr, Cr, Ni i Co u listovima

Seseli rigidum; ○ – Brđanska klisura, ☆ – Ovčar Banja;

mg kg⁻¹; srednja vrednost ± standardna greška.





Prilog 10. Sezonska dinamika sadržaja ukupnih hlorofila, hlorofila *a*, hlorofila *b*, odnos hlorofila *a* i *b*, i ukupan sadržaj karotenoida (*x+c*) kod tri ispitane vrste ($\mu\text{g mg}^{-1}$; srednja vrednost \pm standardna greška, osim odnosa hlorofila *a/b*).

H. sendtneri

		Chl <i>a+b</i>	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Chl <i>a/b</i>	<i>x+c</i>
Brđanska klisura	proleće	8,55 \pm 0,72	6,02 \pm 0,53	2,52 \pm 0,20	2,38 \pm 0,06	1,66 \pm 0,10
	leto	6,96 \pm 0,70	4,60 \pm 0,47	2,36 \pm 0,24	1,95 \pm 0,09	1,87 \pm 0,19
	jesen	4,28 \pm 0,17	3,12 \pm 0,11	1,16 \pm 0,06	2,70 \pm 0,05	1,06 \pm 0,04
Ravnik	proleće	13,57 \pm 0,75	9,73 \pm 0,59	3,84 \pm 0,17	2,53 \pm 0,06	2,03 \pm 0,15
	leto	7,56 \pm 0,44	5,15 \pm 0,28	2,41 \pm 0,17	2,15 \pm 0,05	1,83 \pm 0,10
	jesen	5,21 \pm 0,17	3,67 \pm 0,08	1,54 \pm 0,14	2,45 \pm 0,19	1,29 \pm 0,09

C. marantae

		Chl <i>a + b</i> $\mu\text{g mg}^{-1}$	Chl <i>a</i> $\mu\text{g mg}^{-1}$	Chl <i>b</i> $\mu\text{g mg}^{-1}$	<i>x + c</i> $\mu\text{g mg}^{-1}$	Chl <i>a/b</i>
Brđanska klisura	proleće	4,86 \pm 0,42	3,31 \pm 0,33	1,54 \pm 0,10	1,17 \pm 0,06	2,13 \pm 0,11
	leto	1,17 \pm 0,15	0,63 \pm 0,13	0,54 \pm 0,04	0,35 \pm 0,08	1,17 \pm 0,22
	jesen	0,74 \pm 0,04	0,31 \pm 0,03	0,43 \pm 0,01	0,18 \pm 0,02	0,71 \pm 0,07
Klisura Đetinje	proleće	7,07 \pm 0,94	4,85 \pm 0,70	2,22 \pm 0,25	1,29 \pm 0,16	2,16 \pm 0,11
	leto	0,82 \pm 0,30	0,41 \pm 0,19	0,41 \pm 0,11	0,25 \pm 0,12	0,88 \pm 0,16
	jesen	0,65 \pm 0,07	0,28 \pm 0,04	0,38 \pm 0,03	0,16 \pm 0,02	0,72 \pm 0,08

S. rigidum

		Chl <i>a + b</i> $\mu\text{g mg}^{-1}$	Chl <i>a</i> $\mu\text{g mg}^{-1}$	Chl <i>b</i> $\mu\text{g mg}^{-1}$	<i>x + c</i> $\mu\text{g mg}^{-1}$	Chl <i>a/b</i>
Brđanska klisura	proleće	5,65 \pm 0,28	4,08 \pm 0,21	1,57 \pm 0,09	1,11 \pm 0,06	2,60 \pm 0,09
	leto	5,00 \pm 0,27	3,50 \pm 0,16	1,50 \pm 0,11	1,22 \pm 0,04	2,36 \pm 0,09
	jesen	3,10 \pm 0,31	2,12 \pm 0,20	0,98 \pm 0,11	0,98 \pm 0,11	2,18 \pm 0,06
Ovčar Banja	proleće	4,45 \pm 1,05	3,03 \pm 0,72	1,42 \pm 0,33	0,76 \pm 0,16	2,12 \pm 0,04
	leto	4,75 \pm 0,34	3,24 \pm 0,22	1,52 \pm 0,12	1,01 \pm 0,04	2,14 \pm 0,07
	jesen	3,12 \pm 0,31	2,12 \pm 0,22	1,00 \pm 0,10	0,83 \pm 0,07	2,12 \pm 0,04

Prilog 11. Sezonska dinamika intenziteta fotosinteze kod *H. sendtneri*.

Mereni parametri pri kvantifikaciji intenziteta fotosinteze: CO₂R – referentna koncentracija CO₂, CO₂D – diferencijalna koncentracija CO₂, MBR – referentna vlažnost, MBD – diferencijalna vlažnost, TC – interna temperature u kivetu, TL – temperatura lista; srednja vrednost ± standardna greška.

		CO ₂ R (ppm)	CO ₂ D (ppm)	MBR (mb)	MBD (mb)	TC (°C)	TL (°C)
	proleće	376,3±0,3	-22±0,3	15,8±0,1	5,4±0,1	25±0,1	24,1±0,1
BR	leto	376,6±0,5	-18,3±0,7	18,2±0,2	9,6±0,2	32,8±0,1	30,7±0,1
	jesen	375,6±0,6	-1,4±0,2	13,6±0,1	0,8±0,01	25,2±0,1	26,3±0,1
	proleće	383,5±0,4	-13,5±0,4	13,9±0,2	4,3±0,1	24,6±0,1	24,3±0,1
RA	leto	385,2±0,4	-13,6±0,7	20,5±0,1	4±0,2	27,3±0,1	26,7±0,1
	jesen	388,7±1	-4,1±0,4	12±0,2	1,9±0,1	27,1±0,3	28,2±0,3

Računati parametri pri kvantifikaciji intenziteta fotosinteze: CI – unutrašnja koncentracija CO₂ u kivetu, EVAP – intenzitet evaporacije (transpiracije), GS – stomaterna provodljivost, PN – intenzitet fotosinteze; srednja vrednost ± standardna greška.

		CI (ppm)	EVAP (mmol m ² s ⁻¹)	GS (mmol m ² s ⁻¹)	PN (μmol m ² s ⁻¹)
	proleće	300,2±1,1	4,5±0,1	614,3±18,4	16±0,2
BR	leto	311,3±2,4	7,7±0,2	627,1±39,7	11,4±0,6
	jesen	312±8	0,6±0,01	31,5±1,7	0,9±0,1
	proleće	312±1,5	3,8±0,1	345±16,3	9,4±0,3
RA	leto	310,6±3,1	3,5±0,2	454,2±39,7	9,6±0,5
	jesen	302,8±5,8	1,5±0,1	71,9±6,7	2,6±0,3

Prilog 12. Eigenvalues vrednosti za analizu osnovnih komponenti (PCA): Eigenvalues, procenat i kumulativni procenat varijanse objašnjen dvema komponentama, i vrednosti prianjanja (*loadings*) pojedinačnih promenljivih za komponente.

	PC 1	PC 2
Eigenvalues	7,381	5,243
Varijansa / %	46,1	32,8
Kumulativna varijansa / %	46,1	78,9
Ukupni organski ugljenik (TOC)	0,951	-0,370
organska supstanca (humus)	0,933	0,026
CEC	0,924	-0,121
S	0,914	0,085
K ₂ O	0,870	0,154
CN	0,851	0,505
P ₂ O ₅	0,799	0,202
dostupni Mg	0,751	-0,517
dostupni Cr	0,620	-0,250
vodni kapacitet	0,401	-0,168
dostupni Zn	0,165	0,986
dostupni Ca	0,144	0,969
dostupni Cu	0,035	0,965
CaCO ₃	0,064	0,963
dostupni Ni	0,244	-0,744
pH-KCl	-0,486	0,735

BIOGRAFIJA AUTORA

diplomirani biolog Dražen D. Vicić

Diplomirani biolog Dražen D. Vicić rođen je 12. februara 1980. godine u Beogradu, gde je završio osnovnu školu i gimnaziju. Biološki fakultet Univerziteta u Beogradu upisao je školske 1999/2000. godine. Studije na Fakultetu završio je sa prosečnom ocenom 8,63. Diplomirao je 2007. godine na Katedri za ekologiju i geografiju biljaka sa temom *Uticaoj endomikorize na akumulaciju kadmijuma iz kontaminiranog zemljišta u nadzemni deo suncokreta i raži*. Šestomesečno istraživanje za potrebe izrade diplomskog rada sproveo je angažmanom u laboratoriji grupe za mikrobijalnu fitopatologiju, Instituta za mikrobiologiju, Biološko-farmaceutskog fakulteta, Fridrih Šiler Univerziteta u Jeni, Nemačka. Doktorske studije na Biološkom fakultetu Univerziteta u Beogradu upisao je 2009. godine.

Od 2008. godine angažovan je kao saradnik u nastavi, zatim i kao asistent na Fakultetu za ekologiju i zaštitu životne sredine, Univerziteta *Union – Nikola Tesla* u Beogradu. Učestvovao je u realizaciji nastave iz deset predmeta na osnovnim i diplomskim akademskim studijama: Osnovi biologije, Osnovi ekologije, Biodiverzitet, Regionalna ekologija, Zaštita prirode i ugrožene vrste, Genotoksikologija sa citogenetikom, Ekotoksikologija, Konzervaciona biologija, Ekofiziologija biljaka i Populaciona ekologija.

Rezultate svog dosadašnjeg istraživačkog rada objavio je u okviru pet naučnih radova u međunarodnim i nacionalnim časopisima, i devet saopštenja na naučnim skupovima u zemlji i inostranstvu.

Aktivno se služi engleskim, a govori i nemački jezik.

Прилог 1.

Изјава о ауторству

Потписани-а _____ Дражен Д. Вичић _____

број индекса _____ Е 3005/2009 _____

Изјављујем

да је докторска дисертација под насловом

Адаптивни одговор врста *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörf., *Cheilanthes marantae*
(L.) Domin. и *Seseli rigidum* Waldst. et Kit. на физичко-хемијске услове
серпентинитског земљишта

- резултат сопственог истраживачког рада,
- да предложена дисертација у целини ни у деловима није била предложена за добијање било које дипломе према студијским програмима других високошколских установа,
- да су резултати коректно наведени и
- да нисам кршио/ла ауторска права и користио интелектуалну својину других лица.

Потпис докторанда

У Београду, _____ 01.07.2014. _____

Дражен Вичић

Прилог 2.

Изјава о истоветности штампане и електронске верзије докторског рада

Име и презиме аутора _____ Дражен Д. Вицић _____

Број индекса _____ Е 3005/2009 _____

Студијски програм _____ екологија биљака и фитогеографија _____

Наслов рада _____ Адаптивни одговор врста *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörf.,
Cheilanthes marantae (L.) Domin. и *Seseli rigidum* Waldst. et Kit. на физичко-
хемијске услове серпентинитског земљишта _____

Ментор _____ др Марко Сабовљевић, др Милован Стоиљковић _____

Потписани/а _____ Дражен Д. Вицић _____

Изјављујем да је штампана верзија мог докторског рада истоветна електронској верзији коју сам предао/ла за објављивање на порталу **Дигиталног репозиторијума Универзитета у Београду**.

Дозвољавам да се објаве моји лични подаци везани за добијање академског звања доктора наука, као што су име и презиме, година и место рођења и датум одбране рада.

Ови лични подаци могу се објавити на мрежним страницама дигиталне библиотеке, у електронском каталогу и у публикацијама Универзитета у Београду.

Потпис докторанда

У Београду, _____ 01.07.2014. _____

_____ 

Прилог 3.

Изјава о коришћењу

Овлашћујем Универзитетску библиотеку „Светозар Марковић“ да у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду унесе моју докторску дисертацију под насловом:

Адаптивни одговор врста *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörfl., *Cheilanthes marantae*

(L.) Domin. и *Seseli rigidum* Waldst. et Kit. на физичко-хемијске услове

серпентинитског земљишта

која је моје ауторско дело.

Дисертацију са свим прилозима предао/ла сам у електронском формату погодном за трајно архивирање.

Моју докторску дисертацију похрањену у Дигитални репозиторијум Универзитета у Београду могу да користе сви који поштују одредбе садржане у одабраном типу лиценце Креативне заједнице (Creative Commons) за коју сам се одлучио/ла.

1. Ауторство

2. Ауторство - некомерцијално

3. Ауторство – некомерцијално – без прераде

4. Ауторство – некомерцијално – делити под истим условима

5. Ауторство – без прераде

6. Ауторство – делити под истим условима

Потпис докторанда

У Београду, 01.07.2014.

