

EKOFIZIOLOGIJA BILJA

Vukadinović, Vladimir; Jug, Irena; Đurđević, Boris

Authored book / Autorska knjiga

Publication status / Verzija rada: **Published version / Objavljena verzija rada (izdavačev PDF)**

Publication year / Godina izdavanja: **2014**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:151:802863>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-17**



Sveučilište Josipa Jurja
Strossmayera u Osijeku

**Fakultet
agrobiotehničkih
znanosti Osijek**

Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Agrobiotechnical
Sciences Osijek - Repository of the Faculty of
Agrobiotechnical Sciences Osijek](#)



Vladimir Vukadinović
Irena Jug
Boris Đurđević

Ekofiziologija bilja



poljoprivredni
fakultet
osijek



Osijek, 2014.

Vladimir Vukadinović
Irena Jug
Boris Đurđević

Ekofiziologija bilja



poljoprivredni
fakultet
osijek



Osijek, 2014.

Dr. sc. Vladimir Vukadinović, redovni profesor u trajnom zvanju, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Dr. sc. Irena Jug, izvanredna profesorica, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Dr. sc. Boris Đurđević, docent, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Ekofiziologija bilja, sveučilišni udžbenik, naklada NSS

Recenzenti:

Prof. dr. sc. Zdenko Rengel, akademik HAZU, red. prof. Plodnosti tla, Ishrane bilja i Fiziologije bilja, Sveučilište Zapadne Australije, Perth

Prof. dr. sc. Rudolf Kastori, akademik, VANU i MTA, red. prof. Fiziologije biljaka i Zaštite agroekosistema, Poljoprivredni fakultet, Novi Sad

Prof. dr. sc. Blaženka Bertić, red. prof. Agrokemije, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Urednik: Darko Miklavčić
Lektor: Ksenija Budija, prof. hrv. jezika
Grafičko oblikovanje: Vladimir Vukadinović i Boris Đurđević
Tisak: Gradska tiskara, Osijek
Naklada: Neformalna savjetodavna služba, 500 primjeraka

CIP zapis dostupan u računalnom katalogu Gradske i sveučilišne knjižnice Osijek pod brojem: 131129012; ISBN 978-953-7871-31-4

Ekofiziologija bilja je odobrena kao sveučilišni udžbenik temeljem članka 10. Pravilnika o izdavačkoj djelatnosti Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku (Fakultetsko vijeće od 25. rujna 2014.) i odluke Senata Sveučilišta J. J. Strossmayera u Osijeku od xx.xx.2014. (suglasnost broj xx/14).

Tiskanje ove knjige financijski su potpomogli:

Zavod za kemiju, biologiju i fiziku tla, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Viro, Tvornica šećera d.d., Virovitica

Hrvatsko društvo za proučavanje obrade tla, Osijek

Poljodar tim d.o.o., Daruvar

Sladorana d.o.o., Županja

Poljoprivredni institut, Osijek

SADRŽAJ

1.	Uvod u biljnu ekofiziologiju	7
1.1.	Što je ekofiziologija?	7
2.	Značenje i djelovanje ekoloških čimbenika	11
2.1.	Čimbenici okoliša i zakonitosti njihovog djelovanja	11
2.2.	Abiotski čimbenici	13
2.2.1.	<i>Klimatski čimbenici</i>	14
2.2.2.	<i>Edafski čimbenici</i>	16
2.2.3.	<i>Fiziografski (orografski) čimbenici</i>	17
2.3.	Biotski čimbenici u agrofitocenoza	18
2.4.	Zakonitosti rasta biljaka	19
2.4.1.	<i>Eksponecijalni model rasta</i>	20
2.4.2.	<i>Logistički model rasta</i>	21
2.4.3.	<i>Fazni model rasta</i>	23
2.5.	Homeostatski mehanizmi	24
2.6.	Stres	27
3.	Ekološka kriza i poljoprivreda	33
3.1.	Tradicionalna poljoprivreda	34
3.2.	Konvencionalna proizvodnja hrane	34
3.3.	Integrirana proizvodnje hrane	35
3.4.	Ekološka ili organska proizvodnja hrane	35
3.5.	Zelena revolucija	36
4.	Fotosinteza	39
4.1.	Struktura kloroplasta	41
4.2.	Kloroplastni pigmenti	42
4.3.	Funkcija kloroplastnih pigmenata i organizacija fotosustava	44
4.4.	Mehanizam i kemizam fotosinteze	45
4.4.1.	<i>Svjetlosna energija</i>	45
4.5.	Apsorpcija svjetlosne energije	46
4.5.1.	<i>Svijetla faza fotosinteze</i>	47
4.5.2.	<i>Fotosintetska fosforilacija (fotofosforilacija)</i>	50
4.5.3.	<i>Tamna faza fotosinteze (Calvin-Bensonov ciklus ili reduksijsko-pentozo-fosfatni put - RPP)</i>	52
4.6.	Fotorespiracija	55
4.7.	C-4 i drugi tipovi asimilacije CO ₂	56
4.7.1.	<i>Podtipovi C-4 fotosinteze</i>	58
4.7.2.	<i>CAM - sukulentni metabolizam kiselina</i>	59
4.7.3.	<i>Nefotosintetsko usvajanje CO₂</i>	59
4.7.4.	<i>Fotosinteza mikroorganizama</i>	59
4.8.	Pokazatelji fotosinteze	60
4.9.	Fotosinteza i prinos	61

VI

4.10.	Utjecaj biotskih čimbenika na fotosintezu.....	62
4.10.1.	Utjecaj abiotskih čimbenika na fotosintezu.....	64
5.	Disanje	69
5.1.	Stanično disanje.....	70
5.2.	Oksidacijsko-redukcijske reakcije u metabolizmu.....	71
5.3.	Glikoliza.....	72
5.4.	Krebsov ciklus	74
5.4.1.	Mitochondriji.....	75
5.4.2.	Kemizam Krebsovog ciklusa.....	76
5.5.	Elektronski transportni sustav	78
5.6.	Značaj Krebsovog ciklusa	79
5.7.	Oksidativni pentozo-fosfatni put (OPP-put)	80
5.8.	Cijanid - otporno disanje.....	82
5.9.	Značaj kisika za disanje i fotosintezu.....	82
5.10.	Disanje i proizvodnja topline	83
5.11.	Regulacija i kontrola disanja	84
5.12.	Odnos fotosinteze i disanja.....	84
6.	Odnos biljaka prema vodi	89
6.1.	Odnos stanica prema vodi i otopinama	89
6.2.	Usvajanje vode.....	93
6.3.	Raspoloživost vode	97
6.4.	Oblici vode u tlu.....	98
6.5.	Oblici vode u biljkama	100
6.6.	Kretanje vode u biljkama	101
6.7.	Gubljenje vode.....	103
6.8.	Mehanizam rada puči.....	106
6.9.	Čimbenici koji utječu na transpiraciju.....	108
6.10.	Biljni antitranspiranti.....	109
6.11.	Energetika transpiracije	110
6.12.	Sadržaj vode u biljkama.....	111
6.13.	Potrebe biljaka za vodom.....	111
6.14.	Endogena vode i njen značaj za biljke.....	115
7.	Rast i razvitak biljaka	117
7.1.	Pokazatelji rasta.....	118
7.2.	Rast i razvitak stanice.....	118
7.3.	Polarnost	120
7.4.	Korelacije.....	120
7.5.	Fotobiologija	121
7.5.1.	Fitokromi, kriptokromi i fototropini	122
7.5.2.	Svjetlosni stadij (fotoperiodizam).....	124
7.6.	Brzina rasta i biološka ritmika procesa	126
7.7.	Biološki sat	128
7.8.	Pokreti biljaka	130

7.9.	Fiziološki aktivne tvari	132
7.9.1.	<i>Auksini</i>	133
7.9.2.	<i>Giberelini</i>	135
7.9.3.	<i>Citokinini</i>	136
7.9.4.	<i>Etilen</i>	137
7.9.5.	<i>Prirodni inhibitori</i>	138
7.9.6.	<i>Retardanti</i>	139
7.9.7.	<i>Ostale fiziološki aktivne tvari</i>	140
7.10.	Alelopatija	140
7.11.	Razvitak biljaka i etape organogeneze	142
7.11.1.	<i>Stadij jarovizacije</i>	143
7.11.2.	<i>Etape organogeneze</i>	144
7.12.	Interakcija između organizama	146
7.12.1.	<i>Simbioza</i>	146
7.12.2.	<i>Interakcija domaćin – parazit</i>	146
7.12.3.	<i>Komensalizam i mutualizam</i>	147
7.13.	Biljna kompeticija	147
8.	Fiziologija otpornosti na stres	149
8.1.	Otpornost biljaka na niske temperature	154
8.2.	Otpornost biljaka prema visokim temperaturama	164
8.3.	Otpornost biljaka prema suši	172
8.4.	Otpornost biljaka na anaerobiozu (hipoksija i anoksija) I fizikalni stres	180
8.4.1.	<i>Otpornost biljaka prema suvišku vode i poplavama</i>	185
8.5.	Otpornost biljaka na fotooksidacijski stres	186
8.6.	Stres biljaka izazvan nedostatkom ili suviškom hranjivih tvari (mineralni ili nutritivni stres) 192	
8.6.1.	<i>Podjela hranjivih tvari</i>	193
8.6.2.	<i>Mineralni ili nutritivni stres</i>	194
8.7.	Otpornost biljaka prema solima	202
8.8.	Otpornost biljaka prema ekstremnim pH-vrijednostima supstrata	209
8.9.	Troposferski ozon	210
8.10.	Mikoriza	211
9.	Biljna imunologija i otpornost na patogene i štetočine	213
10.	Opća literatura	217
11.	Recenzije	221
12.	Biografije autora udžbenika	223

1. Uvod u biljnu ekofiziologiju

1.1. Što je ekofiziologija?

Biljna ekofiziologija je znanstvena disciplina koja proučava interakciju između biljaka i njihovog okoliša povezujući biljnu fiziologiju s ekologijom. Stupanj prilagodljivosti pojedinih biljnih vrsta na uvjete okoliša promjenom morfoloških svojstava i fizioloških mehanizama utječe na opstanak i rast biljaka, njihovu produktivnost i međusobne odnose kao što su kompeticija, alelopatija i dr. Širok spektar ambijetalnih čimbenika ima utjecaj na biljne performace (atmosfera, svjetlo, voda, tlo i dr.) koji djeluju pojedinačno i u kompleksnim interakcijama, što ekofiziologiju, kao relativno novu znanstvenu disciplinu, čini izazovnom kako u prirodnim ekološkim sustavima, tako i u biljnoj proizvodnji.

Ekofiziologija proučava ekološke čimbenike i zakonitosti njihovog djelovanja na pojedine fiziološke procese i preko njih na pojedine organe, jedinke, životne zajednice, uključujući i agrobiocenoze, te konačno na cijeli ekosustav. Stoga je neophodno da poljoprivredni proizvođači i poljoprivredni stručnjaci razumiju djelovanje biotskih i abiotskih čimbenika na rast biljaka i tvorbu prinosa, posebice onih koji se mogu kontrolirati ili mijenjati, a presudno utječu na performace poljoprivrednog proizvodnog sustava. Takav znanstveni pristup može podjednako biti primijenjen u istraživanju svojstava agrofitecenoza, odnosno jednostavnih ekosustava kao što je neki usjev, ali i na krajnje složene prirodne sustave kao što je neka livada ili šuma.

Najveći izazov biljne ekofiziologije je u pronalaženju novih ili boljih pristupa, odnosno metoda, koje mogu biti uspješno korištene u primarnoj produkciji hrane ili predviđanju učinka ambijenta na promjene prirodnih sustava, kao i modalitete njihove adaptacije na konkretne agroekološke uvjete.

Zadatak ekofiziologije je veoma složen jer mora objasniti odnose i interakcije *biljka* – *okoliš* korištenjem relativno jednostavnih fizikalnih i bioloških informacija, npr. kakav je odnos biljaka prema vodi, svjetlu, temperaturi i tlu, te kako i koliko oni utječu na tvorbu prinosa u različitim agroekološkim uvjetima uvažavajući sve ekofiziološke aspekte i učinke primijenjene agrotehnike.

Biljnu ekofiziologiju čine:

Biljna autekologija (*ekologija jedinke* ili *opća biljna ekofiziologija*) je dio ekologije i proučava prilagodljivost pojedinačnih vrsta u poljskim i šumskim zajednicama s

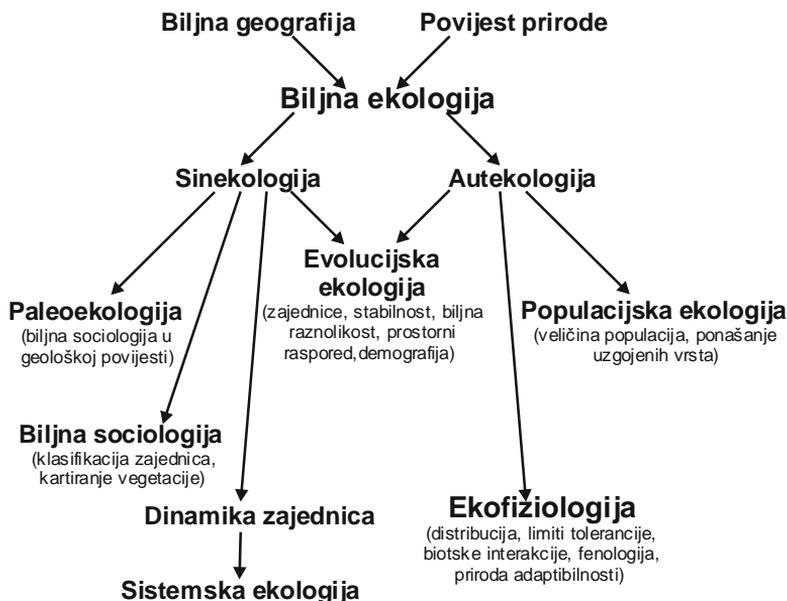
naglaskom na morfološke i fiziološke mehanizme, te njihov utjecaj na rast i opstanak biljaka, njihovu produktivnost i kompeticiju.

Ekperimentalna biljna ekologija proučava i primjenjuje laboratorijske tehnike potrebne za izučavanje biljne fiziološke ekologije.

Ekosistemska ekologija istražuje interakciju između organizama i njihovog fizičkog okruženja kao integriranog sustava. Ova znanstvena disciplina je važna za unapređenje održivog upravljanja prirodnim resursima i bolje razumijevanje posljedica antropogenog utjecaja na okoliš.

Fiziološka ekologija proučava prilagodljivost fizioloških procesa pod utjecajem promjene okoliša i kondicija staništa te njihove ekološke konzekvencije.

Biljna okolišna biofizika (*biofizika složenih sustava*) primjenjuje fizikalne zakonitosti i metode u ekologiji.



Slika 1. Međusoban odnos ekologije i ekofiziologije

Fiziološka sinekologija je znanstvena disciplina u nastajanju i može se opisati kao uporedna ekofiziologija (npr. istraživanje otpornosti na sušu ovisno o kombinaciji morfoloških i fizioloških specifičnosti pojedinih vrsta ili kultivara).

Ekofiziologija je vrlo mlada znanstvena disciplina (utemeljena nakon 1970. god.) koja se bavi fiziološkom reakcijom organizama na uvjete okoliša. Biljna ekofiziologija temelji se na proučavanju odnosa biljno-fizioloških procesa i ekologije te proučava utjecaj

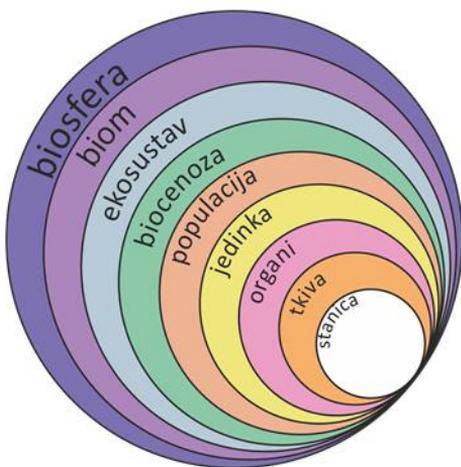
abiotičkih čimbenika, posebice svjetla, na energetske odnose u fotosintezi prema mikroklimi, raspoloživosti vode, hranjivim tvarima itd.

Ekofiziologija stresa biljaka je interdisciplinarna znanstvena poddisciplina fiziologije bilja i ekofiziologije koja proučava fiziološke mehanizme reakcije biljaka na stresne uvjete, posebice tolerantnost na stres te anatomske i morfološke adaptacije. Ovaj interdisciplinarni pristup omogućava razumijevanje stresnih faktora, kao i njihov utjecaj na rast, razvitak i tvorbu organske tvari te tako omogućava unapređenje agrotehnike s ciljem eliminiranja ili umanjenja štete u biljnoj proizvodnji koje nastaju kao posljedica nepovoljnih agroekoloških uvjeta.

2. Značenje i djelovanje ekoloških čimbenika

2.1. Čimbenici okoliša i zakonitosti njihovog djelovanja

Životnu sredinu čini kompleks *biotskih* i *abiotskih čimbenika* koji djeluju na biljke ili životinje koje žive na tom mjestu/staništu. Te čimbenike označavamo kao životne ili ekološke faktore; najčešće ih nazivamo vanjski čimbenici ili faktori okoliša. Faktori okoliša imaju različit značaj za pojedine organizme ovisno o njihovom intenzitetu i kvaliteti pa neki od njih za pojedinu biljnu vrstu predstavljaju neophodne životne uvjete, dok za drugu imaju manji značaj. Mjesta koja se odlikuju posebnim kompleksom ekoloških faktora nazivaju se *biotopi* ili životna staništa i to su osnovne topografske jedinice u ekologiji koje se jasno razlikuju po vanjskom izgledu (*fiziognomiji*), primjerice teško je zamijeniti jedan šumski s nekim vodenim biotopom.



Slika 2. Organizacija života

Karakter prirodnih biocenoza može biti vrlo različit uz složene unutarnje odnose koji su posljedica dugotrajnog procesa konkurencije i uzajamne adaptacije. *Agrofitocenoze* čine biljke iste vrste (usjev, nasad), a u njima vladaju specifični i agrotehnikom nadzirani, odnosno prilagođeni uvjeti (*antropogeno djelovanje* na biotop i biocenozu).

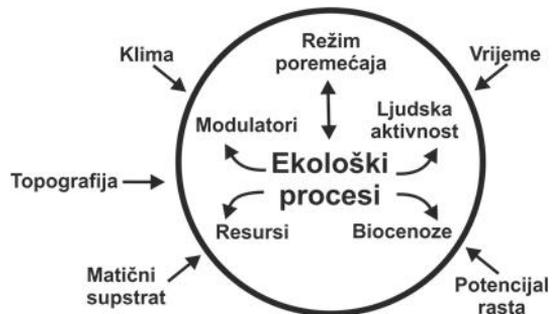
Svako stanište (*abiocen*, *biom* ili *biotop*) (Slika 2.) odlikuje se posebnim kompleksom bioloških faktora te je naseljeno karakterističnom skupinom živih bića (*biocen* ili *biocenoza* = životna zajednica). Biocenoza i biotop formiraju cjelinu višeg reda, tzv. *ekosustav* ili *biogeocenozu* koja je temeljna jedinica ekologije i predstavlja izuzetno složen i dinamičan sustav u kome se promjena bilo koje komponente (žive ili nežive) odražava na čitav sustav. Utjecaji neživih komponenti ekosustava na žive nazivaju se *akcije*, a odgovor živih organizama na njih su *reakcije*, dok se međusobni utjecaji živih organizama označavaju kao *koakcije*. Više ekosustava integriraju se u velike zajednice ili *biome* (listopadna šuma, stepa, tajga.), a biomi se ujedinjuju u samo tri *biociklusa* (mora, slatke vode i kopno) koji čine jedinstvo žive i nežive prirode, označeno i kao *biosfera*. Biosfera, iako samo tanak sloj na površini

Zemlje, nezamjenjiv je transformator energije Sunca u kemijsku energiju organskih (ugljičinih) spojeva.

Energija je središnja tema u konceptu ekosustava te oni imaju ograničene resurse i mogu održati samo populaciju određene veličine (*nosivost ekosustava*), odnosno njihov kapacitet ograničava veličinu populacije (Slika 3.). To su tzv. *ograničavajući čimbenici* (npr. prostor, svjetlost, hranjive tvari itd.) pa ograničavajući čimbenici kontroliraju nosivost ekosustava, a time i veličinu njegove populacije.

Vanjsku sredinu reprezentira kompleks ekoloških faktora (Tablica 1.) čije je osnovno svojstvo promjenjivost po vremenu (dan – noć, jutro, podne, godišnja doba itd.) i prostoru (geografska širina i duljina, nadmorska visina, udaljenost kopna od mora i dr.).

Živi organizmi reagiraju na promjene vanjskih faktora ekološkim prilagodbama (*adaptacije*) što doprinosi izraženoj dinamici unutar ekološkog sustava. Adaptacije pojedinih vrsta na neku ekološku akciju mogu biti vrlo različite, što sukladno njihovim mogućnostima (promjena intenziteta ili smjera fizioloških procesa => morfološke promjene) rezultira posebnom *ekološkom formom* (npr. *kserofite*, *halofite* i dr.). U kojem stupnju će živi



Slika 3. Interakcija čimbenika i procesa ekosustava

organizmi biti prilagođeni biotopu ovisi o njihovoj *ekološkoj valenci* ili *amplitudi variranja* nekog faktora unutar koje je moguć život pojedine vrste. Organizmi široke ekološke valence nazivaju se *eurivalentni* i mogu opstati u velikom broju različitih sredina, nasuprot *stenovalentnim* organizmima koji su ekološki jako specijalizirani.

Svaka ekološka valenca ima tri kardinalne točke: ekološki *optimum*, *maksimum* i *minimum* (posljednja dva se jednim imenom označavaju kao *pesimum*) na koje organizmi moraju biti prilagođeni da bi opstali. Smrt nastupa tek nakon nekog vremena izlaganja živog organizma *pesimumu* (ovisno o vrsti i njejoj adaptiranosti), odnosno tek nakon prekoračenja *ultraminimuma* ili *ultramaksimuma*. Prilagodljivost biljaka često dovodi kod različitih vrsta do morfofiziološko-ekološke sličnosti koja se naziva *ekološka konvergencija* ili *analogija* (npr. pojava sukulentnog tipa biljaka u aridnim područjima).

2.2. Abiotski čimbenici

Okolišni čimbenici su vanjske sile (život ili neživog podrijetla) koji utječu na život organizama. U neživi okoliš dodatno se mogu svrstati atmosfera, litosfera i hidrosfera, dok se biotski okoliš označava kao *biosfera*. Okolišni čimbenici su tvari (tlo, stijene, voda, zrak), uvjeti (svjetlo, temperatura, vlaga, oborine), sile (vjetar, gravitacija) i organizmi (biljke, životinje, mikroorganizmi, ljudi).

Tablica 1. Pregled osnovnih čimbenika okoliša

Čimbenici okoliša	Detalji	Primjeri
Svjetlost	<ul style="list-style-type: none"> • intenzitet • kvalitet (spektralni sastav) • duljina osvjetljenosti 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ duljina dana ▪ oblačnost, zasjenjenost ▪ IC (crvena/tamnocrvena) ▪ UV (ultravioletna)
Voda u tlu	<ul style="list-style-type: none"> • količina • kvaliteta 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ potencijal vode ▪ oblici vode u tlu ▪ anoksija ▪ zaslanjenost
Oborine	<ul style="list-style-type: none"> • ukupne oborine • sezonska distribucija • intenzitet 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ visoke/niske ▪ zimske ▪ nevrijeme
Atmosferska suša	<ul style="list-style-type: none"> • suh zrak (interakcija temperature i zraka) 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ niska relativna vlaga zraka ▪ visoka evapotranspiracija
Temperatura	<ul style="list-style-type: none"> • akumulacija aktivne temperature • ekstremi 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ organogeneza ▪ oštećenja mrazom ili visokom temperaturom
Tlo	<ul style="list-style-type: none"> • struktura (fizikalna svojstva) • organska tvar • hraniva • pH • zaslanjenost • aeracija 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ mehanički sastav ▪ tekstura, struktura ▪ retencija vode ▪ raspoloživost hraniva ▪ oksidoredukcija
Biljna hraniva	<ul style="list-style-type: none"> • makroelementi (N, P, K, S, Mg, Ca) • mikroelementi (Fe, Mn, Zn, B, Cu, Mo, Cl, Ni) • korisni elementi 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ proteini (enzimi) ▪ transport energije ▪ ionski transport i ravnoteža ▪ prenositelji iona ▪ struktura klorofila
Vjetar	<ul style="list-style-type: none"> • brzina vjetra • turbulencija • vjetrozaštita 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ polijeganje ▪ abrazija ▪ polinacija
Biotski efekti	<ul style="list-style-type: none"> • kompeticija • životinje • patogeni • antropogeni učinak 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ odnosi između biljaka ▪ ispaša ▪ bolesti
Ostalo	<ul style="list-style-type: none"> • vatra • uznemiravanje • snježni prekrivač • onečišćenja 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ zemljotres ▪ kisele kiše

Općenito, okolišni abiotski čimbenici (Tablica 1.) su klasificirani kao:

1. *klimatski čimbenici*: svjetlost, temperatura, vlažnost i zrak
2. *edafski čimbenici*: fizikalna, kemijska i biološka svojstva tla, matične stijene i matičnog supstrata tla
3. *orografski ili fiziografski čimbenici*: svojstva reljefa (nadmorska visina, nagib terena, ekspozicija, razvedenost reljefa i dr.).

2.2.1. *Klimatski čimbenici*

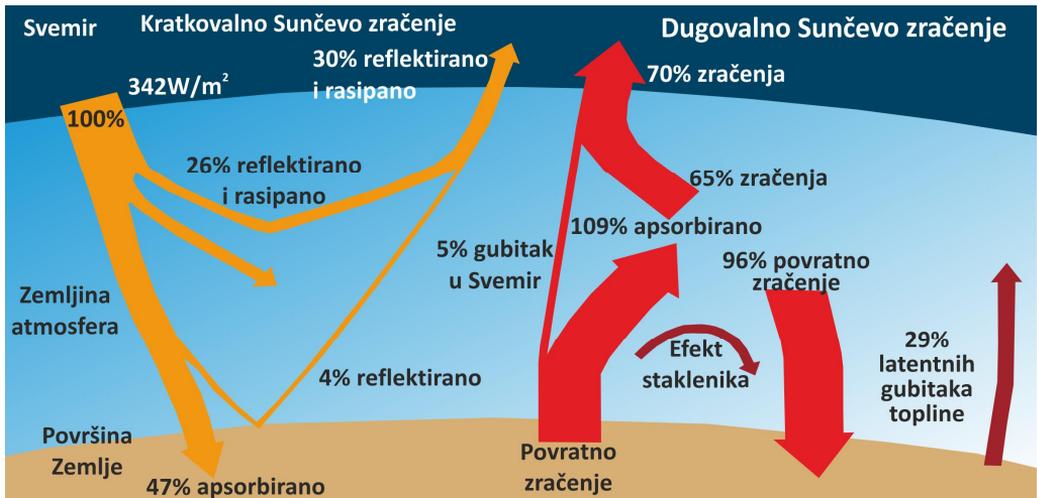
Klima je produkt vremena, odnosno svakodnevnog stanja svjetla, temperature, oborina, vlage, vjetra i tlaka zraka na nekom staništu ili širem području.

Sunce

Bez Sunca i njegovog zračenja život na Zemlji ne bi postojao. Ono omogućuje potrebnu toplinu, održava vodu u tekućem stanju, omogućuje fotosintezu, tvorbu organskih tvari itd. Količina Sunčeve radijacije na vanjskoj granici atmosfere (na visini od 83 km), označava se kao *solarna konstanta* ($\sim 1,366 \text{ kW m}^{-2}$). Zemlja, u prosjeku, reflektira (označava se kao *albedo*) 50 do 60 % zračenja (na polarnim područjima više, a u ekvatorijalnom pojasu tek 20 do 30 %). Sunčevo zračenje i njegove gubitke prikazuje Slika 4.

Gotovo ukupno ultraljubičasto zračenje se apsorbira u gornjim slojevima atmosfere koja raspršuje kraće valne duljine i zaslužna je za plavu boju neba. Biljke apsorbiraju veći dio vidljivog spektra (400 - 700 nm), kao i dio UV (ultraljubičastog) zračenja, dok klorofil reflektira zeleno svjetlo. Nagib Zemljine osi i promjena udaljenosti Zemlje od Sunca izaziva sezonske varijacije solarne energije koja dopiše na površinu Zemlje.

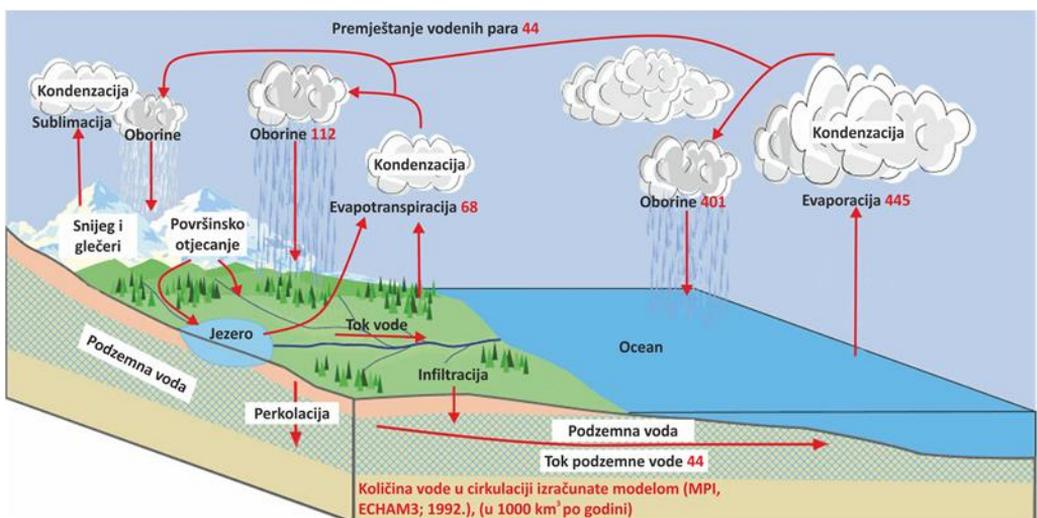
Zračenje Sunca putuje u obliku energetske paketa, fotona, čija je energija obrnuto proporcionalna valnoj duljini. Dakle, kraće valne duljine sadrže više energije, pa su γ , X i UV_C zrake (< 280 nm) vrlo štetne, ali na sreću zbog apsorpcije u atmosferi vrlo malo ih dopiše do površine Zemlje. UV zračenje se dijeli na UV_A (320 - 400 nm), UV_B (280 - 320 nm) i UV_C (100 - 280 nm). Premda vidljivo zračenje koje odgovara fotosintetski aktivnom dijelu spektra (FAR; 400 - 700 nm) sadrži manju specifičnu energiju, ono donosi na Zemlju najviše energije zbog velikog broja fotona (najviše na $\sim 500 \text{ nm}$). Budući da se duljina puta zračenja povećava s geografskom širinom, količina zračenja opada prema polovima.



Slika 4. Sunčevo zračenje i energetska raspoloživost Zemlje

Voda

Voda je, odmah iza Sunca, najvažniji čimbenik okoliša koji omogućava postojanje života na Zemlji, a manjak slatke vode jedna od najvećih briga čovječanstva. Oceani pokrivaju 71 % površine Zemlje i sadrže 97 % cjelokupne vode, dok slatkovodni resursi čine samo 3 % ukupne vode. Uz to, 75 % slatke vode čine ledenjaci i polarni led što ostavlja manje od 1 % dostupne slatke vode u tekućem obliku. Obnovljivi izvori pitke vode na Zemlji procjenjuju se na $7 \times 10^6 \text{ km}^3$.



Slika 5. Hidrološki ciklus

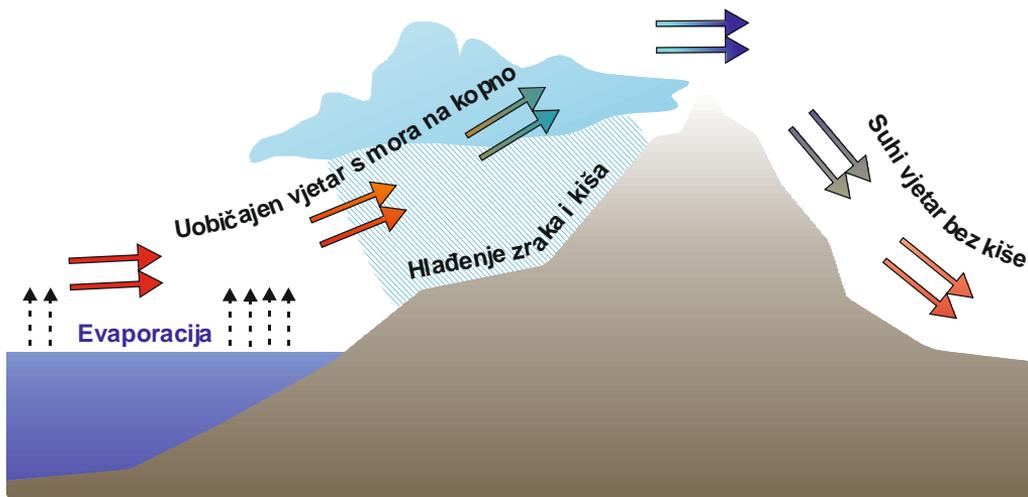
Glavni procesi hidrološkog ciklusa su isparavanje, evapotranspiracija, oborine, infiltracija i otjecanje (Slika 5.). Ako ukupnu količinu vode na Zemlji uzmemo kao 100 %, onda na isparavanje s površine oceana i mora otpada 84 % (77 % se vrati kišom u oceane, ostalo čine kopnene oborine, a preostalih 7 % čini atmosfersku vlagu). Oko 0,005 % vode je neprestano u cirkulaciji.

Vjetar

Vjetar je važan okolišni čimbenik koji snažno utječe na intenzitet gubitka vode iz biljaka transpiracijom, raznosi sjemenke i oprašuje biljke. Brzina vjetra varira na različitim zemljopisnim pozicijama, a osim nadmorske visine i reljefa, vegetacija značajno utječe na brzinu vjetra. Ugrijane zračne mase, posebice u ekvatorijalnom pojasu podižu se do stratosfere i kreću prema polovima gdje se hlade, postaju teže i spuštaju se prema površini Zemlje. Sezonski vjetrovi su također važni, jer suhi pušu od kontinenta prema oceanima tijekom ranog ljeta, a zimi nose vlagu s oceana na kopno.

2.2.2. *Edafski čimbenici*

Tlo je rastresit sloj smješten između litosfere i atmosfere, supstrat biljne ishrane i biljno stanište koje čine kruta, tekuća, plinovita i živa faza. Formiranje tla je složen proces na koji utječe niz pedogenetskih čimbenika (matični supstrat, organizmi, klima, reljef i vrijeme). Proces formiranja tla započinje mehaničkim, kemijskim ili biološkim trošenjem stijene. Vertikalni presjek tla naziva se pedološki profil, a čine ga slojevi ili horizonti različitih fizikalnih, kemijskih i bioloških svojstava.



Slika 6. Regionalni utjecaj topografije na raspored oborina

Osnovni ili glavni horizonti tla obilježavaju se oznakama O, (A), A, E, B, (B), C, R, G, g, T i P. O horizont se sastoji od svježe ili djelomično raspadnute organske tvari koja nije pomiješana s mineralnom fazom; (A) horizont je slabo razvijeni horizont u kojem se razvija glavnina korijena i počinju formirati strukturni agregati; A horizont je površinski sloj mineralnog tla s visokim sadržajem organske tvari; E horizont je zona maksimalnog ispiranja (eluvijacije) suspendiranih i otopljenih tvari što jako mijenja njegova fizikalno-kemijska svojstva i strukturu; B horizont je zona iluvijacije, odnosno zona premještene gline, organske tvari, željeza, aluminijske iz E horizonta; (B) je horizont argilosinteze; C horizont predstavlja nepromijenjeni početni materijal (matični supstrat), a naslanja se na R horizont ili čvrstu stijenu; G je glejni horizont koji pokazuje znakove redukcije i sekundarne oksidacije u permanentnim ili povremenim anaerobnim uvjetima; g horizont nastaje pod utjecajem stagnirajućih površinskih voda; T je tresetni horizont u kojem se slabo razgrađena organska tvar nagomilava u anaerobnim uvjetima i P horizont je antropogeni horizont nastao djelovanjem čovjeka (obradom i gnojidbom).

2.2.3. Fiziografski (orografski) čimbenici

Geografska širina, nadmorska visina, nagib Zemljine osi, revolucija Zemlje, položaj regije unutar kontinentalnih kopnenih masa, blizina većih vodenih površina i zemljopisne značajke, kao što su planine, doline, prevoji i slično, imaju znatan utjecaj na klimu i vegetaciju područja. Planine utječu na dva načina: mijenjaju količinu i raspored oborina te čine klimatsku granicu između pojedinih područja. Naime, nailaskom na planine zračne se mase uzdižu i hlade što uzrokuje kondenzaciju vodene pare, odnosno padaline u obliku kiše ili snijega. Planinska područja pokazuju ogromne razlike u klimi jer temperatura pada za ~ 1,5 - 3 °C na svakih 300 m porastom nadmorske visine (Slika 6.). Toplina, vlaga, strujanje zraka i količina svjetla variraju od lokaliteta do lokaliteta, brda, doline, površine zemlje i ispod vegetacije. Južne padine na sjevernoj hemisferi dobivaju više Sunčeve energije u odnosu na sjeverne obronke što utječe na raspoloživost topline i vlage te je stopa isparavanja često dvostruko veća na južnim nego na sjevernim obroncima. Južni obronci su najčešće naseljeni različitom prirodnom vegetacijom što dodatno utječe i na fizikalno-kemijska svojstva tla i prirodu biljnog pokriva.

2.3. Biotski čimbenici u agrofitocenoza

Na rast i razvitak agrofitocenoza djeluju, jednako kao i na prirodne biocenoze, svi ekološki faktori, premda su unutar „njegovane“ biljne zajednice oni potpuno specifični (Tablica 2., Slika 7.). Naime, agrofitocenoza sačinjavaju jedinke iste vrste, jednake morfološke građe, starosti, zahtjeva i potreba prema abiotičkim čimbenicima, najčešće istog kapaciteta produkcije te umjetnom selekcijom izdvojene i prilagođene biljke zajedničkom životu u istovrsnom okruženju i posebno prilagođenom i nadziranom okolišu. Biljke unutar takve zajednice ispoljavaju specifičnu konkurenciju na čimbenike okoliša (*kompeticija* prema svjetlu, vodi, hranivima i dr.) jer su potpomognute antropogenim djelovanjima (obrada tla, gnojidba, sklop, zaštita od bolesti, štetnika i herbivora). Stoga je kod agrofitocenoza jedino važno kakva je primarna produkcija organske tvari cijele agrofitocenoze, odnosno usjeva, a ne pojedinih biljaka.

Čimbenici rasta	Čimbenici rasta + limitirajući čimbenici	Čimbenici rasta + limitirajući čimbenici + čimbenici redukcije
1. CO ₂	1. voda	1. korovi
2. svjetlost	2. hraniva	2. pesticidi
3. temperatura	a) N b) P c) K d) Ca e) Mg	3. bolesti
		4. polutanti

Potencijal rodosti Ograničenje vode i/ili hraniva Aktualna rodost

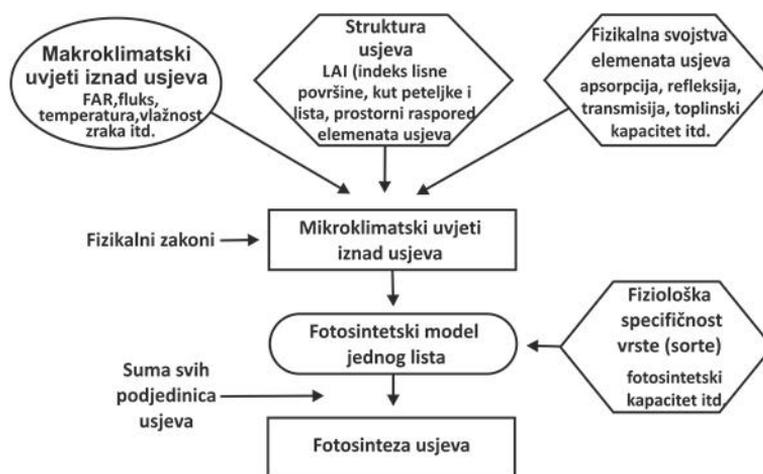
Slika 7. Hijerarhija čimbenika rasta

Općenito, rast biljaka rezultat je dvojakog smjera utjecaja. S jedne strane djeluje na rast biološki potencijal vrste (fotosinteza, usvajanje hraniva, tvorba organske tvari i dr.), a

suprotni učinak imaju različita ograničenja, kako abiotskog (ograničeni resursi), tako i biološkog karaktera (konkurencija, disanje, stres i dr.).

Tablica 2. Usporedba prirodnog ekosustava i agroekosustava

Pokazatelj	Prirodni	Održivi	Konvencionalni
Proizvodnja	niska	niska/ srednja	visoka
Produktivnost	srednja	srednja/ visoka	niska/ srednja
Biološka različitost	visoka	srednja	niska
Elastičnost	visoka	srednja	niska
Stabilnost	srednja	niska/ srednja	visoka
Prilagodljivost	visoka	srednja	niska
Ljudska interakcija	niska	srednja	visoka
Ovisnost o vanjskim	niska	srednja	visoka
Autonomija	visoka	visoka	niska
Održivost	visoka	visoka	niska



Slika 8. Ekološki čimbenici koji djeluju unutar agrofitocenoze

2.4. Zakonitosti rasta biljaka

Rast svake populacije podvrgnut je određenim, izrazito složenim zakonitostima i agroekološkim uvjetima (Slika 8.). Kod populacija prirodnih zajednica, čiji se rast temelji na reprodukciji jedinki (npr. štetnici, mikroorganizmi), najčešće se koriste eksponencijalni i logistički model analize rasta pri čemu je potrebno odgovoriti na sljedeća pitanja:

- Koliko dugo želimo analizirati rast neke populacije pod specifičnim uvjetima?
- Kakva će biti veličina populacije poslije n godina?
- Kako dugo populacija može preživjeti pod nepovoljnim okolnostima?

U literaturi je opisan veliki broj jednadžbi (gotovo stotinu) za analizu rasta agrofytocenoza, ali tek se njih nekoliko koristi u praksi i one su opisane u daljnjem tekstu. Važno je naglasiti da su jednadžbe vrlo pojednostavljeni, generalizirani modeli rasta te se u suvremenoj znanosti koriste uglavnom vrlo složeni kompjutorski modeli kojima se mogu vrlo točno simulirati i analizirati rast biljaka i tvorba prinosa.

Međutim, dvije zakonitosti imaju opći i globalni značaj u razumijevanju primarne produkcije organske tvari:

- Liebigov zakon minimuma: rast (ili širenje populacije) ovisi o čimbeniku koji najviše nedostaje (*faktor minimuma*)
- Shelfordov zakon tolerancije: svaka biljna vrsta može opstati i uspješno se razmnožavati samo unutar određenih uvjeta okoliša (klimatski i edafski čimbenici).

2.4.1. Eksponencijalni model rasta

Za ovaj je model zaslužan *Thomas Robert Malthus* (1766. - 1834.) koji je prvi shvatio kakav potencijal rasta ima neka vrsta analizirajući njihove geometrijske serije. Primjerice, jednogodišnja biljka proizvodi r potomaka, tada populaciju čini broj od N biljaka u generacijama $t = 0, 1, 2, \dots, n$. Kad je t velik, tada se ova jednadžba može aproksimirati sljedećom funkcijom:

$$N_t = N_0 \times \exp(r \times t) = N_0 \times e^{rt} \quad (1)$$

Prema ovom modelu moguća su tri rezultata:

1. populacija eksponencijalno opada ($r < 0$)
2. populacija eksponencijalno raste ($r > 0$)
3. nema promjene u populaciji ($r = 0$).

Eksponencijalni model rasta jednostavan je jer podrazumijeva neprekidnu reprodukciju, identičnost svih organizama i nepromjenjivost čimbenika okoliša. Često se koristi u mikrobiologiji (rast bakterija), razmnožavanju insekata, ribnjačarstvu, karanteni biljaka ili insekata i sl. Međutim, eksponencijal rast neke populacije odvija se samo neko vrijeme, jer u prirodnoj sredini nakon nekog vremena ponestaje resursa (hrane, vode, prostora i dr.), raste pritisak konkurentnih organizama, predatora, pa se rast usporava i zaustavlja.

2.4.2. Logistički model rasta

Logistički model razvio je Belgijanac *Pierre François Verhulst* (1838.) koji je shvatio da rast populacije ima konačnu, gornju granicu koja ovisi o njenoj gustoći:

$$r = r_0 \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (2)$$

Kod niske gustoće populacije ($N \ll K$), najveći je njen rast i jednak je r_0 (prirast kod odsustva unutar specifične kompeticije). Rast populacije opada s porastom broja jedinki N i pada na 0 kada je $N = K$ ($K =$ limit rasta), odnosno kada brojnost populacije nadmaši K , rast postaje negativan i broj jedinki opada (Slika 9. i 10.). Dinamika populacije u logističkom modelu prikazuje se sljedećom diferencijalnom jednačbom:

$$N_t = \frac{N_0 \times K}{N_0 + (K - N_0) \times \exp(-K \times r_0 \times t)} \quad (3)$$

koja ima sljedeće rješenje:

$$\frac{dN}{dt} = rN = r_0 N \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (4)$$

Samo su tri mogućnosti logističkog rasta:

- 1) populacija raste i dostiže plato ($N_0 < K$)
- 2) populacija opada i dostiže plato ($N_0 > K$)
- 3) nema promjene u populaciji ($N_0 = K$ ili $N_0 = 0$).

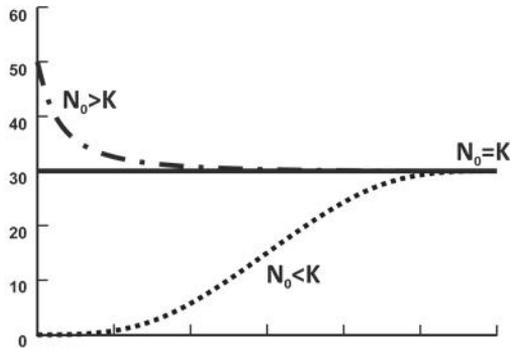
Logistički model ima dvije ravnotežne točke i to kad je $N = 0$, odnosno $N = K$. Prvo ravnotežno stanje je nestabilno te mala promjena ravnoteže upravlja rastom populacije, dok je drugo ravnotežno stanje stabilno, jer i mala smetnja vraća populaciju u stabilno stanje. Logistički model kombinira dva ekološka procesa: reprodukciju i kompeticiju, a oba utječu na brojnost (ili gustoću) populacije i to r_0 na reprodukciju, a r_0/K na kompeticiju. Parametar r_0 je zapravo najveća moguća brzina rasta populacije, dok K ima biološko značenje za populaciju (npr. biljna kompeticija za prostor ili svjetlost). Stabilnost sustava logističkog oblika rasta opisuje se diferencijalnim jednačbama:

$$\frac{dN}{dt} = r_0 N \left(1 - \frac{N}{K}\right) \quad (5)$$

Sustav je u ravnoteži kad je $dN/dt = 0$ ($N = K$):

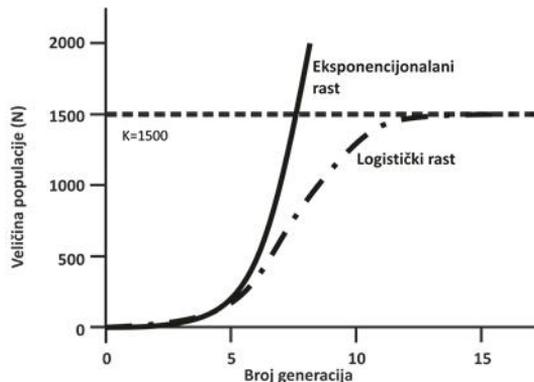
$$r_0 N \left(1 - \frac{N}{K}\right) = 0 \quad (6)$$

Treba naglasiti kako stabilnost ekosustava ovisi o većem broju faktora pa postoji i više složenih ekoloških modela koji pokušavaju utvrditi mjeru stabilnosti nekog ekosustava, odnosno kada će doći do neravnoteže koja može dovesti do cikličnih promjena u sustavu ili pak sukcesije. Treba naglasiti da je logistički način rasta populacije, uključujući i rast unutar agroflocenoze, u odnosu na eksponencijalni rast (Slika 10.), realniji i puno bliži prirodnom rastu.



Slika 9. Logistički rast

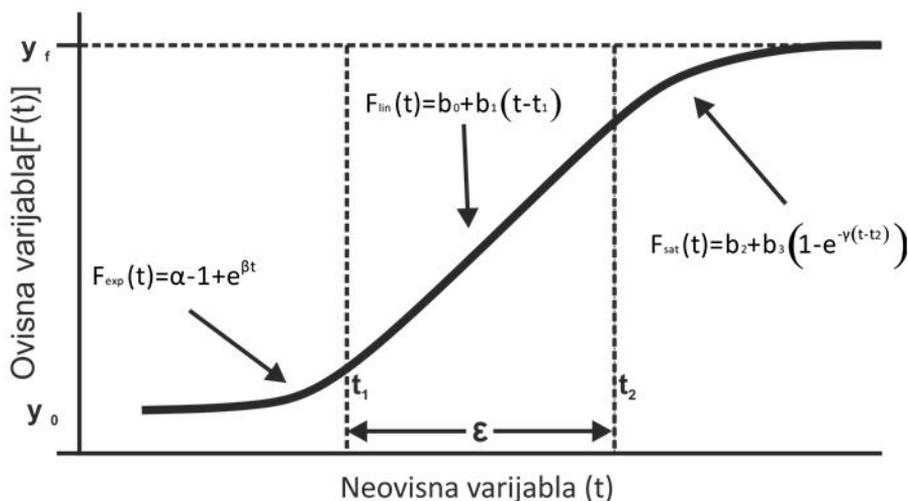
Dva su osnova pristupa proučavanju dinamike *homeostaze* (grč. ὁμοιος = jednak, sličan; στάσις = stajanje, zastoje, zaustavljanje) ekosustava: *deterministički* i *kaotični*, pri čemu je važno naglasiti da se fenomen kaotične dinamike ekosustava javlja samo kod višegodišnjih ciklusa populacijske dinamike, a nikad unutar jedne godine. Agroflocenoze, u principu, imaju vrlo malu stabilnost jer unutar njih nedostaje većina faktora autoregulacije, ali moguće ih je održati stabilnim samo neprestanim intervencijama čovjeka, dakle agrotehnikom.



Slika 10. Komparacija eksponencijalnog i logističkog tipa rasta populacije

2.4.3. Fazni model rasta

Većina živih organizama pokazuje jasnu ritmiku rasta, odnosno postoje razdoblja njihovog života u kojima je brzina rasta različitog intenziteta i tipa. Najčešće takav fazni rast rezultira krivuljom u obliku slova S ili *sigmoidnom krivuljom* koja ima početni eksponencijalni dio, srednji linearan i završni asimptotskog tipa (saturacijska faza). *Richardova funkcija* (1959.) objedinjuje sva tri modela rasta (Slika 11.).



Slika 11. Richardova funkcija faznog rasta ili generalizirana logistička krivulja
Richardovu funkciju, ili *generaliziranu logističku krivulju*, predstavlja sljedeći izraz:

$$Y(t) = A + \frac{K - A}{(1 + Qe^{-B(t-M)})^{1/\nu}} \quad (7)$$

Y = visina, masa i dr., t = vrijeme, A = donja asimptota (polazna veličina), K = gornja asimptota (maksimalna veličina; kad je $A = 0$ tada je K kapacitet), B = rata rasta; $\nu > 0$ (utječe na maksimalnu veličinu), Q = ovisi o vrijednosti $Y(0)$, M = vrijeme najvećeg rasta kad je $Q = \nu$.

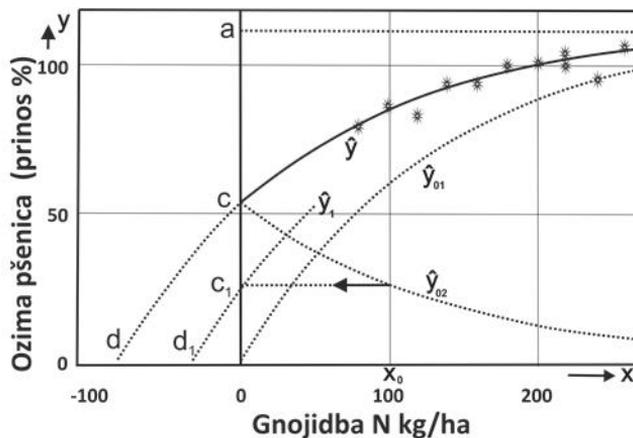
Zapravo, Richardova funkcija faznog rasta sadrži tri dijela faze rasta (Slika 11.):

$$y = F(t) = \left\{ \begin{array}{ll} F_{\text{exp}}(t) & \dots \text{ za } t_0 \leq t \leq t_1 \\ F_{\text{lin}}(t) & \dots \text{ za } t_1 < t \leq t_2 \\ F_{\text{sat}}(t) & \dots \text{ za } t > t_2 \end{array} \right\} \quad (8)$$

Fazni model rasta jasno pokazuje značaj vremena kao fizikalne veličine (posebna dimenzija rasta populacije) koja se označava kao *fiziološko vrijeme*. Kakav je odnos između vremena i dinamike rasta nekog ekološkog sustava, posebice agrofitocenoze, ima li vrijeme za ekosustav značenje *Newtonovog* apsolutnog i univerzalnog vremena?

Ne, jer *biološko vrijeme* određuje *biološki sat* kojim se mjeri *fiziološko vrijeme* odgovorno za rast i razvitak svih živih organizama i životnih zajednica. Na fiziološko vrijeme utječe velik broj biotskih (temperatura, svjetlost itd.) i abiotskih faktora (koncentracija hormona, intenzitet metabolizma itd.) pa rast i razvitak mogu imati u nekom periodu oblik *linearne*, *logističke*, *Weibullove*, *normalne* ili pak neke druge funkcije.

Vrlo često se za analizu rasta bioloških sustava koristi još *Mitcherlichova* funkcija (Slika 12.).

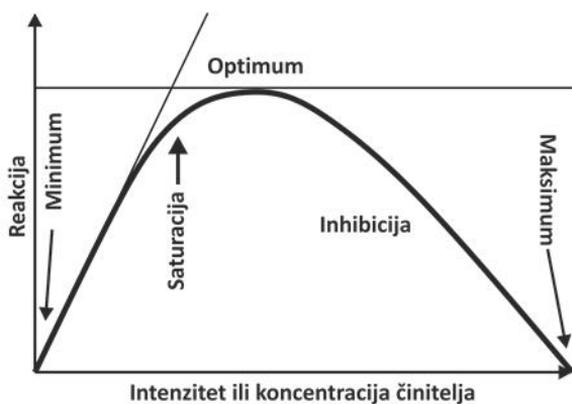


Slika 12. Mitscherlichova funkcija rasta

2.5. Homeostatski mehanizmi

Homeostazom označavamo *stanje dinamičke ravnoteže živih komponenti ekološkog sustava*, premda oni nisu nimalo statični jer podliježu stalnim promjenama pod utjecajem mnogobrojnih abiotskih i biotskih faktora. Stoga ekosustav treba promatrati kao složeni dinamički sustav jer posjeduje vrlo različite mogućnosti prilagođavanja i održavanja određene dinamičke ravnoteže biološke komponente (*održivost ekosustava*), što se kod sezonskih promjena ekoloških faktora manifestira ciklusima u sastavu biocenozе uz promjenu količine tvari i energije unutar svakog ekosustava. Kod jačih promjena intenziteta faktora (ili pojave novog čimbenika, npr. požar, poplava, jak napad bolesti ili štetnika) svaki ekosustav mora biti sposoban reagirati na bilo koji stres (*otpornost ekosustava*) ili pak slijedi jasna promjena sastava biocenozе koja se u ekologiji naziva *sukcesija*.

Prirodni ekosustav čiji se sastav vrsta značajno ne mjenja u duljem vremenskom periodu (200 - 500 godina) naziva se *zreo ekosustav* ili *klimaks zajednica*. Ipak, ni klimaks zajednice nisu izrazito statične, već doživljavaju manje promjene, ali u njima ne dolazi do kumulativne izmjene zastupljenosti i brojnosti vrsta pa je u dužem razdoblju stanje tog ekosustava relativno stabilno. Takvo, relativno stabilno, stanje ekosustava naziva se *dinamička ravnoteža* ili *homeostaza*. Kad je ekosustav izložen usmjerenoj, kumulativnoj ili neslučajnoj promjeni, dolazi do sukcesije ili pojave tzv. *serijskih bicozoza*, stoga je često moguće predvidjeti narednu biljnu zajednicu, sve do klimaks vegetacije. Predviđanje je jednostavno kad je u pitanju *primarna sukcesija* (bez prethodne vegetacije), a puno teže kod sekundarnih *sukcesija* (kultivacija prirodnog biotopa), iako nakon nekog vremena (5 - 10 godina) neobrađivano zemljište poprima karakter primarne sukcesije (pojava stare poljske sukcesije).



Slika 13. Reakcija biljaka na vanjske čimbenike

U postizanju i održavanju ravnoteže nekog ekosustava (*samoreprodukcija*) djeluje niz čimbenika koji imaju jasno izražena svojstva regulacije, odnosno takav mehanizam funkcionira po principu *feedback* (*povratne sprege*) koji sprječava dominantnost pojedinih organizama u zajednici ili ulazak nekih drugih u nju. *Pozitivni feedback* se može pojednostavljeno opisati kao *domino efekt* (ili *efekt snježne lavine*) i ekosustav najčešće

vodi u smrt, ali je istovremeno i pozitivna sila koja prouzrokuje sukcesiju u kojoj su neke druge vrste bolje adaptirane te preuzimaju glavnu ulogu. *Negativni feedback* prouzrokuje odgovor ekosustava po *principu termostata* (npr. velika množina plijena povećava brojnost predatora i obrnuto).

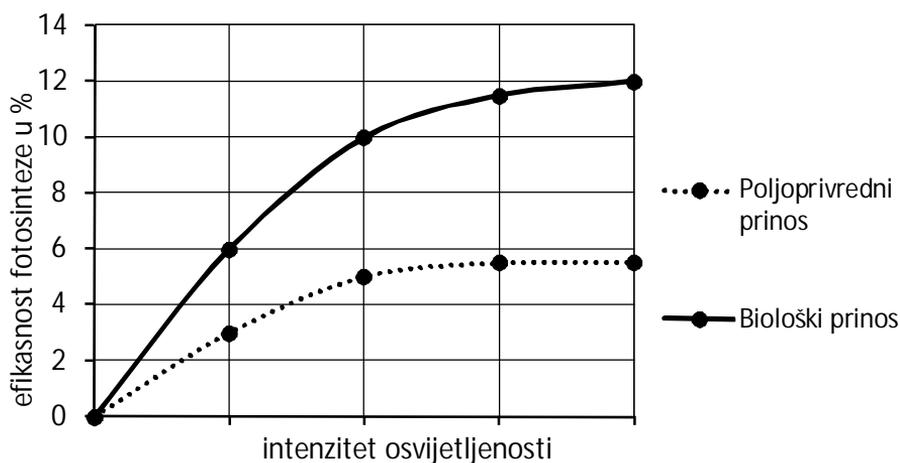
Jedan od najznačajnijih principa djelovanja ekoloških faktora je *saturacija*, odnosno porastom intenziteta nekog čimbenika dostiže se *prag djelovanja* iznad kojeg on počinje primjetno utjecati na ekosustav. Daljim porastom intenziteta postiže se najveći učinak, tj. *optimum* (*zasićenje* ili *saturacija*) tog čimbenika nakon čega je njegovo djelovanje preintenzivno i započinje djelovati inhibicijski, sve do letalnog učinka (Slika 13.).

Unutar prirodnog ekosustava dolazi do jasne konkurencije između jedinki iste vrste prema lokalnim ekološkim čimbenicima (*intraspecifična kompeticija*) i između pojedinih vrsta (*interspecifična kompeticija*), ali i *kooperacije* koje se događaju unutar grupe, izoliranih jedinki (*Alleov efekt*) ili između jedinki različitih vrsta (*sinergizam, simbioza*). Važno je naglasiti da što je više različitih vrsta organizama u ekosustavu (*biološka raznolikost* ili *biodiverzitet*), on je otporniji na promjene i lakše uspostavlja homeostazu. Drugim riječima, što je više raznih životnih oblika u ekosustavu ili su veće razlike među stanovnicima, njihova zajednica je zdravija i prilagodljivija (*elastičnost ekosustava*). Nažalost, ta činjenica je za najveći broj ljudi neprihvatljiva jer je koncept konkurentnosti suprotan ljudskom poimanju ravnoteže i većina još uvijek vjeruje da je čovjek iznad prirode, da je ona stvorena za čovjeka i da je on kontrolira. Drugim riječima, ljudi vjeruju kako priroda funkcionira kao mehanizam po određenim pravilima, dakle, kao komplicirani stroj koji se lako kviri. Stvarnost je posve drukčija, jer elementi ekosustava, dakle priroda, funkcioniraju sinergistički, odnosno cjelina je više od zbroja svih komponenti koje su povezane (*suživot* ili *esencijalna simbioza*).

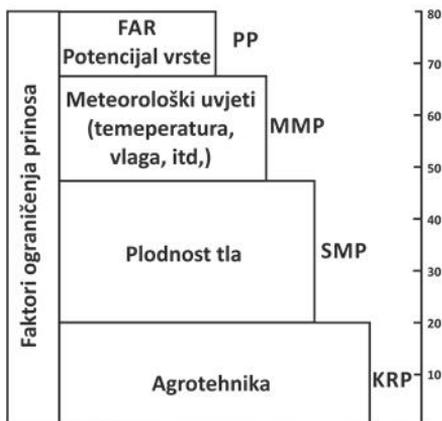
Intenzitet djelovanja nekog abiotskog čimbenika iznad optimalnog u agronomiji se označava kao *luksuzno* djelovanje (npr. *luksuzna gnojidba* označava primjenu veće doze gnojiva od potrebne u konkretnim agroekološkim uvjetima). Optimizacija faktora prinosa, sukladno ekološkim uvjetima i potencijalu rodnosti najznačajnije je pitanje primarne organske produkcije. Naime, povećanje intenziteta osvjetljenosti čvrsto i pozitivno korelira s ukupnom masom akumulirane organske tvari (*biološki prinos*) i nešto slabije s veličinom prinosa (*poljoprivredni prinos*), odnosno porast poljoprivrednog prinosa uz porast intenziteta osvjetljenosti prati samo do određene granice porast ukupne biološke mase. Omjer biološkog (ukupnog) i poljoprivrednog (*merkantilnog*) prinosa naziva se *žetveni indeks* (postotak „jestivog“ dijela organske mase), a različit je ovisno o vrsti i kultivaru (npr. kod pšenice je ~ 45 % uz 600 - 700 klasova/m²). Taj fenomen proporcionalnog opadanja učinkovitosti pojedinog abiotskog čimbenika s porastom njegovog intenziteta zapravo je posljedica međusobne čvrste povezanosti, odnosno jedinstva svih fizioloških procesa i njihove jasne interakcije s okolišem. Teorijska (biokemijska i termodinamička) učinkovitost fotosinteze iznosi ~ 25 %, međutim postotak konverzije Sunčeve svjetlosti u energiju organskih spojeva ne prelazi kod viših biljaka u optimalnim okolnostima 15 - 20 %, a u poljskim uvjetima našeg klimatskog područja realno iznosi 0,5 - 2 %, ili čak i manje (Slika 14.).

Procjena visine mogućeg prinosa (Slika 15.) vrlo je složena zbog karaktera i brojnosti čimbenika koji djeluju na tvorbu organske tvari. Najčešće se procjena temelji na potencijalu produktivnosti biljaka, odnosno usjeva. Prema tom načelu, agronomska

produktivnost može biti različita, ovisno o agroekološkim i klimatskim uvjetima i može se izračunati uz pomoć računalnih simulacija.



Slika 14. Rast biološkog i poljoprivrednog prinosa i učinkovitost svjetlosti



Slika 15. Faktori ograničenja prinosa

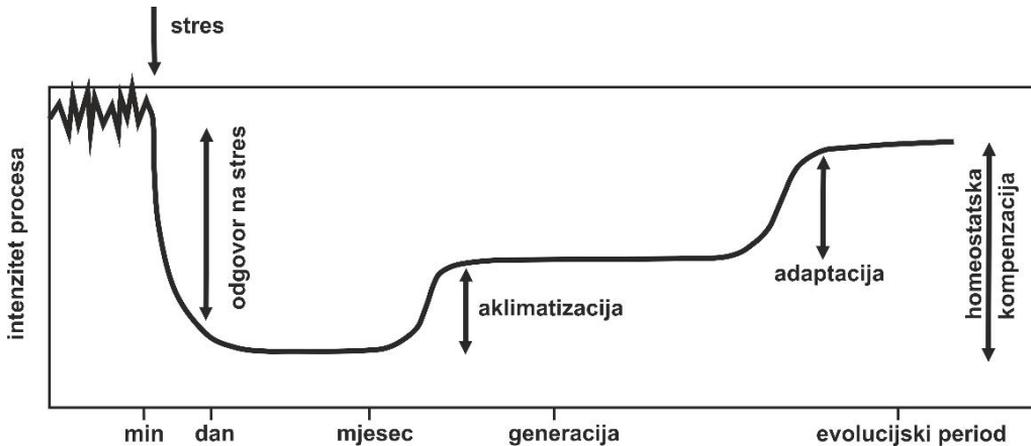
PP = potencijalni prinosi; MMP = meteorološki mogući prinos; SMP = stvarno mogući prinos; KRP = komercijalno realni prinos; FAR = fotosintetski aktivna radijacija

2.6. Stres

Stres je svako stanje biološkog sustava koje odstupa od optimuma, premda se često definira i kao djelovanje bilo kojeg abiotskog i/ili biotskog čimbenika koji nepovoljno utječe na rast i razvitak biljaka. Biljke se mogu prilagoditi uvjetima stresa pri čemu je *aklimatizacija* jačanje otpornosti na stres (plastično i reverzibilno) nakon kraćeg

izlaganja nepovoljnom utjecaju, a *adaptacija (prilagodba)* se odnosi na genetski određen stupanj otpornosti na stres. Biljke su izložene mnogim oblicima stresa okoliša čiji intenzitet mogu tolerirati. Kad je taj prag stresa prekoračen, biljke će trpjeti stres, a ako je stres dovoljno žestok, biljka može umrijeti (Slika 16.).

Biološko stanje može biti stres za jednu biljku, a da je istovremeno optimalno za druge biljke. Stoga je najpraktičnije definirati biljni stres kao nepovoljne uvjete, odnosno negativnu silu koja koči normalno funkcioniranje biljke.



Slika 16. Aklimatizacija (individualni) i adaptacija (dugovremenski genetski odgovor) na stres

Dakle, stres izazivaju *stresni (abiotiski i biotski) čimbenici*, a *stresna reakcija* biljaka je *biološka napetost (Levittov koncept)* koja se javlja kada stresni faktor prijeđe prag saturacije. Prvo se zapažaju tzv. *alarm reakcije* koje imaju zadaću postizanja *stanja otpornosti (restitucijska faza)* kojom se organizam pokušava adaptirati na stresno djelovanje. Duljom stresnom akcijom ili pojačanjem čimbenika stresa, organizam dolazi u *stanje pražnjenja (relaksacijska faza)* koje je iznuđeno i nenormalno te može dovesti, ako potraje dulje, do smrti. Otežani uvjeti života potiču razviti adaptacija, a u duljem, višegodišnjem periodu i razviti mehanizama tolerancije ili dolazi do izumiranja neotpornih vrsta i pojave sukcesije unutar ekosustava.

Budući da su biljke vezane za mjesto na kojem rastu (*sesilni organizmi*), one imaju ograničenu mogućnost izbjegavanja nepovoljnih uvjeta u svom okruženju, npr. ekstremne temperature, nestašicu vode, nedostatak ili suvišak svjetla ili hranjivih tvari, ozljeđivanje (vjetar, grad, herbivori) ili napad patogena (bakterije, gljivice, virusi, viroidi). Stoga su biljke razvile sofisticirane i vrlo različite oblike molekularno-kemijske strategije (promjene u rastu i izgledu tj. *morfološke* i *anatomske promjene*, te pripreme

za nepovoljne uvjete tj. *proces kaljenja*) kako bi izbjegle abiotske ili biotske stresove. Priprema biljaka na stres podsjeća na sposobnost pamćenja, ali taj mehanizam memoriranja, za razliku od životinja, ne ovisi o živčanom sustavu pa se najčešće koristi izraz „*otisak stresa*“. Taj fenomen vjerojatno ima uzrok u promjeni koncentracije ključnih signalnih metabolita, odnosno proteina, ili pak čimbenicima *genske transkripcije*.

Brojna recentna istraživanja razjasnila su mehanizam prilagodbe biljaka pomoću epigenetske kontrole stresa. *Epigenetska kontrola stresa* biljaka uključuje regulaciju gena i fenotipske promjene kao odgovor biljaka na stres. Istraživanja su pokazala da kao odgovor na stres dolazi do metiliranja DNA što rezultira fenotipskim varijacijama biljaka. Pokretljivost *transpozona* (DNA sekvence koje mogu promijeniti svoju poziciju unutar genoma), *siRNA* (*Small interfering RNA*) i *metiltransferaza* sudjeluju u procesu metilacije DNA.

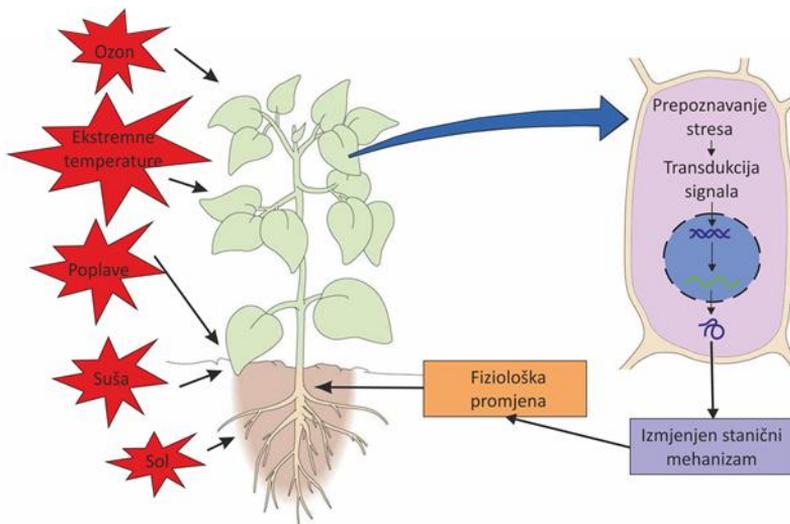


Slika 17. Mehanizam memoriranja stresa (stresni otisak) biljaka

Moguće je da *epigenetski faktori* („iznad“ gena) izazivaju dugoročne promjene u genima ili pak njihovoj ekspresiji, odnosno signali iz okoline utječu na regulaciju *genske ekspresije* (Slika 17.), što dovodi do povećane genomske fleksibilnosti te se prenosi i na naredne generacije. Moguće bi se mutacije dogodile kod vrlo malog broja biljaka, te se transgeneracijski efekt „pamćenja“ stresa veže samo uz epigenetsku ekspresiju gena.

Stres se najčešće povezuje s nepovoljnim djelovanjem vanjskih (abiotskih), odnosno *preživljavanjem (tolerancijom na stres)* nepovoljnih uvjeta, premda, zbog tolerantnosti

biljaka na određene nepovoljne uvjete, ne mora doći do pojave stresa. Tolerancija na stres označava sposobnost biljaka da se prilagode nepovoljnim uvjetima tako da moguća šteta bude mala ili izbjegnuta. Djelovanje nepovoljnih vanjskih čimbenika može se, gledano s gospodarskog aspekta uzgoja biljaka, dogoditi u nekoliko minuta (npr. nepovoljna temperatura zraka), nekoliko dana (nedostatak vode u tlu), a nedostatak hranjivih tvari može stresno djelovati na biljke i više mjeseci, odnosno efekt stresa je *latentan* pa biljke brže stare (*senescencija*), odnosno sazrijevaju uz smanjeni prinos. Ako je djelovanje stresa slabo izraženo (*sublatentno*), biljke se mogu prilagoditi na stres fiziološkim promjenama na razini stanice i na razini cijelog organizma (*fiziološka adaptacija*).



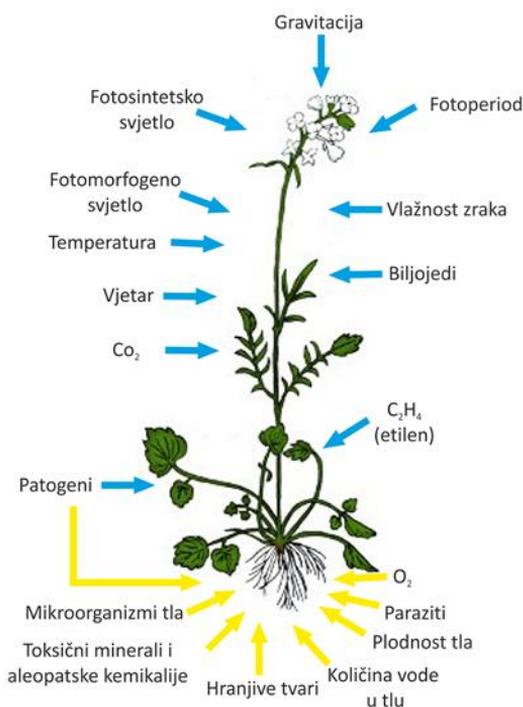
Slika 18. Opći mehanizam reakcije biljaka na abiotički stres

Stresni faktori najčešće djeluju povezano (i kumulativno) što se označava *stresnim sindromom*. Primjerice, nedostatak vode često je povezan s visokom temperaturom, dok nedostatak vode u tlu može izazvati *solni udar* (npr. kod primjene mineralnog gnojiva u suhom tlu) zbog povećanog saliniteta tla.

Živi organizmi mogu reagirati dvojako na stres, odnosno mogu biti u izvjesnoj mjeri tolerantni na stres ili ga pokušati izbjeći. Izbjegavanje stresne situacije najčešće podrazumijeva određenu *morfološku* ili *fiziološku adaptaciju* u jednoj generaciji. Npr. biljka će izbjeći sušu ako razvije dovoljno dubok korijenov sustav, dok *tolerancija* pretpostavlja jasne morfološke, odnosno fiziološke promjene stečene kroz više generacija (npr. otpornost na sušu kserofita).

Fiziološki mehanizmi biljne reakcije na stres izlažu se posebno, u okviru pojedinih stresnih okolnosti, s posebnim naglaskom na agrotehničke mjere sprječavanja ili umanjenja negativnih posljedica uzrokovanih stresom.

Vrlo značajan problem ekofizioloških istraživanja je pitanje kako biljke reagiraju na značajne otklone od optimalnih uvjeta okoliša i takve reakcije ekosustava se označavaju kao *fiziologija stresa* (Slika 18. i 19.). *Biološki stres* je zapravo posljedica drastične ili štetne promjene u okolišu (*fizikalni stres*) koja se manifestira smanjenim rastom ili razvitkom biljaka, pri čemu pojam *biološka napetost* označava njihove smanjene ili promijenjene biološke funkcije. Tako smanjenje svjetlosti (*akcija*) trenutno reducira intenzitet fotosinteze (reakcija) uz pojavu stresa, pa je u tom slučaju smanjenje fotosinteze zapravo stanje biološke napetosti. *Elastična biološka napetost* ne izaziva trajne posljedice i organizam se može vratiti u prethodno, normalno, stanje nakon prestanka djelovanja čimbenika izazivača stresa, dok *plastična biološka napetost* ostavlja trajne posljedice (niska ili visoka temperatura, suša itd.).



Slika 19. Faktori odgovorni za reakciju biljaka na stres

3. Ekološka kriza i poljoprivreda

Tlo je najveći i najznačajniji prirodni resurs čovječanstva i kritična komponenta u procesu proizvodnje hrane. Pretjeranim i/ili neodgovornim korištenjem tla dolazi do pada njegove produktivnosti uz različiti stupanj degradacije, a proces upropaštavanja tla gotovo je uvijek jednosmjernan, bez realne mogućnosti vraćanja u prethodno stanje. U procesu degradacije tla promjene mogu biti prividno male, barem u životu jedne ljudske generacije, što smanjuje potrebnu pozornost i odlaže pravovremeno poduzimanje mjera za zaustavljanje destruktivnih procesa. Stoga briga o zemljišnim resursima, njegovim prirodnim bogatstvima i biološkoj raznolikosti sve više zaokuplja širu populaciju, a ne samo poljoprivredne proizvođače te postaje odgovornost cjelokupne društvene zajednice. Naime, globalne promjene okoliša nepovratno mijenjaju geobiosferu Zemlje te utječu na život velikog dijela svjetskog stanovništva. Promjene mogu biti prirodne i/ili antropogene (izazvane ljudskom aktivnošću).

Ekološko opterećenje okoliša = broj stanovnika × tehnologija × životni standard

Tehničko-tehnološkim razvojem, uz pojačanu globalnu industrijalizaciju svih gospodarskih grana na našoj planeti, sve je agresivniji pritisak na pojedine ekosustave i biosferu u cjelini, a u pojedinim društvima dostignuta je kritična točka propadanja pojedinih ekosustava, što se sve češće označava pojmom *ekološka kriza*. Ekosustav, napadnut izvana doživljava štetu, a kod jačeg i duljeg opterećenja potpunu propast. S druge strane, obnova ekosustava je spora, često i nemoguća u kratkom vremenu, mjereno duljinom ljudskog života. Primjerice, šuma će se obnoviti tek nakon 50 - 100 godina (*inherentno vrijeme* nekog sustava). Moderna tehnologija sve brže uništava prirodu i sve su češći i radikalniji zahvati u prirodnom okolišu od kojih se priroda ne stiže oporaviti pa je to „jednosmjerni put bez povratka“, a jasne promjene zapažaju se već u životnom vijeku jedne generacije. Svi bismo trebali postaviti jednostavno pitanje: Zašto svaka generacija ljudi živi samo za sebe i smatra da su za onečišćenje prirode krivi oni iz prethodnog naraštaja? *Ekološka kriza je ponajprije kriza morala i zbiljski prijezir spram čovjeka. (Ivan Pavao II.)*

Intenzivna poljoprivredna proizvodnja današnjice podrazumijeva „visoku“ tehnologiju, uključujući i visok stupanj kemizacije. Luksuzna uporaba mineralnih gnojiva i nepotrebno visokih doza pesticida postupno mijenja prirodna svojstva tla, a podzemnim vodama djeluje negativno i na širu životnu sredinu. Zbog toga se danas u poljoprivrednoj proizvodnji javljaju nove tendencije koje pokušavaju očuvati prirodni okoliš smanjivanjem ili potpunim izostavljanjem „neprirodnih“ *inputa* (mineralna

gnojiva, pesticidi i dr.) te je sve više *zelenih*, pristalica očuvanja prirodne životne sredine, čiji se pokret širi i u proizvodnji tzv. „*zdrave hrane*“, odnosno alternativnoj poljoprivredi.

3.1. Tradicionalna poljoprivreda

Poljoprivredna proizvodnja u predmodernom društvu najbližnja je današnjoj ekološkoj (organskoj) proizvodnji hrane. Takav način proizvodnje hrane je radno intenzivan, tehnološki na niskoj razini, utemeljen na obiteljskom gospodarstvu, svaštarski i snažno kulturno vezan za seoski, tradicionalni način života i gotovo je napušten, izuzev u nekim lokalno specifičnim proizvodnjama koje, ako su proizvodi brendirani i/ili ugrađeni u turističku ponudu, mogu biti ekonomski profitabilne.

3.2. Konvencionalna proizvodnja hrane

Konvencionalna, intenzivna poljoprivreda ima sve odlike industrijske proizvodnje (primjena mehanizacije, kemijskih, prirodnih i sintetskih preparata kao što su gnojiva, pesticidi, aditivi, masovna proizvodnja na velikim površinama i dr.). Intenzivna agrotehnika, posebice gnojidba i zaštita bilja, često prekomjerno onečišćuje i devastira prirodni okoliš, što opravdano izaziva nezadovoljstvo potrošača uz gubitak povjerenja u kakvoću i zdravstvenu ispravnost hrane. Posljedica je sve veća potražnja *ekološki (organski) proizvedene hrane* uz sve jači nadzor u konvencionalnoj proizvodnji, jer potrošači imaju pravo na sigurnu i kvalitetnu hranu (EC 178/2002, Zakon o hrani, NN 46/2007).

Pretjerana eksploatacija tla, općenito ekosustava, ide na štetu njegove plodnosti i potkopava sposobnost biosfere da održi potrebnu razinu proizvodnju hrane, ali i osigura kontinuirani protok drugih dobara i usluga neophodnih za dugotrajni ljudski opstanak, uključujući i održavanje slatkovodnih resursa, regulaciju klime i kvalitete zraka te pad zaraznih bolesti. Stoga se na globalnoj razini, u interesu uravnoteženja proizvodnje hrane i produktivnosti poljoprivrednog zemljišta, predlaže ograničenje obradivih površina na 15 %, a trenutno se koristi nešto manje (~ 12 %).

3.3. Integrirana proizvodnje hrane

Integrirana, odnosno održiva, biljna proizvodnja razuman je kompromis između konvencionalne i ekološke. Pridržavanje principa koji poljoprivrednu djelatnost usklađuju s ekološkim, ali i ekonomskim načelima, odnosno način korištenja zemljišta kojim se najbolje mogu ostvariti ciljevi gospodarske i ekološke održivosti, najbolje se opisuje izrazom „*dobra poljoprivredna praksa*“ (*Good Agricultural Practice* ili *GAP*), naročito zbog proklamiranih ciljeva:

- a) prihvatljivo ekološko opterećenje okoliša
- b) očuvanje i podizanje plodnosti tla prirodnim putem
- c) čuvanje i poticanje biološke raznolikosti.

Kakvoća (zdravlje tla) poljoprivrednog zemljišta i održiva (integrirana) poljoprivredna proizvodnja su temelj dostatne količine hrane za prehranu stanovništva Zemlje. U tom smislu kakvoća (zdravlje tla) je neophodna za dobrobit i produktivnost poljoprivrednih i prirodnih ekoloških sustava, a održivo korištenje zemljišnih resursa neophodno je danas, kao i u budućnosti. Budući da je kakvoća tla njegovo bitno svojstvo koje se ne može izravno mjeriti, niti se mogu u kratkom vremenu, npr. ljudskom vijeku, utvrditi značajne promjene njegove produktivnosti, neophodno je zemljišne resurse mudro i odgovorno koristiti u proizvodnji hrane, kao i za druge namjene. Važno je naglasiti kako se odgovorno upravljanje tlom svodi na optimizaciju proizvodnje hrane bez štetnog utjecaja na okoliš, dok je u prirodnim ekosustavima upravljanje u odnosu na početno stanje ili mogućnost buduće promjene.

3.4. Ekološka ili organska proizvodnja hrane

Važno obilježje ekološke poljoprivrede je *holizam*, odnosno integrirani pristup poljoprivrednoj proizvodnji koji, pored ekološke, gospodarske, socijalne, zdravstvene i fizičke dimenzije, podrazumijeva i određeni duhovni koncept.

Spiritualna dimenzija ekološke poljoprivrede naglašava tragičnost suvremene civilizacije koja je čovjeka iz sfere *prirode* gotovo u potpunosti smjestila u sferu *kulture*. Budući da suvremena civilizacija preferira kulturu u odnosu na prirodu, što je u binarnim parovima uobičajeni obrazac ponašanja gdje prvi u paru ima povlašteni položaj.

Ekološka poljoprivreda je praksa koja spaja prekinute veze između čovjeka i prirode, tj. podrazumijeva izravni fizički kontakt između čovjeka i zemlje kojim nas vraća u prirodne cikluse koji pokreću iscjeliteljske procese.

Bez obzira na spiritualnu dimenziju ekološke poljoprivrede, a koja može odbiti skeptične racionaliste i one koji vjeruju u znanstvenu paradigmu, treba imati na umu da ekološka poljoprivreda nema alternativu. Naime, konvencionalna poljoprivreda u Hrvatskoj je drugi najveći uzročnik onečišćenja tla, vode i zraka (iza prometa) što je dobro poznato i u političkoj sferi gdje se donose odluke.

Ekološka proizvodnja hrane (organska, biološka) poseban je sustav održivoga gospodarenja u poljoprivredi i šumarstvu koji obuhvaća uzgoj bilja i životinja, proizvodnju hrane, sirovina i prirodnih vlakana te preradu primarnih proizvoda, a uključuje sve ekološki, gospodarski i društveno opravdane proizvodno-tehnološke metode, zahvate i sustave, najpovoljnije koristeći plodnost tla i raspoložive vode, prirodna svojstva biljaka, životinja i krajobrazu, povećanje prinosa i otpornosti biljaka s pomoću prirodnih sila i zakona, uz propisanu uporabu gnojiva, sredstava za zaštitu bilja i životinja, sukladno s međunarodno usvojenim normama i načelima. *Ekološki proizvod* je onaj proizvod koji je proizveden i označen sukladno s odredbama *Zakona o ekološkoj proizvodnji poljoprivrednih i prehrambenih proizvoda* i propisa donesenih na temelju njega.

Ekološka poljoprivreda definirana je od strane Međunarodnog udruženja za razvoj organske poljoprivrede (International Federation of Organic Agriculture Movements - IFOAM) te prihvaćena u programima Organizacije ujedinjenih naroda (WHO i FAO) i Vijeća Europske unije.

3.5. Zelena revolucija

Budući da je merkantilni prinos usjeva funkcija fotosintetske produkcije, gubitaka disanjem i žetvenog indeksa (odnosa između merkantilnog i biološkog, odnosno ukupnog prinosa organske tvari), lako je zaključiti da povećanje prinosa snažno ovisi o strukturi usjeva (pokrovnost, sklop, oblik, površina i položaj lišća i dr.) te uz selekciju sorata s većim žetvenim indeksom prinos značajno raste. Primjerice, vrlo je važno da gornje lišće bude više uspravno, a donje više položeno kako bi svjetlost bolje prodirala do cjelokupne asimilacijske površine. Stoga je selekcija i uzgoj niskih sorti izazvala veliku, tzv. *zelenu revoluciju* u poljoprivredi.

Prva zelena revolucija dogodila se između 1950. i 1960. godine selekcijom visokoprinosnih sorti i unapređenjem agrotehničkih mjera uzgoja (američki selekcioner Norman Borlaug dobio je Nobelovu nagradu za mir 1970. god. za svoj rad na oplemenjivanju pšenice u Meksiku). Selekcijom sorte riže IR8 u Kini s uspravnim lišćem i poboljšanim žetvenim indeksom, započinjje i zelena revolucija u Aziji.

Osim oplemenjivanja, zelena revolucija zahvaljuje i intenzivnoj agrotehnici uz veću primjenu mineralnih gnojiva, navodnjavanja, pesticida i suvremene mehanizacije. Zelena revolucija pokrenuta je samo većom produktivnošću žitarica, dok kod drugih usjeva nije bilo vidnog napretka. Znanstvenici su koncentrirali svoje napore samo na prinos pa su nove, visokoprinosne sorte često bile osjetljive na bolesti i štetnike.

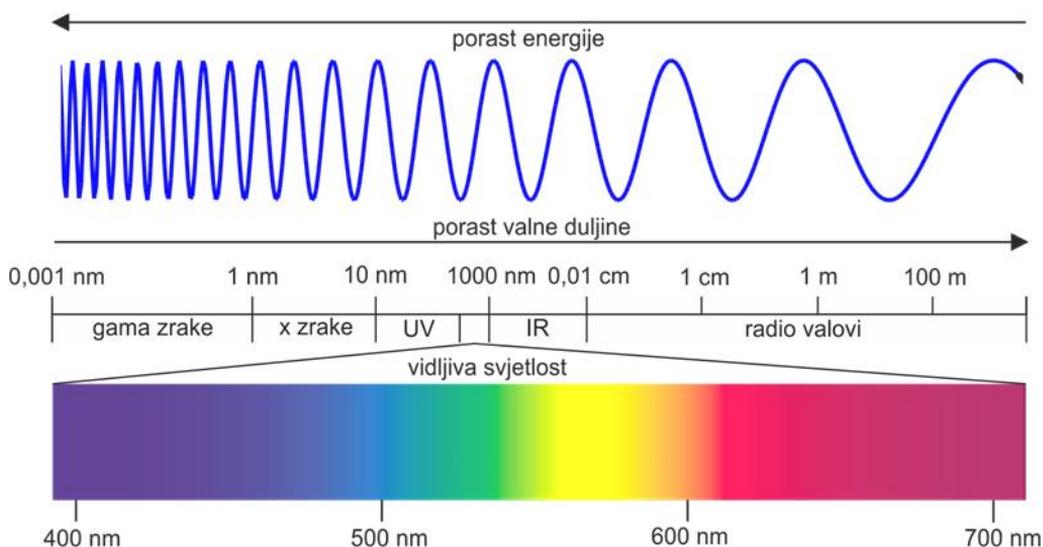
Druga zelena revolucija rješava već spomenute nedostake te istražuje povećanje potencijala fotosinteze i asimilacijske površine, povećanje kapaciteta za akumulaciju asimilata i toleranciju na stres okoliša. Čini se da je poboljšanje fotosinteze budućnost poljoprivrede te se uz strukturu usjeva sve više obraća pozornost na efikasnost fotosinteze i duljinu vegetacije. Takva poboljšanja moguća su unapređenjem hibridne snage, ali i transferom DNA putem genetskog inženjeringa. U genetskom inženjeringu RuBisCO (*Ribuloza-1,5-bisfosfat karboksilaza oksigenaza*) trenutno je najvažniji cilj, jer je to ključni enzim fotosinteze (karboksilacije), ali i oksidacije RuBP (*ribuloza 1,5-bisfosfat*). Premda je RuBisCO najzastupljeniji protein u živom svijetu, reakcija karboksilacije je glavni korak koji ograničava brzinu u cijelom procesu fotosinteze (RuBisCO može fiksirati samo 3 - 10 molekula $\text{CO}_2 \text{ sec}^{-1}$). Prirodne varijacije u kinetičkim svojstvima enzima RuBisCO ukazuju da je moguće mijenjati enzim i ubrzati aktivnost karboksilacije u odnosu na oksigenaciju (CO_2/O_2) i povećati fotosintetsku stopu, a time i prinos biljaka.

U genetskom inženjeringu poboljšanja efikasnosti fotosinteze, drugi važan cilj je enzim *fosfoenolpiruvat karboksilaza* (PEPC), koja katalizira prvu reakciju karboksilacije kod C-4 tipa fotosinteze. Naravno, veća učinkovitost fotosinteze u C-4 biljkama ne ovisi samo od PEPC već i o nizu drugih enzima, pa su istraživanja u tom smjeru na samom početku. Genetičko inženjerstvo usmjereno je stoga i na druge fotosintetske enzime, npr. *saharoza-P-sintetazu* (SPS) i ADP-glukozopirofosforilazu (AGPaza) koji sudjeluju u sintezi saharoze i škroba. Genetski inženjering je za sada glavna nada u dobivanju sorti s visokom učinkovitošću fotosinteze. Međutim, iako istraživanje fotosinteze ima koristi od tehnika molekularne biologije, one dopuštaju samo mehanicističko razumijevanje procesa te je do praktične regulacije fotosintetske učinkovitosti još daleko.

Druga revolucija bit će nastavak prve, ali uz nova obilježja, posebice u povećanju fotosintetske učinkovitosti, ali i poboljšanju kvalitete zrna u smislu sadržavanja više tvari važnih za ljudsko zdravlje, postizanje otpornosti na herbicide itd. Nova zelena revolucija započela je na prijelazu u treći milenij masovnijim uzgojem GMO (*genetski modificirani organizmi*) biljaka tako da je 2012. već bilo zasijano $1,7 \times 10^8$ ha (1,7 mil. km²), a u Europi samo 132 000 ha.

4. Fotosinteza

Fotosinteza je u živom svijetu jedinstveni fizikalno-kemijski mehanizam energetskog *inputa* kojim biljke, alge i fotosintetske bakterije koriste svjetlosnu energiju za sintezu organske tvari. To je temeljni fiziološki proces koji omogućuje cjelokupan život na Zemlji. S kemijskog aspekta fotosinteza predstavlja niz reakcija oksidacije i redukcije u kojima se pomoću svjetlosne energije iz niskomolekularnih organskih spojeva, vode i ugljikovog(IV)-oksida, u zelenim biljkama sintetizira složena organska tvar, najprije ugljikohidrati iz kojih transformacijama i resintezama nastaju svi ostali organski spojevi.

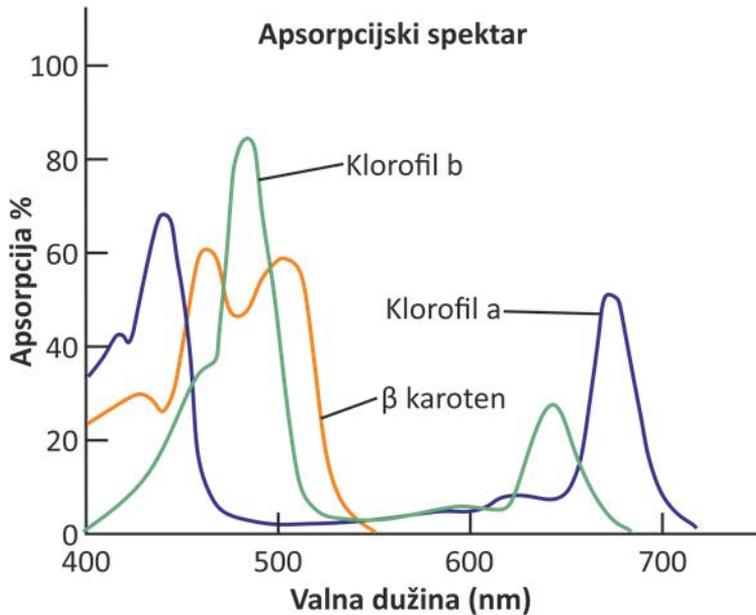


Slika 20. Spektralni sastav elektromagnetskog spektruma

Disanje je suprotan proces fotosintezi koji predstavlja energetski *output*, također kontroliran enzimatskim sustavima. Tijekom disanja elektroni se premještaju niz energetski gradijent, od organskih komponenti prema H^+ , koji s kisikom tvori stabilnu anorgansku molekulu vode.

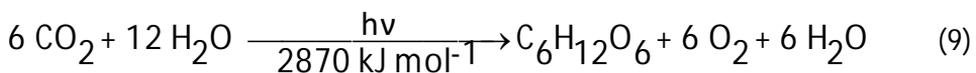
Fotosinteza koristi energiju vidljivog dijela svjetla (*fotosintetski aktivna radijacija*, FAR Slika 20. i 21.) kako bi elektrone pokretala „uzbrdo“, od vode do slabog akceptora ugljikovog(IV)-oksida (u daljnjem tekstu CO_2), te akumulacijom energije nastaju energetski bogati spojevi, organski lanci ugljika. Zelena biljka je prirodni i za sada jedini sustav pomoću kojeg se usvaja ugljik iz zraka i koji svjetlost kontinuirano transformira u kemijski oblik energije, premda ima u novije vrijeme i laboratorijskih pokušaja oponašanja takvog sustava konverzije svjetlosne energije.

Samo neznatan dio fotosintetske produkcije na Zemlji koristi se kao hrana, a ostatak koristi kao gorivo ili sirovina za industriju i slično. Velik značaj ovog procesa je za kruženje ugljika i drugih elemenata u prirodi. Kako je koncentracija CO₂ u atmosferi vrlo mala (0,038 % volumno), svake godine 10 % cjelokupnog CO₂ atmosfere se reducira do ugljikohidrata fotosintetskim organizmima.



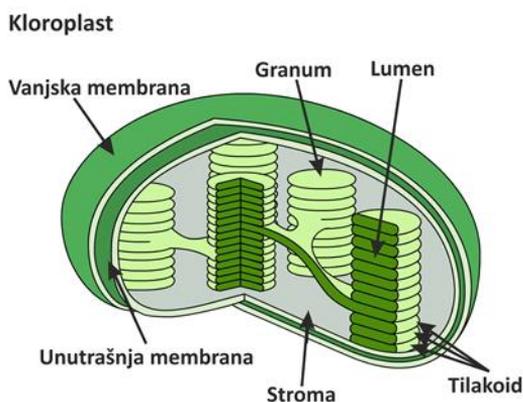
Slika 21. Spektar apsorpcije Sunčeve svjetlosti kloroplastnim pigmentima

Fotosinteza je vrlo kompleksan set fizikalno-kemijskih reakcija podržan složenom organskom strukturom unutar kloroplasta i zbog toga je energetski relativno nisko efikasan proces. Primjerice, za sintezu molekule šećera potrebno je 30-ak različitih proteina i vrlo kompliciran sustav biomembrana. Teorijski koeficijent iskorištenja usvojene svjetlosne energije iznosi ~ 22,4 %, a u praksi prosječno iskorištenje iznosi tek 0,5 - 2,0 % (za cijelu godinu) pa tu leže velike mogućnosti poboljšanja primarne produkcije što je temeljni zadatak ratarstva. Sumarno se fotosinteza može prikazati jednadžbom:



4.1. Struktura kloroplasta

Kloroplasti su stanične organele, ovalnog ili elipsoidnog oblika, duljine 4 - 6 μm , širine 1 - 2 μm . Broj kloroplasta u stanici lisnog parenhima je različit, ovisno o vrsti biljke i tkiva, starosti, a kreće se od nekoliko (spužvasti parenhim, mezofil) do 200 (palisadni parenhim) (Slika 23.).

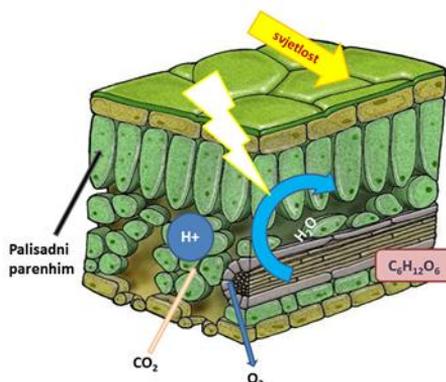


Slika 22. Građa kloroplasta

dok neke alge i više biljke osim *granalnih* imaju i *agranalne kloroplaste (dimorfizam)* kod kojih se lamele tilakoida pružaju paralelno po duljini kloroplasta. Postojanje dimorfnih kloroplasta utvrđeno je kod kukuruza u stanicama parenhimske sare (sloj stanica oko provodnih snopova).

U unutrašnjosti kloroplasta nalazi se i veći broj *ribosoma* koji su manji od citoplazmatskih, što ukazuje na postojanje autonomne DNK i RNK, odnosno *plastoma* (u jezgri se naziva *genom*). U kloroplastima se nalaze i škrobna zrna, *plastoglobule* i dr. *Kloroplastni pigmenti* vezani su na molekule proteina u lipoproteinskoj membrani tilakoida koja sadrži još *galaktolipide*, *fosfolipide* i nešto *sterola*. Samo u obliku *kompleksa pigment - protein*, pigmenti mogu obavljati svoju funkciju.

Kloroplasti su izvana obavijeni dvostrukom membranom (Slika 22.), vanjskom permeabilnom i unutarnjom semipermeabilnom, koje sadrže matriks (*stromu*) i veći ili manji broj lamela u obliku spljoštenih vezikula (*tilakoida*) koje su mjestimično agregirane u paketiće (*granume*). Pojedini tilakoidi pružaju se kroz nekoliko grana,

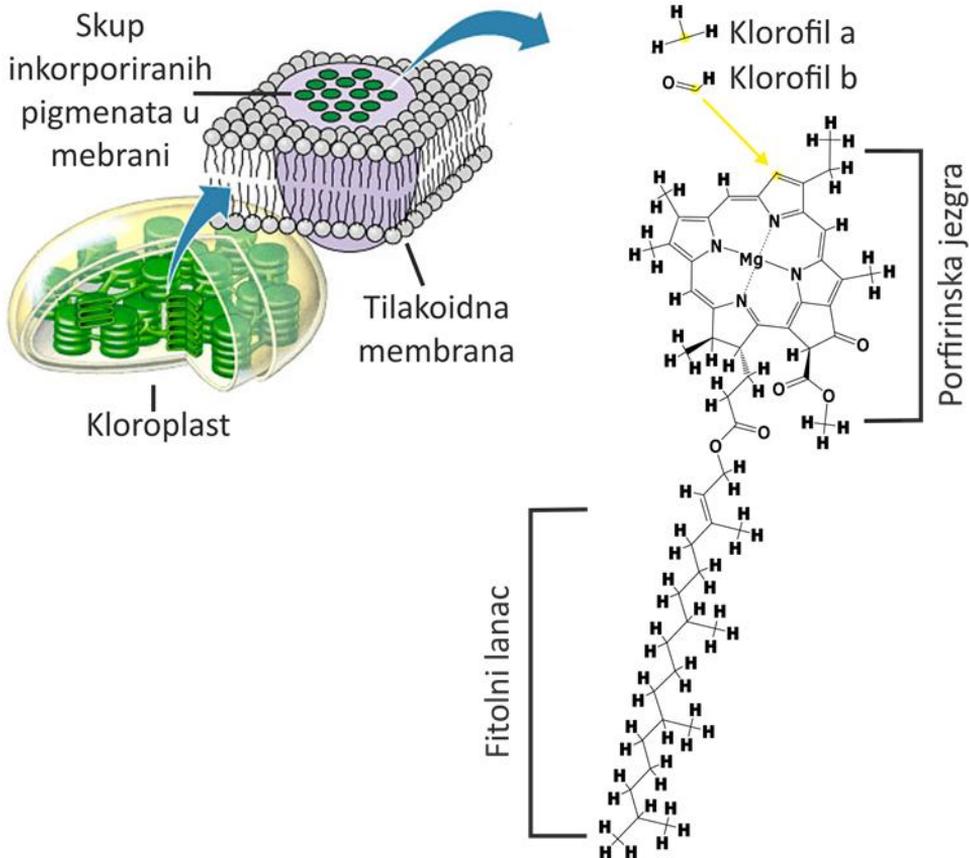


Slika 23. Shematski prikaz presjeka lista

4.2. Kloroplastni pigmenti

Za fotosintezu viših biljaka značajni su *klorofili* i *karotenoidi*, pigmenti smješteni u kloroplastima (Slika 24.). Klorofila ima pet: *a*, *b*, *c*, *d* i *e*, ali kod viših biljaka u fotosintezi sudjeluju samo *klorofili a* i *klorofili b* koji su kemijski esteri dikarbonske kiseline *klorofilina* gdje je vodik u jednoj karboksilnoj grupi esterificiran *metanolom*, a u drugoj višim alkoholom *fitolom*.

Apsorpcija energije odvija se porfirinskom jezgrom koja je građena iz četiri pirolova prstena, povezana metinskim mostovima i s atomom Mg u središtu, vezanim s dvije kovalentne i dvije koordinatne veze na N atome pirolovih prstena.

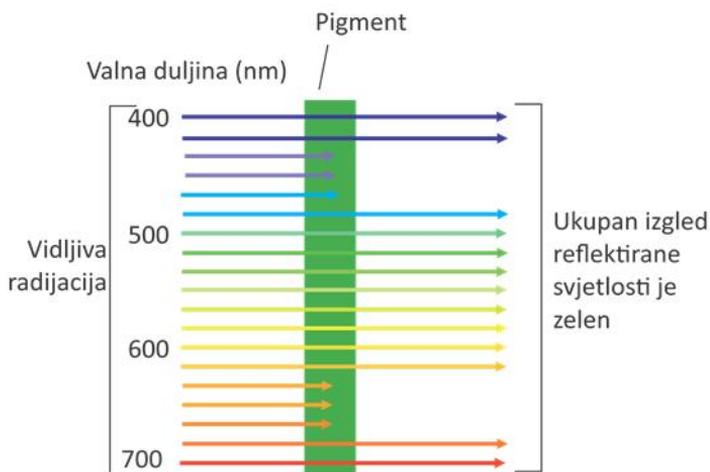


Slika 24. Lokacija i kemijska građa klorofila

Sličnu strukturu s *porfirinskom jezgrom* imaju brojni važni spojevi u metabolizmu biljaka, životinja i čovjeka, npr. *citokromi* (sadrži *hem*), *hemoglobin*, *katalaza* i *peroksidaza*, *kobalamin* (vitamin B_{12}). *Fitolni lanac* molekule klorofila ima strukturu

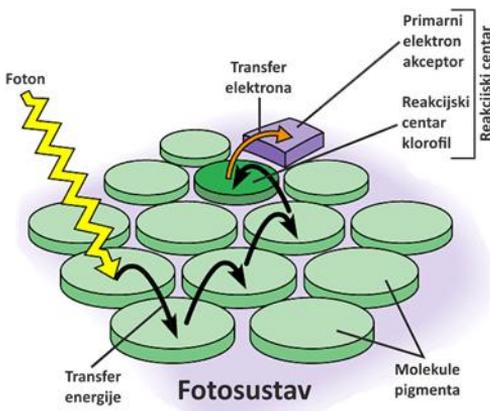
sličnu *vitaminu K* i veže se na proteinski nosač u membrani, a porfirinska jezgra ostaje iznad membrane tilakoida. Fitol ima hidrofoban karakter, a *klorofil a* i *b* strukturno se razlikuju samo po radikalima na drugom pirolovom prstenu što im daje različita svojstva apsorpcije svjetlosti i fiziološke funkcije.

Učinkovit dio spektra za fotosintezu je u području plave i crvene svjetlosti koju apsorbiraju klorofili. Spektar apsorpcije klorofila ima dva maksimuma i to jedan u plavom, a drugi u crvenom dijelu. Valne duljine zelene i žute svjetlosti uglavnom se reflektiraju, što rezultira bojom klorofila (Slika 25.) koja je plavo-zelena (klorofil *a*) ili žuto-zelena (klorofil *b*). Klorofil *a* maksimalno apsorbira svjetlost valnih duljina 430 i 662 nm, a klorofil *b*, čija koncentracija može iznositi do 1/3 koncentracije klorofila *a*, maksimalno apsorbira svjetlost valnih duljina 453 i 642 nm. U novije vrijeme utvrđeno je da unutar crvenog područja postoji više pikova (maksimuma apsorpcije) što ukazuje na različite forme klorofila *a*, ovisno o vrsti proteinskog nosača (mjereno *in vivo*), i povezivanje molekula klorofila u dimere i trimere. Najvažniji pikovi su na 680 i 700 nm što je odlika posebnih formi klorofila *a* (*fotosustav I* i *II*).



Slika 25. Zašto je boja lišća i drugih fotosintetski aktivnih organa biljke zelena

U sastav fotosustava ulaze i karotenoidi koji se dijele na karotene i ksantofile. Po kemijskoj strukturi to su ugljikovodici, sastavljeni od 8 molekula izoprena, kondenziranih u dugački niz s više dvostrukih veza (alkeni) i s iononskim prstenovima na oba kraja. Poznato je više od 80 karotenoida, a zajednička im je osnovna građa *fitoen* (40 C atoma). Boja im je od narančaste do žute, a najjače apsorbiraju svjetlost valnih duljina između 380 i 550 nm. Najpoznatiji karoteni su: β -karoten (provitamin A), γ -karoten, likopen. Svjetlosna energija apsorbirana od strane karotenoida brzo se prenosi na klorofile, iako je učinkovitost prijenosa energije niža u odnosu na prijenos energije s klorofila na klorofil.



Slika 26. Antena sustav apsorpcije svjetlosti

Osim apsorpcije svjetlosne energije, karotenoidi imaju zaštitnu ulogu u biljkama. Velika količina energije koju kloroplastni pigmenti apsorbiraju može dovesti do oštećenja fotosintetskih membrana, uslijed nastanka singletnog kisika koji je vrlo reaktivan. Karotenoidi mogu vezati višak kisika (kod intenzivne osvjetljenosti) pa tako štite klorofile od fotooksidacije. Ksantofili su oksidirani oblici karotena i sadrže kisik u okviru hidroksilne, keto, epoksi, metoksi i karboksigrupe. Poznati su lutein (*luteus* = žut), violaksantin, neoksantin i zeaksantin.

4.3. Funkcija kloroplastnih pigmenta i organizacija fotosustava

Osnovna funkcija kompleksa pigment-protein, smještenog asimetrično u tzv. *fotosintetskim membranama*, jest apsorpcija svjetlosne energije i njeno usmjeravanje na akceptor elektrona čime započinje fotokemijska faza fotosinteze. Utvrđeno je postojanje dvije vrste kompleksa pigment-protein unutar *FS I* i *FS II* (fotosustav I i II) i to *antena kompleks* i *jezgra fotosustava*. Kao antena služe kompleksi *klorofila* i *karotenoida* s pripadajućim proteinima (Slika 26.), a u jezgri fotosustava nalazi se specifična *dimerna forma klorofila a*. Prema nekim mišljenjima na 200 - 300 (180 - 400) molekula *klorofila a* dolazi jedna molekula koja je tzv. *aktivna forma* iz koje se pobuđeni (*ekscitirani*) elektron prenosi na nepigmentni *primarni akceptor* (*vezani plastokinon*, odnosno *feredoksin* u FS I). Taj broj molekula klorofila je nazvan *fotosintetskom jedinicom (PU)* što je najmanja grupa povezanih molekula *klorofila* potrebnih za fotokemijsku reakciju, apsorpciju fotona (10^{-15} s = 10 femto sekundi) i prenošenje njihove energije do reakcijskog centra gdje se oslobađaju elektroni potrebni za redukciju CO₂ u tamnoj fazi fotosinteze. Sve ostale molekule *klorofila a* i ostalih pigmenta služe kao *dopunski* ili *akcesorni pigmenti*, koji ne mogu predati elektron primarnom akceptoru, već prenose apsorbiranu energiju do *aktivnog klorofila a* u reakcijskom centru. Molekule klorofila u reakcijskom centru kemijski su identične s ostalim molekulama klorofila iako su njihova svojstva različita (npr. manji energetska nivo u pobuđenom stanju u odnosu na energetska razina ostalih molekula klorofila).

Klorofil *a* ima centralnu ulogu u fotosintetskom prijenosu elektrona, dok je uloga klorofila *b* sporedna (prenosi vlastitu pobuđenu energiju na klorofil *a*). Klorofil *a* ima apsorpcijski maksimum na 700 nm (fotosustav I) i 680 nm (fotosustav II).

Tijekom prijenosa energije između različitih molekula kloroplastnih pigmenata dolazi uvijek do određenih gubitaka, stoga se energija prenosi od molekula koje imaju maksimum apsorpcije svjetlosti kraćih valnih duljina prema molekulama čiji je maksimum apsorpcije na većim valnim duljinama te se proces fotosinteze odvija u crvenom dijelu spektra.

4.4. Mehanizam i kemizam fotosinteze

Proces fotosinteze tradicionalno se dijeli na dvije faze: *svijetlu* i *tamnu*. Za reakcije svijetle faze potrebno je svjetlo, a tamna faza, iako ne zahtijeva svjetlo, odvija se paralelno sa svijetlom fazom. Svijetla faza odvija se u fotosintetskim membranama kloroplasta (*tilakoidnom sustavu*), uz učešće pigmenata i sastoji se od *fotofizičkih* i *fotokemijskih reakcija*.

Fotofizičke reakcije obuhvaćaju:

- apsorpciju svjetlosne energije
- ekscitaciju i deekscitaciju klorofila
- prijenos energije do reakcijskog centra.

Fotokemijske reakcije podrazumijevaju:

- transport elektrona (prenositelji su metal-ion kompleksi i aromatične grupe vezane na proteine) iz pobuđenog stanja klorofila u reakcijskom centru na akceptorsku molekulu
- fotolizu (fotooksidaciju) vode
- konzervaciju energije formiranjem primarnih produkata svijetle faze (ATP i NADPH) koji su potrebni za odvijanje tamne faze, tj. redukciju CO₂ do ugljikohidrata.

4.4.1. Svjetlosna energija

Svjetlost je oblik energije čija je priroda dvojna (*dualna*): *valna* i *korpuskularna*. Sastoji se od energetskih čestica koje je *Einstein* nazvao *fotoni*, a koji se kreću u obliku vala različite valne duljine, ovisno o energiji koju imaju ($E=h\nu$). Fotoni veće energije imaju manju valnu duljinu i obrnuto. Vidljiva svjetlost predstavlja uski interval Sunčevog

zračenja i sastoji se od valnih duljina koje registrira ljudsko oko i ujedno se podudara s fotosintetski aktivnom radijacijom (*FAR*). To su valne duljine od oko 390 - 760 nm (400 - 700 nm). Ispod 390 nm je ultraljubičasti (*UV*) dio spektra, a iznad 760 nm je infracrveni (*IR*) dio spektra, odnosno toplinsko zračenje koje u biljkama pretežito apsorbira voda. Smjesa svih valnih duljina u vidljivom dijelu spektra daje bijelu svjetlost.

Energija koju nosi jedan foton naziva se *kvant*, a za fotosintetsku reakciju energija kvanta mora biti veća ili jednaka *fotoelektričnom pragu*. Energija crvene svjetlosti još je dovoljna za pobuđivanje molekule klorofila i za pokretanje fotokemijske reakcije.

Radijacija je temeljni način razmjene energije između biljaka i njihovog okruženja pri čemu zračenje Sunca ima višestruki značaj za biljke:

termalni efekt – najveći dio Sunčevog zračenja konvertira se u toplinu koju zahtijevaju svi fiziološki procesi

fotosinteza - mehanizam fotosinteze pokreće fotosintetski aktivna radijacija (*FAR*) koja je ujedno i vidljivi dio svjetlosti

fotomorfogeneza – intenzitet i spektralni sastav svjetlosti utječe na rast i razvitak biljaka

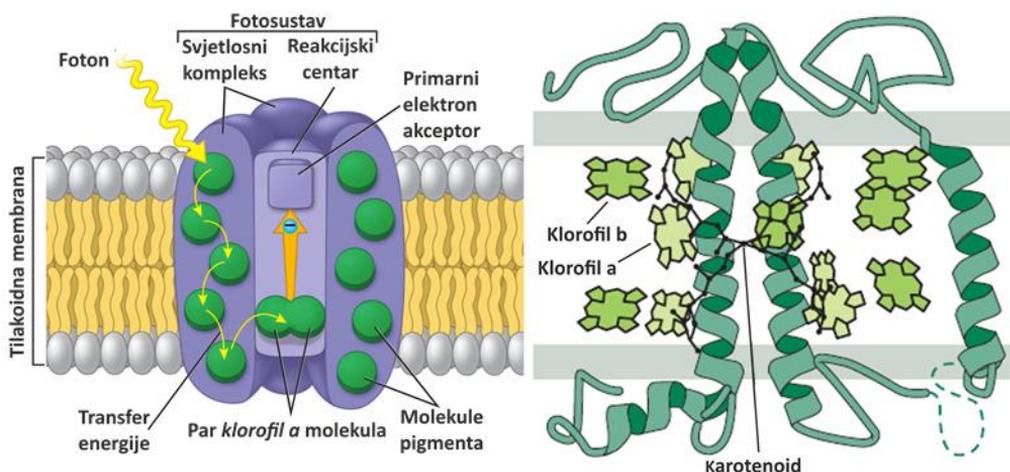
mutageneza – visoke energetske doze (npr. UV svjetlost) može štetno utjecati na finu strukturu stanice i mijenjati genetsku osnovu.

4.5. Apsorpcija svjetlosne energije

Apsorpciju svjetlosti obavljaju atomi i molekule kloroplastnih pigmenata (Slika 27.) nekim od njihovih mnogobrojnih elektrona „*degeneriranih*“ orbitala. Dobru apsorpciju svjetlosti klorofilom omogućuju brojni *II elektroni*, odnosno zajednički elektronski oblaci kovalentnih, najčešće dvostrukih veza unutar porfirinske „glave“, pa zbog velikog broja mogućih energetskih stanja elektrona takva struktura lako apsorbira svjetlost prelazeći u pobuđeno, odnosno *ekscitirano stanje*. Dakle, elektron se apsorpcijom kvanta energije premješta na višu energetsku razinu u orbiti oko atoma, adekvatno usvojenoj količini energije.

Samo određene valne duljine svjetlosti mogu ekscitirati specifične atome, jer energija kvanta mora biti bar tolika kolika je energetska razlika između unutrašnje i prve dostupne vanjske orbite pa foton s energijom ispod tog *fotoelektričnog praga* ne može ekscitirati atom. Pobuđeni atomi ili molekule su vrlo nestabilni, jer elektroni teže

povratku u *osnovno*, nisko energetsko stanje, pri čemu se usvojena energija oslobađa kao toplina ili svjetlost. *Fluorescencija* je emitiranje viška energije u obliku svjetlosti kada se elektron brzo vraća iz pobuđenog stanja, tzv. *singleta*, dok je *fosforescencija* pojava kada se elektron zadrži izvjesno vrijeme na višoj energetskoj razini, a zatim se vraća u osnovno stanje emitirajući svjetlost.



Slika 27. Ekscitacija elektrona klorofila svjetlošću (lijevo) i molekularna građa fotosustava (desno)

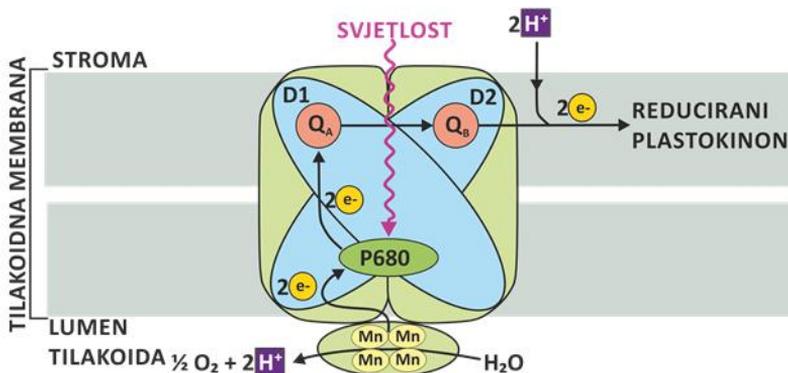
Apsorpcija kvanta crvene svjetlosti dovodi elektron u *prvi singlet* (1S) gdje se on zadrži $\sim 10^{-9}$ sekundi. Ako se elektron nakon 1S stanja vrati u osnovno stanje, bez predavanja energije drugim molekulama pigmenta, apsorbirana se energija gubi kao toplinsko zračenje ili *fluorescencija*. Postupnim otpuštanjem energije, elektron se spušta u tzv. *tripletno stanje* (*dugoživuće* = $10^{-4} - 10^{-3}$ s) u kojem je sposoban predati energiju drugoj molekuli ili se ona pak izgubi vraćanjem elektrona u osnovno stanje (*fosforescencija*). Plava svjetlost, koja ima veću energiju, podiže elektron na razinu *drugog singleta* (2S) gdje se elektron zadržava tek 10^{-13} sekundi pa *deekscitira* uz oslobađanje znatno veće količine topline. Iz 2S stanja elektron može prijeći u 1S stanje, pa u *dugoživuće tripletno stanje*, odakle se energija može prenijeti na druge molekule. Brzo prenošenje energije između molekula pigmenta vrši se putem *indukcijske rezonance* bez izbacivanja elektrona iz molekule, uz pretpostavku postojanja dva rezonantna mehanizma.

4.5.1. Svijetla faza fotosinteze

Oba fotosustava (FS I i FS II) funkcioniraju zajednički kako bi podigli elektrone s razine *molekula donora elektrona* niskog potencijala (voda) do razine *akceptora visokog*

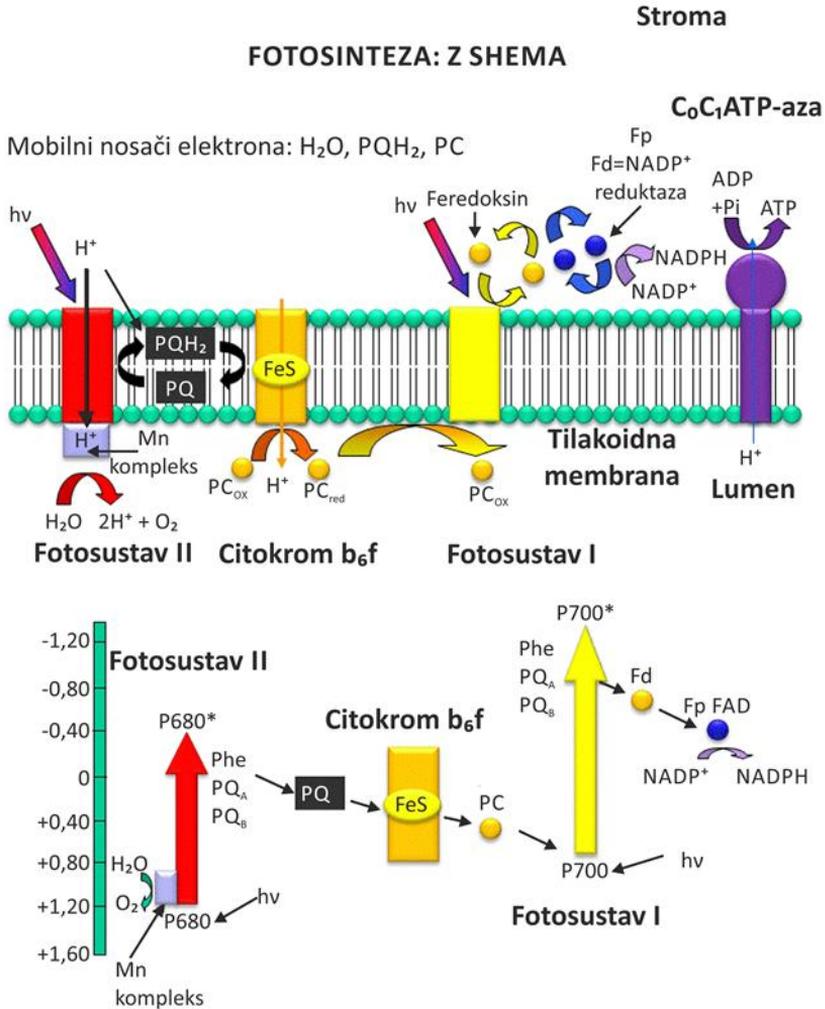
potencijala (NADP^+). Razlika u potencijalu kreće se od +0,8 do -0,4 Ev. Niz komponenti koje sudjeluju u transportu elektrona uklopili su *Hill* i *Bendall* u tzv. „Z” shemu (Slika 29.).

FS II koristi apsorbiranu svjetlost za *fotooksidaciju vode* i *redukciju plastokinona*, po strukturi sličnih skupini vitamina K koji imaju benzokinonsku jezgru (Slika 28.). Ekscitirane elektrone *klorofila a* zahvaća *primarni akceptor FS II*, označen kao *Q* (*quencher* = koji „gasi” *fluorescenciju, feofitin*). Prazno mjesto u elektronskom oblaku molekule *klorofila a* u *FS II* popunjava elektron iz vode nakon njene *fotooksidacije* za što je potrebno 4 kvanta svjetlosti: $2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{O}_2 + 4\text{e}^- + 4\text{H}^+$. Elektrone akumulira (u 5 stanja) i prenosi *Mn-protein klaster* (ekzaktna struktura još nepoznata).



Slika 28. Struktura jezgre *FS II*

Elektrone nakon *fotooksidacije* vode prihvaća *FS II* uz redoks reakciju Mn(IV) u Mn(III) i dalje ih prenosi *akceptor Q*, koji se premješta niz gradijent potencijala u membrani tilakoida, zatim *plastokinon (PQ)* koji može prenijeti istovremeno dva elektrona i dva H^+ iz strome u unutrašnjost tilakoida. Prijenos je vrlo brz i pri visokom intenzitetu svjetlosti energetska fluks dostiže 600 eV s^{-1} . Elektron se prenosi na kompleks *citokroma (citokrom b_{559} i citokrom C_{552})*. Citokromi su spojevi srodni klorofilu koji u porfirinskoj jezgri sadrže atom željeza. U lancu elektrona sudjeluje nadalje *plastocijanin (PC)* - protein koji sadrži bakar, te je njegov redoks karakter rezultat promjene valencije bakra. *PC* prenosi elektrone na prazna mjesta u reakcijski centar *FS I* te se tako popunjavaju *elektronske rupe* nastale izbacivanjem elektrona iz *FS I* kojeg zahvaća primarni akceptor *FS I* (vezani *feredoksin*). *Feredoksin* je protein koji sadrži dva atoma željeza. Redoks karakter *feredoksina* je rezultat promjene Fe^{2+} u Fe^{3+} i obratno. Osnovni put je prijenos elektrona, tj. redukcija NADP^+ preko *slobodnog feredoksina (Fd)*, pri čemu uz sudjelovanje *NADP^+ - reduktaze* nastaje *NADPH* . To je tzv. *nećikličan* ili *linearan transport elektrona* (Slika 29.).

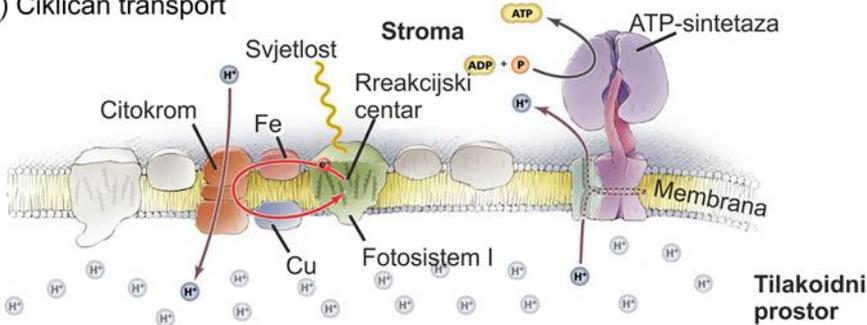


Slika 29. „Z” shema transporta elektrona

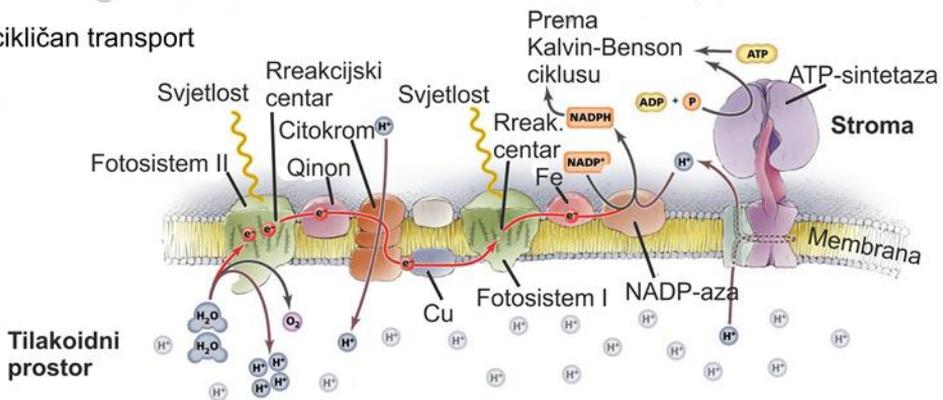
Također su mogući *cikličan* i *pseudocikličan transport elektrona*, koji nisu povezani s transportom protona. *Cikličan transport* odvija se u *FS I* (koji se odvija kod svih fotosintetskih organizama, Slika 30.), kada ne dolazi do redukcije *NADP⁺*, već se elektroni predaju prvo monomernoj formi klorofila (*A₀*), a zatim ih prihvaća *Fd* (mali FeS protein) i prosljeđuje *citokromu b₆* preko kojeg se elektron vraća nazad u reakcijski centar *P-700 (FS I)* preko *PQ* i *citokroma f* ili *PC*. Pri tom kretanju elektrona „nizbrdo”, oslobođena energija koristi se za sintezu *ATP* u *cikličnoj fotofosforilaciji* bez istovremenog nastanka *NADPH* i oslobađanja kisika. Kod *pseudocikličnog transporta* elektroni od vode, preko *FS II* i *FS I*, mogu biti preneseni na kisik kao *terminalni akceptor*, umjesto na *NADP⁺*. Pri tom nastaje *H₂O₂*, a kisik se ne izdvaja, nego se veže u

tzv. *Mehlerovoj reakciji* pod određenim fiziološkim uvjetima. H_2O_2 se u prisustvu katalaze razlaže ponovno do kisika i vode.

a) Cikličan transport



b) Necikličan transport



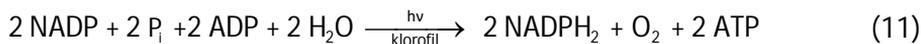
Slika 30. Cikličan transport elektrona u fotosustavu I (gore) i necikličan transport elektrona u fotosustavu II (dolje)

4.5.2. Fotosintetska fosforilacija (fotofosforilacija)

Fotofosforilacija je sinteza ATP-a (Slika 30.) u prisustvu svjetlosti, odnosno u fotokemijskim reakcijama u kojima se energija svjetlosti transformira u energiju kemijske (*makroergijske*) veze. Redukcijski proizvod *ciklične fosforilacije* je ATP (slika 31.) koji nastaje oslobađanjem energije elektrona: 1) pri prelasku s *feredoksina* na *citokrom b₆* i 2) između *citokroma b₆* i *citokroma f* u cikličnoj fosforilaciji, a može se predstaviti jednadžbom:

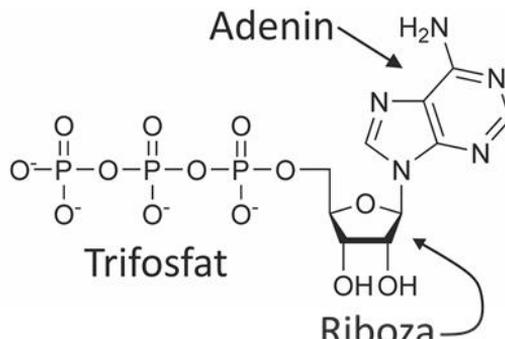


U necikličnoj fosforilaciji ATP (Slika 30.) nastaje između *citokroma b₃* i *citokroma f*. Sumarna reakcija svjetle faze fotosinteze može se predstaviti jednadžbom:



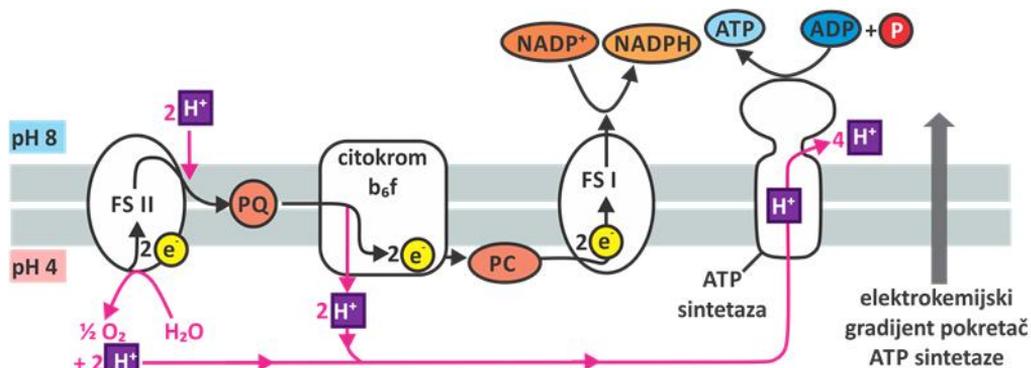
Ukupno u transportu elektrona sudjeluje 30 metalnih iona i 7 aromatskih grupa (19 Fe, 5 Mg, 4 Mn, Cu, kinoni, feofitin, NADPH, tirozin i flavoprotein).

Sinteza ATP koristi transport H^+ kroz membranu tilakoida iz *lokulusa* u stromu kloroplasta. Koncentracija H^+ u *lokulusu* povećana je zbog oksidacije vode i rada *plasto-kinona* u membrani tilakoida. Razlika je 2 - 3 pH-jedinice, ili -12 do -18 kJ mol⁻¹ protona, odnosno u stromi je koncentracija H^+ 100 do 1000 puta manja nego u tilakoidnim kanalima. Taj difuzijski gradijent



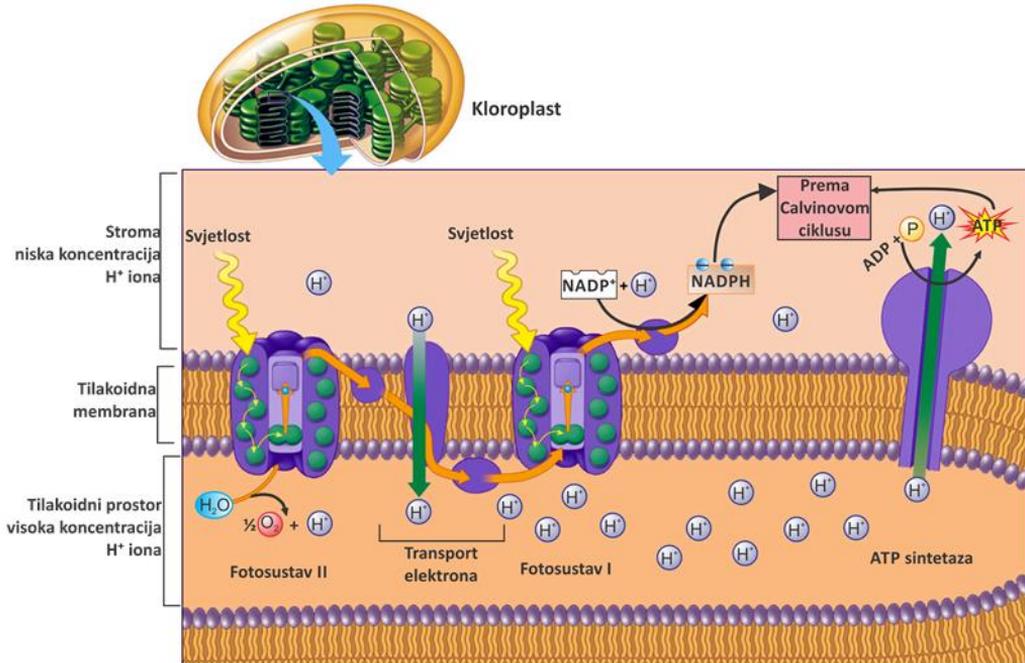
Slika 31. Kemijska struktura ATP

koncentracije H^+ je pokretačka snaga (Slika 32.) (*proton-motorna sila*) fotofosforilacije (jednako i oksidativne fosforilacije u disanju). Sintezu ATP katalizira enzimatski kompleks *ATP-sintetaza*, koja je *vektorijalno vezana* u membrani tilakoida.



Slika 32. Transport protona kroz tilakoidnu membranu

Ova teorija, danas najšire prihvaćena, o iskorisćenju difuzijskog gradijenta koncentracije H^+ za sintezu ATP naziva se po svom autoru *Mitchellova kemiosmotska teorija* (Nobelova nagrada za kemiju 1978.). Suvremeni koncept fotokemiosmotske sinteze ATP prikazuje Slika 33. Kod pseudociklične fotofosforilacije elektroni se prenose na kisik umjesto na NADP^+ pa nastaje voda, a ne NADPH.



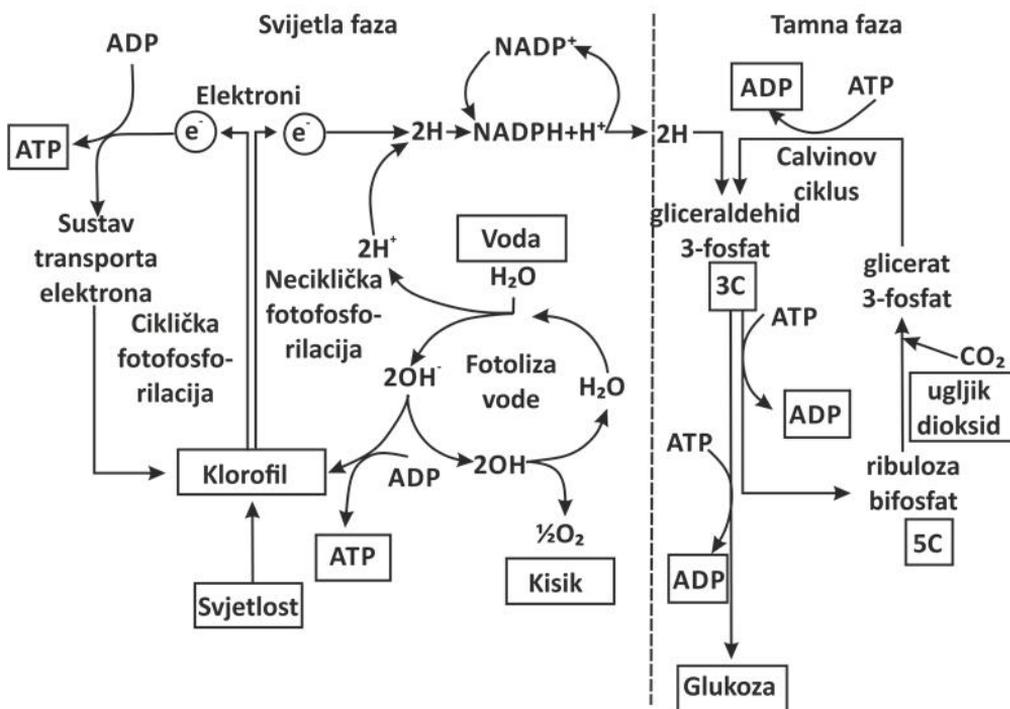
Slika 33. Suvremeni koncept fotokemosmotske sinteze ATP

4.5.3. Tamna faza fotosinteze (Calvin-Bensonov ciklus ili redukcijско-pentozo-fosfatni put - RPP)

Energija akumulirana u svjetloj fazi u spojevima ATP i NADPH nije stabilna i transformira se u energiju ugljikohidrata u tamnom dijelu fotosinteze (najzaslužniji istraživači su *Melvin Calvin* i *Andrew Benson*, Slika 35.). Tamna faza fotosinteze (*Calvin-Bensonov ciklus* ili *Calvinov ciklus*) obuhvaća redukciju ugljikovog(IV)-oksida do ugljikohidrata uz pomoć NADPH i ATP-a nastalih u svjetlosnim reakcijama (Slika 34.). Akceptor CO_2 u fotosintezi je *ribuloza-1,5-difosfat (RuBP)* koja nastaje iz *ribuloze-5-P* uz utrošak ATP. Asimilacijom CO_2 i molekule H_2O nastaju iz *RuBP* dvije molekule *3-fosfoglicerinske kiseline (3-PGK)* koja je *prvi* intermedijarni *produkt fotosinteze*. *3-PGK* se uz utrošak ATP prevodi u *1,3-difosfoglicerinsku kiselinu* iz koje nastaje *3-fosfoglicerin aldehyd (3-PGA)* uz izdvajanje anorganskog fosfata. Slijedi transformacija dvije molekule *3-PGA* u *fruktozu-1,6-difosfat (F-1,6-P)*. Prethodno jedna molekula *3-PGA* prelazi u *dihidroksiacetone fosfat* koji zajedno s *3-PGA* podliježe *aldolnoj kondenzaciji* u *F-1,6-P*.

F-1,6-P je polazni spoj u sintezi drugih šećera. Hidratacijom, uz odvajanje anorganskog fosfata, nastaje *fruktoza-6-fosfat (F-6-P)* iz koje *izomerizacijom* nastaje *glukoza-6-fosfat*. Da bi bila moguća ponovna asimilacija CO_2 , potrebna je *faza regeneracije RuBP*.

U toj fazi pojavljuje se niz intermedijera s 4, 5 i 7 C atoma. Prvo dolazi do reakcije *F-6-P* i molekule *3-PGA* u kojoj nastaje *ksiluloza-5-fosfat* i *eritroza-4-fosfat (E-4-P)*. Slijedi reakcija *E-4-P* i *F-6-P* u kojoj nastaje *sedoheptuloza-7-fosfat* i *3-PGA*. Reakcijom ova dva spoja formiraju se dvije pentoze: *ksiluloza-5-fosfat* i *riboza-5-fosfat*.

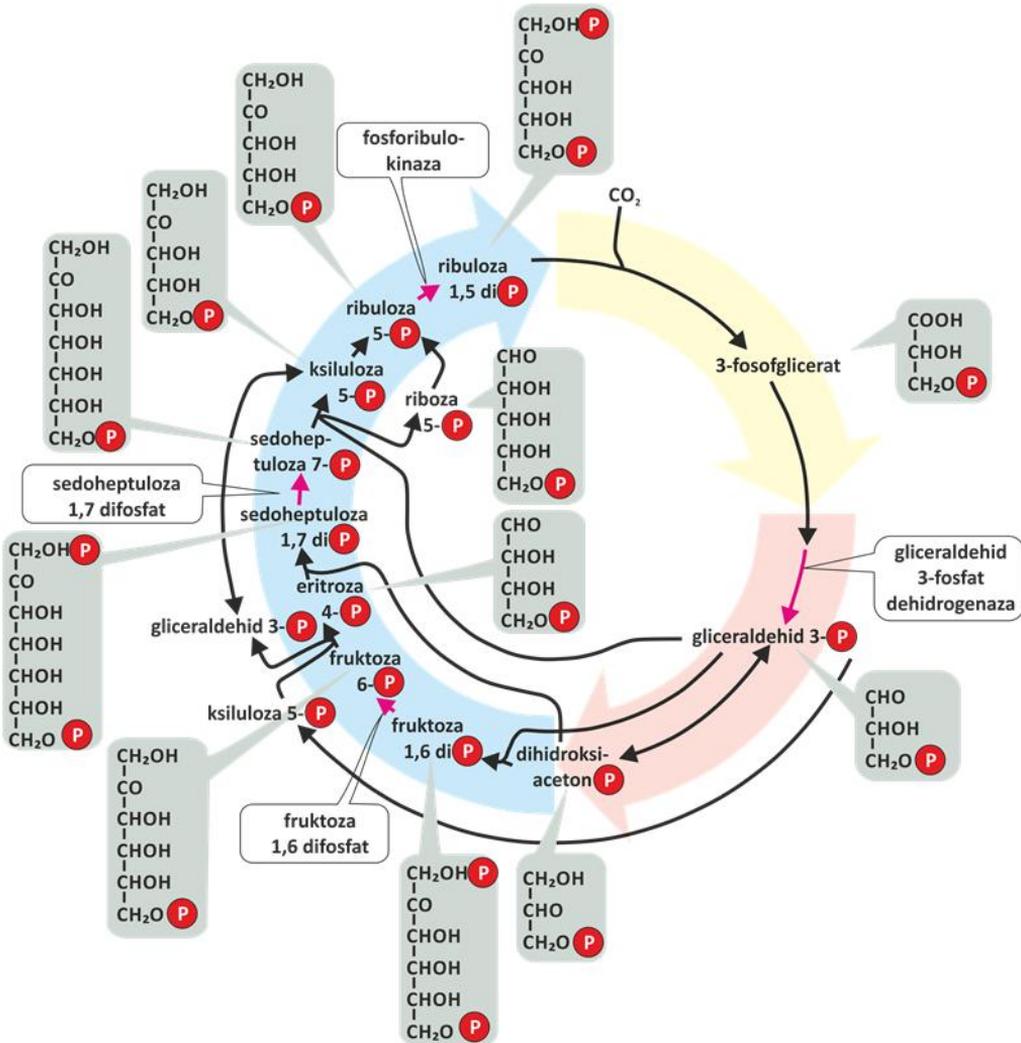


Slika 34. Povezanost reakcija svjetle i tamne faze fotosinteze

Efikasnost konverzije je oko 90 % uz utrošak 2 NADPH i 3 ATP po molekuli CO₂ (za sintezu jednog ekvivalenta heksoze, potrebna je fiksacija 6 CO₂ uz utrošak 18 ATP-a i 12 NADPH). Osim izraza Calvinov ciklus, koristi se i naziv fotosintetski ciklus redukcije ugljika, odnosno C-3 tip fotosinteze, jer je prvi produkt šećer koji sadrži 3C atoma (3-PGA). Calvinov ciklus odvija se u stromi kloroplasta. Najvažniji enzim Calvinovog ciklusa je ribuloza difosfat karboksilaza/oksigenaza (RuBisCO), masivan protein (~ 550 kDa), koji katalizira vezivanje CO₂ i univerzalni je katalizator te reakcije u svim fotosintetskim organizmima, izuzev kod nekih bakterija. Osim tog značaja, čini se da je to najrasprostranjeniji protein na Zemlji (on čini 15 - 25 % ukupne količine proteina u listu, a godišnja potreba za njim iznosi 10 000 000 t) koji se sastoji iz 8 velikih podjedinica (katalitički centar) i 8 malih podjedinica (pomoćni skup). Geni koji kodiraju katalitički centar nalaze se u kloroplastima, a u jezgri se nalaze geni koji kodiraju pomoćni skup.

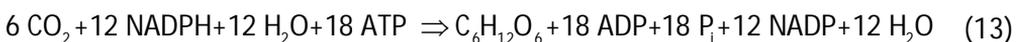
Iz ovih međuprodukata obnavlja se polazni spoj *Calvinovog ciklusa* RuBP. U osnovi, *Calvinov ciklus* se sastoji iz tri faze (jednadžba 12., Slika 35.):

1. karboksilacija: $6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ RuBP} \Rightarrow 12 \text{ 3C šećera}$
2. redukcija: $2 \text{ 3C šećera} \Rightarrow 1 \text{ glukoza}$ (12)
3. regeneracija: $10 \text{ 3C šećera} \Rightarrow 6 \text{ 5C RuBP}$



Slika 35. Shema tamnog dijela fotosinteze (Calvinovog ciklusa; žuto = fiksacija CO_2 ; ružičasto = trioze-P produkcija; plavo = regeneracija RuBP)

Bruto jednadžba kemizma *Calvinovog ciklusa* glasi:



4.6. Fotorespiracija

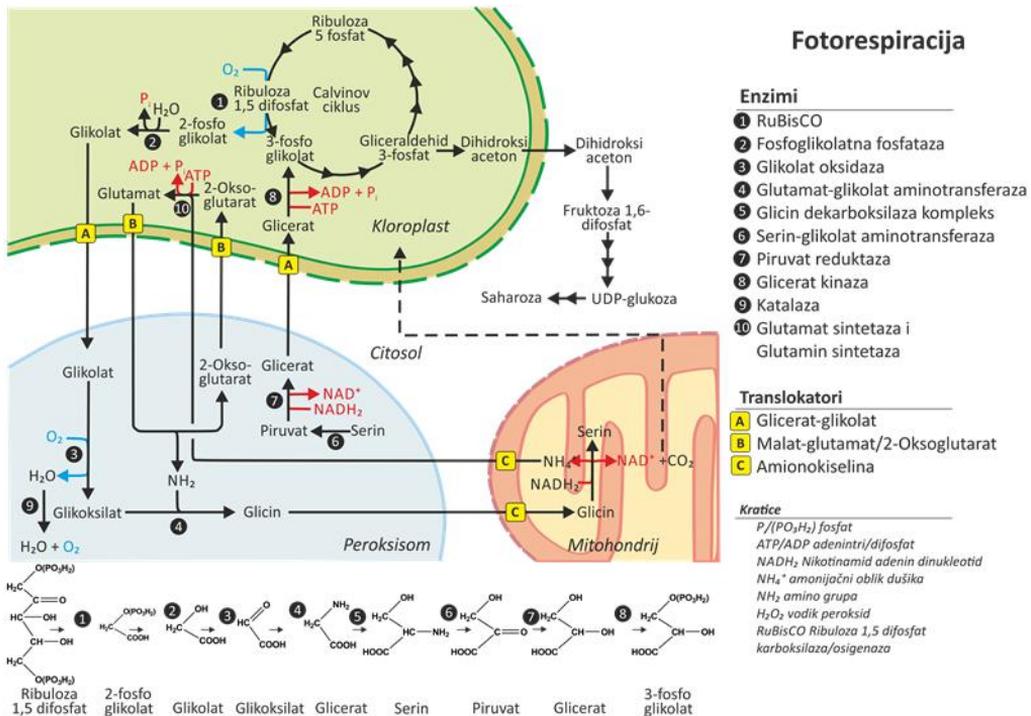
Biljke koje pripadaju C-3 tipu fotosinteze imaju nižu neto fotosintezu u prisustvu kisika (*Warburgov efekat*). Naime, kod C-3 tipa biljaka, paralelno s fotosintezom, odvija se i proces *fotorespiracije* (primanje i trošenje kisika i oslobađanje CO₂ na svjetlosti u fotosintetski aktivnim stanicama) koji je često intenzivniji u odnosu na disanje u mraku (Slika 36.). Taj proces, za razliku od pravog disanja u mitohondrijima, odvija se u *peroksizomima* (mikrotijela), a prema nekim mišljenjima i u kloroplastima. Fotorespiracija je usko povezana s fotosintezom, jer se odvija u uvjetima intenzivne osvjetljenosti i visoke koncentracije kisika u odnosu na CO₂. Kod C-3 biljaka temperatura značajno utječe na fotorespiraciju. Pri visokim temperaturama enzim RuBisCO ima jače djelovanje kao oksigenaza čime je stimulirana fotorespiracija, a smanjena učinkovitost fotosinteze.

Izdvajanje CO₂ fotorespiracijom kod C-4 tipa biljaka je neznatno, što je i osnovni uzrok veće neto fotosinteze ovih vrsta, ali isključivo pri visokim intenzitetima svjetlosti. Činitelji koji potiču fotorespiraciju su: 1) visoka koncentracija O₂, 2) niska koncentracija CO₂ i 3) visoka temperatura. Enzim *RuBisCO* koji katalizira vezanje CO₂ na ribulozu-1,5-bifosfat (RBP) u tamnoj fazi fotosinteze, u procesu fotorespiracije djeluje kao *oksidaza*, pa uz prisustvo kisika razlaže RBP na 3-PGK i fosfoglikolnu kiselinu iz koje djelovanjem *fosfataze* nastaje *glikolna kiselina*.

Glikolna kiselina je supstrat fotorespiracije. Ona difundira iz kloroplasta u *peroksizome* (mikrotijela) koji su u kontaktu s kloroplastima. *Oksidaza glikolne kiseline* transformira je u *glioksalnu kiselinu* uz izdvajanje H₂O₂ koji neutralizira *katalaza* razlaganjem na vodu i kisik. Daljnji metabolizam *glioksilata* ide tako da se manji dio oksidira do CO₂ i *mravlje kiseline*, a veći dio se prevodi u *glicin transaminacijom*. Naime, *glicin* se prenosi u *mitohondrije*, gdje se dvije molekule kondenziraju u *serin*, uz izdvajanje molekule CO₂ i NH₄⁺. Ova reakcija koja se odvija u mitohondrijima glavni je izvor CO₂ u fotorespiraciji. *Serin* se nizom reakcija prevodi u 3-PGK, uz prisutnost ATP i *dezaminaciju*. Sve reakcije kojima se glikolna kiselina prevodi do 3-PGK nazivaju se jednim imenom *glikolatni put* (*metabolizam glikolata*). Nastala 3-PGK u kloroplastima se uključuje u sintezu saharoze i škroba.

Fotorespiracijom se gubi u fotosintezi akumulirana energija pa je koeficijent iskorištenja svjetlosne energije kod C-3 tipa biljaka niži negoli kod C-4, koje upravo zbog toga imaju često veći biološki prinos. Prema nekim istraživanjima, primjenom inhibitora može se značajno smanjiti sinteza *glikolne kiseline* i proporcionalno povećati neto

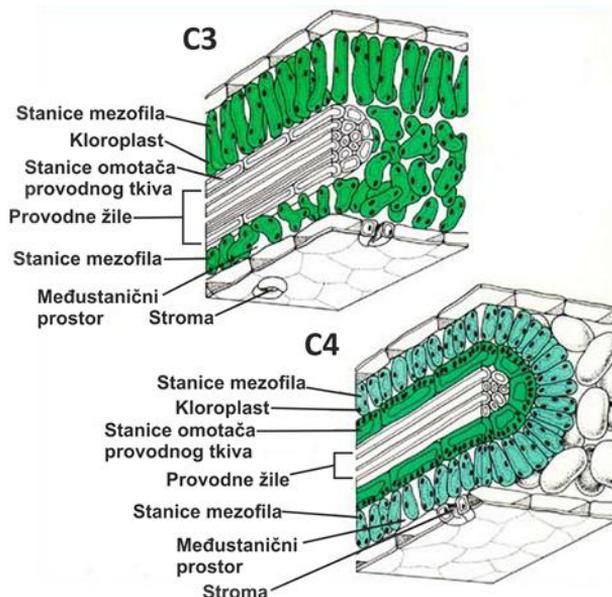
asimilacija CO₂. Biljke C-4 tipa posjeduju autoregulaciju sinteze *glikolne kiseline* tako da transportiraju *malat* i *aspartat* iz mezofila u stanice omotača provodnih snopova koje sadrže *agranularne kloroplaste* gdje se brzom *dekarboksilacijom* ovih spojeva održava visoka koncentracija CO₂ u tim stanicama.



Slika 36. Metabolizam glikolata u fotorespiraciji

4.7. C-4 i drugi tipovi asimilacije CO₂

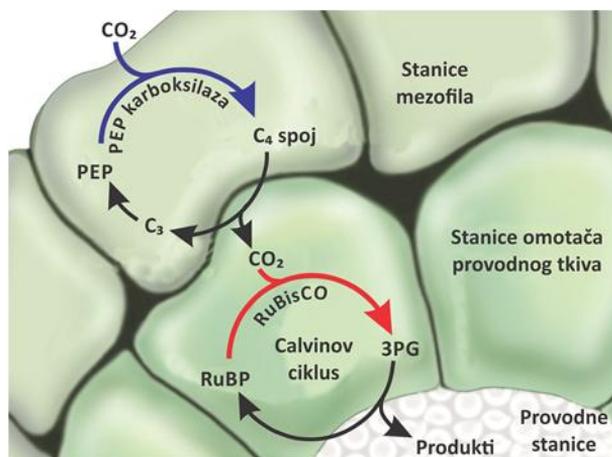
Kod nekih biljnih vrsta primarni produkt fotosinteze nije *fosfoglicerat* (3C atoma), već *malat* i *aspartat* (4 C atoma). Specifičnost ovih biljaka je postojanje tzv. *kranz anatomije* (njem. kranz = vijenac), tj. dvije vrste fotosintetskih stanica (Slika 37.). Stanice mezofila ne razlikuju se od stanica kod C-3 tipa biljaka, dok stanice *parenhimske sare* (omotača provodnih snopova), osim uobičajenih *granularnih kloroplasta*, imaju i *agranularne*. U mezofilnim stanicama CO₂ se veže na *fosfo-enol-pirogroždanu kiselinu* (PEP), odnosno na fosfoenolpiruvat, pri čemu nastaje *oksaloktena kiselina* od koje hidrogenacijom nastaje *malat*, ili vezivanjem amonijevog iona na malat nastaje *aspartat*, dakle C4 spoj.



Slika 37. Anatomska građa lista C-3 i C-4 tipa fotosinteze (*Kranz anatomija*)

Nastali primarni produkti s 4 C atoma transportiraju se u štapičaste stanice koje poput vijenca obavijaju provodnu žilu, a u njima se oslobađa CO_2 potreban za Calvinov ciklus. Nastala *piro-groždana kiselina* (piruvat) vraća se u mezofil te se nakon *fosforilacije*, uključuje u sljedeći ciklus kao PEP. Izdvojeni CO_2 dekarboksilacijom se u kloroplastima parenhimskog omotača uključuje u Calvinov ciklus iz kojeg se može izdvojiti 3-PGK te ponovo ući u ciklus asimilacije CO_2 u mezofilu (Slika 38.).

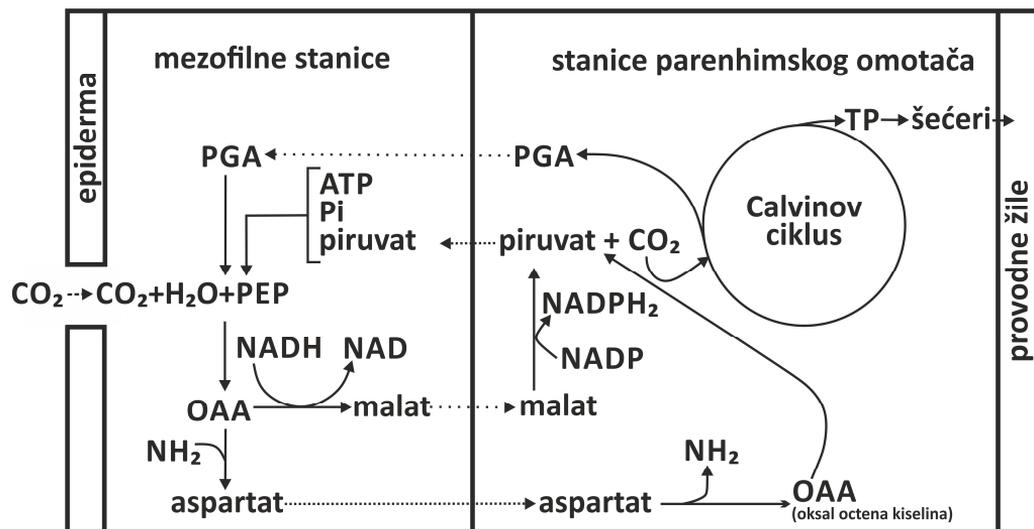
C-4 put asimilacije CO_2 ima nekoliko podvarijanti (ovisno o enzimima koji sudjeluju i produktima karboksilacije).



Slika 38. Lokalizacija C-4 tipa fotosinteze

4.7.1. Podtipovi C-4 fotosinteze

Postoji tri podtipa C-4 tipa fotosinteze koji se razlikuju prema načinu karboksilacije i po C 4 kiselinama (malat i aspartat) koja se prenosi u štapičaste stanice (Slika 39.). Nazive su dobili prema enzimima koji kataliziraju reakcije karboksilacije, pa tako razlikujemo: NADP-malatni – prisutan u kloroplastima, NAD-malatni – prisutan u mitohondrijima i PEP karboksikinazni – prisutan u citosolu.



Slika 39. Kemizam C-4 tipa fotosinteze

Kod kukuruza i sirka egzistira *NADP-malatni tip* C-4 tipa fotosinteze, gdje se karboksilacija odvija u citoplazmi mezofilnih stanica. Osnovni produkt karboksilacije je malat. Kloroplasti ovih stanica služe za sintezu ATP i NADPH (redukcijski ekvivalenti) koji su potrebni za odvijanje Calvinovog ciklusa. Budući da su kloroplasti parenhimskog omotača agranalni, aktivnost FS II je neznatna.

U *NAD-malatnom* tipu fotosinteze osnovni produkt karboksilacije je *aspartat*, koji se transportira iz mezofila u parenhimski omotač gdje se dezaminira u *oksal-octenu kiselinu* i njenom dekarboksilacijom nastaje piruvat koji prelazi u *alanin* vezivanjem amonijaka. *Alanin* se vraća u mezofil gdje služi kao prekursor akceptora CO_2 (PEP). NADH služi za hidrogenizaciju *oksal-octene kiseline* pri čemu nastaje *malat* koji podliježe dekarboksilaciji do piruvata. Predstavnici NAD-malatnog tipa su: *Amaranthus*, *Atriplex*, *Panicum*.

PEP-karboksikinazni tip karakterizira karboksilacija PEP, a nastali *oksalacetat* u citoplazmi mezofila prelazi u *aspartat*, koji se transportira u parenhimski omotač, dezaminira u *oksalocetnu kiselinu* i slijedi dekarboksilacija do PEP posredstvom enzima

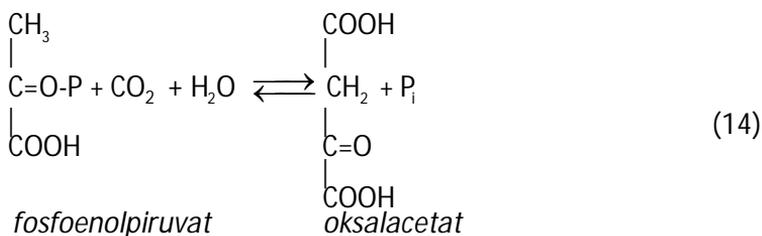
PEP-karboksikinaze. Nastali PEP vraća se u mezofil i služi kao akceptor CO₂. Visoka aktivnost PEP-karboksilaze omogućuje usvajanje veće količine CO₂ kod C-4 tipa biljaka, osobito pri niskim koncentracijama CO₂ i u uvjetima visoke temperature i intenziteta svjetla.

4.7.2. CAM - sukulentni metabolizam kiseline

CAM (*Crassulacean Acid Metabolism*) tip fotosinteze otkriven je prvo kod biljaka iz porodice *Crassulaceae*. Asimilacija CO₂ odvija se tijekom noći jer su danju puči kod ovih biljnih vrsta zatvorene (zbog čuvanja vode). CO₂ se veže na organske kiseline, osobito jabučnu, koja se tijekom dana dekarboksilira oslobađajući CO₂ za potrebe *Calvinovog ciklusa*. Ovaj tip fotosinteze predstavlja prilagodbu biljaka na uvjete slabe opskrbljenosti vodom.

4.7.3. Nefotosintetsko usvajanje CO₂

Asimilacija CO₂ događa se u svim biljnim stanicama, u svako doba dana. Primarni akceptor CO₂ kod nadzemnih organa je PEP pri čemu nastaje *oksalocetna kiselina* koja se brzo transformira u *malat* ili *aspartat*. Kod usvajanja CO₂ korijenom također nastaju organske kiseline. Osnovna razlika između ovog načina asimilacije CO₂ i fotosinteze je ta što su u fotosintezi primarni produkti šećeri, a u nefotosintetskom karboksiliranju kiseline (14):



4.7.4. Fotosinteza mikroorganizama

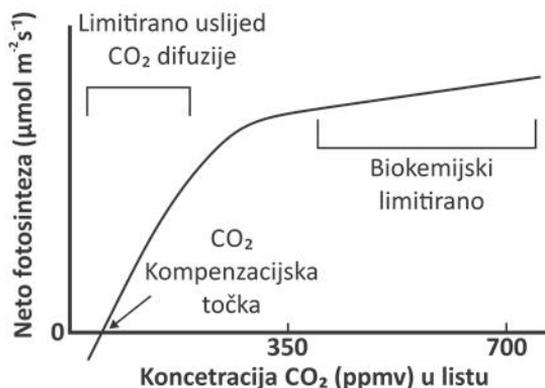
Modrozeleni alge su *aerobi*, dok *fotosintetske bakterije* imaju *anaerobnu fotosintezu* u kojoj ne dolazi do izdvajanja O₂. *Purpurne bakterije* kao donor elektrona koriste *sumporov(II)-vodik* ili *tiosulfat*, a *zelene* koriste molekularni vodik. Bakterije za fotosintezu koriste različiti dio spektra u odnosu na više biljke i imaju drugačije fotosintetske pigmente od viših biljaka.

4.8. Pokazatelji fotosinteze

Teorijski energetski minimum fotosinteze je 8 kvanta svjetlosti (po četiri za svaki fotosustav = 1 400 kJ crvene svjetlosti) za svaki CO₂ (480 kJ mol⁻¹) pa je najveća teorijska efikasnost konverzije svjetlosti 34 %. Međutim, u poljskim uvjetima našeg podneblja *prosječna godišnja efikasnost je ~ 0,5 %* za kukuruz, pšenicu i druge usjeve, jer na intenzitet fotosinteze utječe velik broj biotskih i abiotskih čimbenika kao što su: koncentracija klorofila, veličina, trajnost i zdravstveno stanje asimilacijske površine, prostorna orijentacija lišća, aktivnost enzima fotosinteze i disanja, svojstva provodnog tkiva, intenzitet osvjetljenosti, temperatura, raspoloživost vode i biogenih elemenata.

Pokazatelji fotosinteze su sljedeći:

- 1) *Intenzitet (brzina) fotosinteze* je količina usvojenog CO₂ po jedinici površine lista u jedinici vremena.
- 2) *Fotosintetska efikasnost* je odnos između akumulirane i apsorbirane energije.
- 3) *Produktivnost fotosinteze* je količina stvorene organske tvari po jedinici lisne površine u određenom vremenu.
- 4) *Biološki prinosi* je ukupna masa organske tvari po jedinici površine tla dok je *poljoprivredni prinosi* masa organske tvari određenih biljnih organa zbog koje se biljka uzgaja. Produktivnost fotosinteze ovisi o djelotvornosti sustava „*source*“ ↔ „*sink*“, odnosno uzajamnih odnosa između fotosintetskih tkiva i organa te mjesta potrošnje, odnosno pohranjivanja asimilata.
- 5) *Koeficijent efikasnosti fotosinteze* je odnos čiste produktivnosti fotosinteze i usvojenog CO₂.
- 6) *Koeficijent poljoprivredne efikasnosti fotosinteze* je odnos mase suhe organske tvari u poljoprivrednom dijelu prinosa i ukupne organske tvari (biološki prinosi) (PP/BP).
- 7) *Koeficijent energetske efikasnosti* je odnos količine usvojenog CO₂ po jedinici površine usjeva i količine primljene svjetlosne energije.
- 8) *Kompenzacijska točka* je kada je intenzitet fotosinteze jednak intenzitetu disanja, odnosno, količina usvojenog CO₂ jednaka je količini izdvojenog O₂ (Slika 40.).
- 9) *Neto fotosinteza* je intenzitet fotosinteze umanjen za intenzitet disanja.



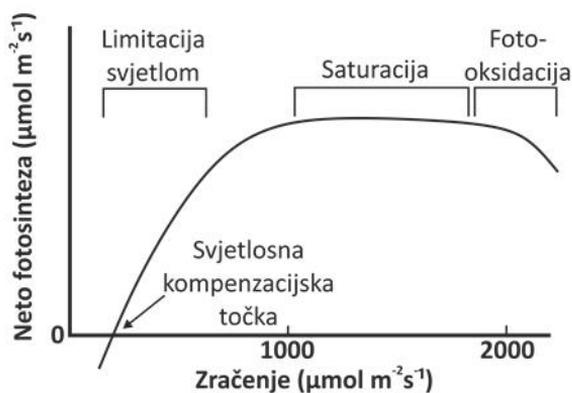
Slika 40. Odnos neto fotosinteze i koncentracije CO₂.

4.9. Fotosinteza i prinos

Temeljni uvjet efikasnog usvajanja svjetlosne energije je optimalan razvoj asimilacijske površine biljaka, njena trajnost, odnosno fotosintetska duljina života i što bolja pokrivenost tla usjevom tijekom godine. To se može izraziti *Beerovim zakonom*:

$$I = I_0 \times \exp(-kL) \quad (15)$$

gdje je: I = zračenje; I_0 = zračenje iznad usjeva, k = koeficijent ekstinkcije (npr. 0,4 za *erektofilno lišće* do 0,8 za horizontalan položaj lišća), a $L = LAI$ u m² m⁻².



Slika 41. Odnos neto fotosinteze i fotosintetski aktivne svjetlosti (FAR)

Budući da je fotosinteza usko povezana s intenzitetom FAR (fotosintetski aktivne radijacije, Slika 41.) i temperaturom, ali i visinom usjeva, LAI, položajem, rasporedom i bojom lišća, gustoćom usjeva, rasporedom biljaka, zadovoljenjem potreba za vodom i

hranivima, u umjerenom klimatskom području kakvo je naše, ukupna suha tvar usjeva usko je povezana s FAR, dok drugi faktori (voda, hranjive tvari itd.) najčešće nisu ograničavajući čimbenik u hladnijem dijelu godine (jesen – zima – proljeće).

Indeks lisnatosti ili pokrovnosti lišća ($LAI = \text{leaf area indeks}$) te duljina fotosintetske aktivnosti lišća ($LAD = \text{leaf area duration}$) vrlo su važne u razmatranju produktivnosti fotosinteze, a ovise, kako o biljnoj vrsti, tako i o uvjetima u kojima se odvija rast i razvitak, posebice opskrbljenost biljaka dušikom:

$$LAD = \left[\left(\frac{LAI_1 + LAI_2}{2} \right) \right] \times d \quad (16)$$

Budući da je utvrđivanje LAD važno za dobru procjenu produktivnosti fotosinteze, mogu se u literaturi pronaći i drugi načini proračuna, npr.:

$$LAD = \left(\frac{2bC}{a} \right)^{0,5} \quad (17)$$

gdje je: a = najveća rata fotosinteze u danima od tvorbe lista; b = broj dana do trenutka kada fotosinteza lista pada na nulu; C = intenzitet iskoristenosti konkretnog lista; a/b je stopa pada fotosinteze.

Rast lišća je osnovni proces kojim biljke zauzimaju prostor i asimiliraju ugljik koji zajedno s vodom predstavlja limitirajući čimbenik lisne ekspanzije, premda LAI često nije u korelaciji s visinom prinosa. Budući da ~ 95 % suhe tvari biljaka potječe iz fotosinteze, pozitivan je odnos između intenziteta fotosinteze i visine prinosa inherentan, ali se u praksi teško uspostavlja čvrsta korelacija između prinosa i intenziteta fotosinteze zbog izrazite specifičnosti pojedinih biljnih vrsta, pa i sorti. Ekonomski (*merkantilni*) prinos (Y) usjeva je funkcija fotosintetske proizvodnje, respiratorne potrošnje (R) i žetvenog indeksa (\check{Z}_i). Iznos fotosintetske proizvodnje ovisi o stopi fotosinteze (F), površini lišća (A) i trajanju fotosinteze (T):

$$Y = \check{Z}_i (F \times A \times T - R) \quad (18)$$

Iz jednadžbe 18. je jasno da se Y (merkantilni prinos) mora povećati kada se povećava F (intenzitet fotosinteze) i mora smanjiti kada F opada pod uvjetom da \check{Z}_i , T i R i ostaju nepromijenjeni.

4.10. Utjecaj biotskih čimbenika na fotosintezu

Koncentracija klorofila u lišću rijetko je uzrok smanjenom intenzitetu fotosinteze te se rijetko može utvrditi njena značajna i pozitivna korelacija s neto produkcijom, izuzev u

uvjetima niske osvjetljenosti (npr. gust usjev). Međutim, slaba opskrbljenost nekim biogenim elementima (Fe, Mg, N i dr.) izaziva pojavu *kloroze* i pad intenziteta fotosinteze što je posljedica nepostojanog *asimilacijskog broja* ($\text{mg CO}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ klorofila h}^{-1}$), kao kada je koncentracija pigmenata relativno niska (jesen).

Intenzitet fotosinteze usjeva proporcionalan je veličini lisne površine samo do određene razine, odnosno do pojave zasjenjivanja donjeg lišća. Za procjenu asimilacijske površine najčešće se koristi parametar *LAI* (*leaf area index* = indeks lisne površine) koji predstavlja ukupnu površinu lista po jedinici površine ($\text{m}^2 \text{ lista m}^{-2} \text{ tla}$). *LAI* je kod ratarskih usjeva najčešće 4 - 8, ali se kod pšenice visoki prinosi postižu samo kad je *LAI* u cvjetanju 6 - 10. U slučaju da je *LAI* veći od optimalnog ($\text{LAI} > 5$), fotosinteza donjeg lišća usjeva može pasti ispod *kompensacijske točke* (negativni neto prirast, ispod intenziteta disanja), posebno ujutro i uvečer. U takvom usjevu mikroklimatski uvjeti pogoduju pojavi bolesti i štetnika, usjev je neotporan na sušu i ima veće potrebe za mineralnim elementima ishrane.

Pored indeksa lisnatosti često se upotrebljavaju parametri *LAd* (*leaf area density* = površina lišća u jedinici volumena), *LAR* (*leaf area ratio* = omjer ukupne površine lista jedne biljke i njene suhe tvari) i *SLA* (*specific leaf area* = specifična lisna površina). *SLA* predstavlja omjer lisne površine i njene svježe ili suhe mase pa taj parametar ukazuje na anatomiju lišća - kultivari niže *SLA* obično imaju veći intenzitet fotosinteze zbog veće količine mezofila. Duljina fotosintetske aktivnosti lišća često je u najvećoj korelaciji s visinom prinosa prema ostalim parametrima lisne površine. Postojanost i trajnost asimilacijske površine nasljedno je svojstvo, a ukazuje na sintezu i obnavljanje proteina, kloroplastnih pigmenata, hormona itd. Međutim, duljina fotosintetske aktivnosti lišća nije jednaka u svim etapama razvitka (kod pšenice iznosi 30 - 60 dana) i na svim položajima. Položaj lišća u prostoru (posebno donjeg) i indeks lisnatosti određuju *svjetlosni režim usjeva* pa ispitivanja pokazuju da kultivari i hibridi uspravnijeg lišća bolje podnose veći sklop i često imaju veći intenzitet i efikasnost fotosinteze uz veći poljoprivredni prinos. Biljke će najviše svjetlosti apsorbirati kad je lišće pod kutom 30 - 60° jer će tada, zbog dnevne promjene kuta Sunčeve svjetlosti, dio listova uvijek biti osvjetljen pod kutom od 90°. Kod visokih usjeva, npr. kukuruza, povoljnije je da gornje lišće ima uspravniji (*erektofilan*), a donje više položen (*horizontalan*) smještaj.

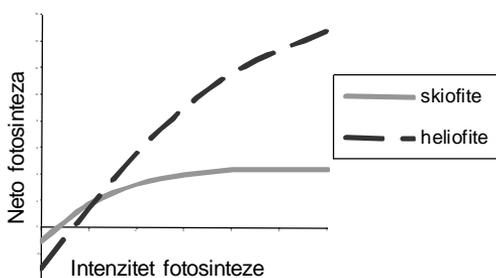
Mlađe lišće je fotosintetski aktivnije od starijeg, ali najveći dio fotosintata koristi za vlastiti rast, dok starije lišće postupno gubi fotosintetsku sposobnost te je najaktivnije *fiziološki zrelo lišće* (~ 2/3 najveće površine lista). Međutim i drugi zeleni organi doprinose ukupnoj fotosintetskoj produkciji, tako na klas pšenice otpada ~ 30 % (s

osjem i više) koliko i na najviši list (*zastavičar*). Kod kukuruza najznačajniji su listovi odmah iznad i ispod klipa, kod suncokreta - vršni listovi u fenofazi nalijevanja zrna.

Dnevni ritam fotosinteze obično pokazuje maksimum sredinom dana, ali kod visoke osvjetljenosti i temperature zbog zatvaranja puči česta su dva maksimuma, jedan veći ujutro i drugi manji predvečer. Godišnji ritam fotosinteze usko je vezan s promjenom godišnjih doba (u tropskim područjima većina biljaka pokazuje jasnu sezonsku dinamiku).

4.10.1. Utjecaj abiotičkih čimbenika na fotosintezu

Svjetlost utječe na na fotosintezu intenzitetom i kvalitetom. Povećanjem intenziteta osvjetljenja stopa fotosinteze se linearno povećava (na početku), zatim dolazi do postupnog smanjivanja i na kraju poprima konstantnu vrijednost (pri zasićenju

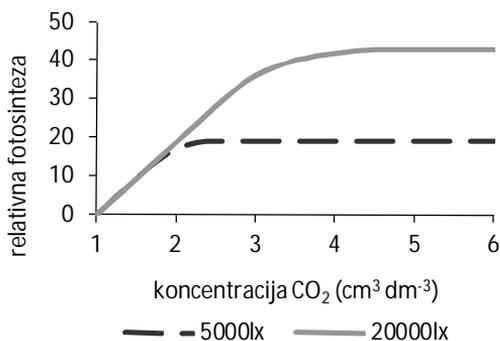


Slika 42. Krivulja neto fotosinteze heliofita i skiofita

fotosintetskog aparata svjetlošću). Prema potrebi za svjetlom biljke se dijele na *heliofite* (ne trpe zasjenjivanje) i *skiofite* (biljke sjene) u koje pripada većina korovskih vrsta (Slika 42.). Porastom intenziteta osvjetljenosti raste i potreba za CO₂ i to kod *heliofita* gotovo linearno, a *skiofite* brzo dolaze u područje saturacije svjetlom. Stoga *skiofite* dopijevaju u *kompensacijsku točku* između 4,6 μmol m⁻² s⁻¹ i 1,85 μmol m⁻² s⁻¹, a *heliofite* između 37 i 9,25 μmol m⁻² s⁻¹ (najčešće 15 - 9 μmol m⁻² s⁻¹). Ratarske biljne vrste za normalan rast i razvitak zahtijevaju znatno veće intenzitete osvjetljenosti iznad kompensacijske točke pa kukuruz zahtijeva 460 μmol m⁻² s⁻¹, pšenica i ječam 111 μmol m⁻² s⁻¹, duhan 150 μmol m⁻² s⁻¹, grašak 56 μmol m⁻² s⁻¹, vinova loza 555 μmol m⁻² s⁻¹. Dnevni intenziteti osvjetljenosti (vedar dan i čista atmosfera) dostižu 2 220 μmol m⁻² s⁻¹ pa biljke za fotosintezu najvećim dijelom koriste difuznu svjetlost unutar usjeva intenziteta 92 - 277 μmol m⁻² s⁻¹.

Mlado lišće dobro podnosi visok i nizak intenzitet svjetlosti, ali razvitkom gubi tu sposobnost što se manifestira otpadanjem lišća kad se biljka uzgojena u sjeni (npr. sobi) prenese na osunčano mjesto. Adaptacija na promjenu osvjetljenosti stoga je važna kod *presadnica* i *lončanica*.

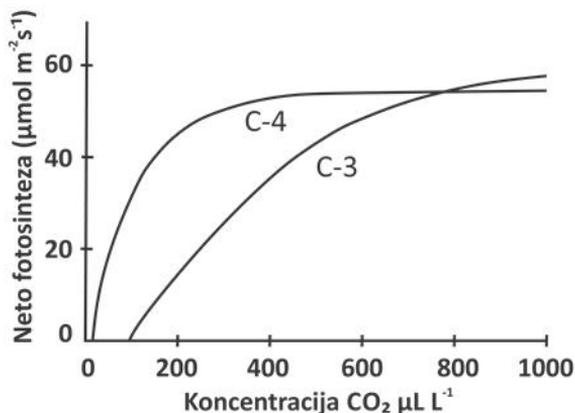
Spektralni sastav svjetlosti značajno utječe na fotosintezu, a posebno je važan pri uzgoju biljaka u zatvorenim prostorima (staklenici, plastenici, hidroponi, aeroponi).



Slika 43. Intenzitet fotosinteze pri različitim konc. CO₂ u atmosferi

osvijetljenosti obje strane reda biljaka, dok kod usjeva pravac reda istok-zapad omogućuje svim biljkama isti spektralni sastav, ali nejednaku osvjetljenost obje strane reda. Zapaženo je da crveni dijelovi spektra utječu na pojačanu sintezu škroba i estera, a plavi na veći sadržaj proteina i slobodnih aminokiselina.

Koncentracija CO₂ mijenja se unutar usjeva ovisno o intenzitetu njegove asimilacije (Slika 43. i 44.) i po danu je u prizemnom dijelu atmosfere prosječno za 12 % niža pa unutar usjeva padne često i na 0,01 %, posebno kad nema strujanja zraka (*konvekcija*). To kod C-3 tipa fotosinteze lako dovodi biljke u kompenzacijsku točku, pri čemu je obično i fotorespiracija intenzivnija pa je prirast suhe tvari često jako umanjen. Usjevi tijekom dana



Slika 44. Tipičan intenzitet fotosinteze C-3 i C-4 biljaka u odnosu na koncentraciju CO₂ okoline

usvajaju velike količine CO₂, npr. uz LAI = 3 prirast suhe tvari/ha iznosi 300 - 450 kg ili 600 - 900 kg CO₂. Otuda proračuni pokazuju da na Zemlji kroz 250 godina sav CO₂ prođe kroz proces fotosinteze, a bez mikroorganizama, razgrađivača organske tvari, sav ugljik atmosfere bio bi potrošen za 40 godina. Količina CO₂ koja se oslobodi *zemljišnim*

disanjem na obrađenom tlu iznosi 80 - 900 mg CO₂ m⁻² h⁻¹ (ovisno o uvjetima koji vladaju u tlu: temperatura, vlaga, pH, količina organske tvari itd.). Jedan dio oslobođenog CO₂ potječe od disanja korijenja biljaka (1/3), manji dio od disanja životinja, a najveći dio emitiraju mikroorganizmi.

Pri niskoj osvjetljenosti biljke za potrebe fotosinteze iskoriste do 70 % CO₂ oslobođenog u procesu disanja. Porast fotosinteze ide sve do koncentracije od 2 % CO₂ u atmosferi (praktično je iskoristivo u staklenicima), ali se saturacija zapaža najčešće između 0,18 i 0,35 % ovisno o intenzitetu svjetlosti.

Izgaranjem fosilnih goriva u atmosferu dospjeva godišnje 25 milijardi tona CO₂, pa se predviđa da će u narednih 30-ak godina koncentracija CO₂ porasti na 420 μL L⁻¹ što će izazvati prosječni rast temperature na Zemlji za 1°C, a na polarnim kapama čak za 3°C uz velike probleme zbog porasta visine mora i jače promjene klime. Povećanje koncentracije CO₂ u atmosferi izaziva efekt *staklenika*, jer veće valne duljine svjetlosti, reflektirane od površine Zemlje, odbijaju se nazad prema površini Zemlje i izazivaju veće zagrijavanje uz postupnu promjenu klime i porast ukupne biomase što utječe na homeostazu čitave biosfere uključujući i biociklus mora.

Intenzitet fotosinteze do dva puta je veći u uvjetima nedostatka kisika (*Warburgov efekt*), najvjerojatnije zbog povećane fotorespiracije, jer kisik stimulira enzime *glikolatfosfat-sintetazu* i *glikolat-oksidazu* i kompetitivno blokira fiksaciju CO₂ pomoću *RuBisCO* enzima uz pojavu *pseudocikličnog* transporta elektrona. Stoga se smanjivanjem koncentracije kisika može povećati fotosinteza za 50 - 100 %.

Utjecaj temperature je vrlo složen, jer djeluje različito na svijetli i tamni dio fotosinteze. Naime, temperatura ne utječe na svijetlu fazu (fotofizikalni i fotokemijski dio fotosinteze), dok je *Calvinov ciklus* izrazito ovisan o temperaturi (Q = 2 - 3). Zbog toga, porastom temperature uz dobru raspoloživost CO₂ i dovoljnu osvjetljenost, fotosinteza raste sve do granice inaktivacije enzimatskog sustava temperaturom (> 40°C) što je pak različito za biljne vrste i jako ovisi o opskrbljenosti biljaka vodom i duljine adaptacije na nepovoljne uvjete. Optimalna temperatura biljaka umjerenog klimata je ~ 30°C, arktika i antarktika ~ 15°C, a pustinskih biljaka čak > 45°C. S obzirom da je neto fotosinteza jednaka bruto fotosintezi umanjenoj za disanje, porastom temperature jako raste disanje (enzimi koji stimuliraju oksidacije otporniji su na više temperature od reduktaza) što također smanjuje neto produkciju. Smatra se da je u osvjetljenom lišću mitohondrijalno disanje dijelom inhibirano (*Kok efekt*) pa izdvajanje CO₂ pri visokim temperaturama uglavnom raste na račun fotorespiracije koja može umanjiti neto fotosintezu čak do 50 %.

Primarna organska produkcija, ovisno o usjevu i tipu fotosinteze, jako reagira na razliku dnevno-noćnih temperatura jer visoke noćne temperature zbog pojačanog disanja jače smanjuju prirast organske tvari. Također, niske dnevne temperature znatno smanjuju intenzitet fotosinteze zbog utjecaja na reakcije tamnog dijela, ali i zbog slabijeg premještanja fotosintata u druge dijelove biljke.

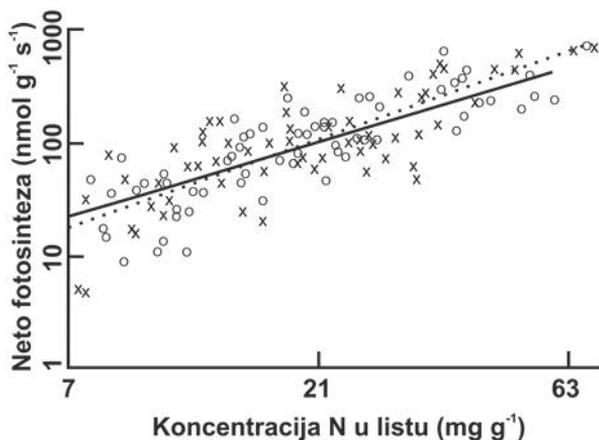
Intenzitet fotosinteze najuže je povezan s neto produkcijom, iako i drugi čimbenici (LAI, LAD, fotorespiracija, efikasnost transporta asimilata) jako utječu na visinu prinosa (Slika 46.). Od bruto produkcije značajan dio se potroši u procesu disanja, dio izgubi u konverziji tvari, ispiranju kišom ili izlučivanjem u tlo kroz korijen.

Čista produktivnost fotosinteze obuhvaća, pored asimilacije i usvojene mineralne tvari, i vodu koji se ugrade u organsku tvar. Ukupno sintetizirana organska tvar za razdoblje vegetacije čini *opću energetska bilancu* biljaka koja jako ovisi i o rashodu, npr. transpiracija može odnijeti 50 - 70 % ukupno akumulirane Sunčeve energije.

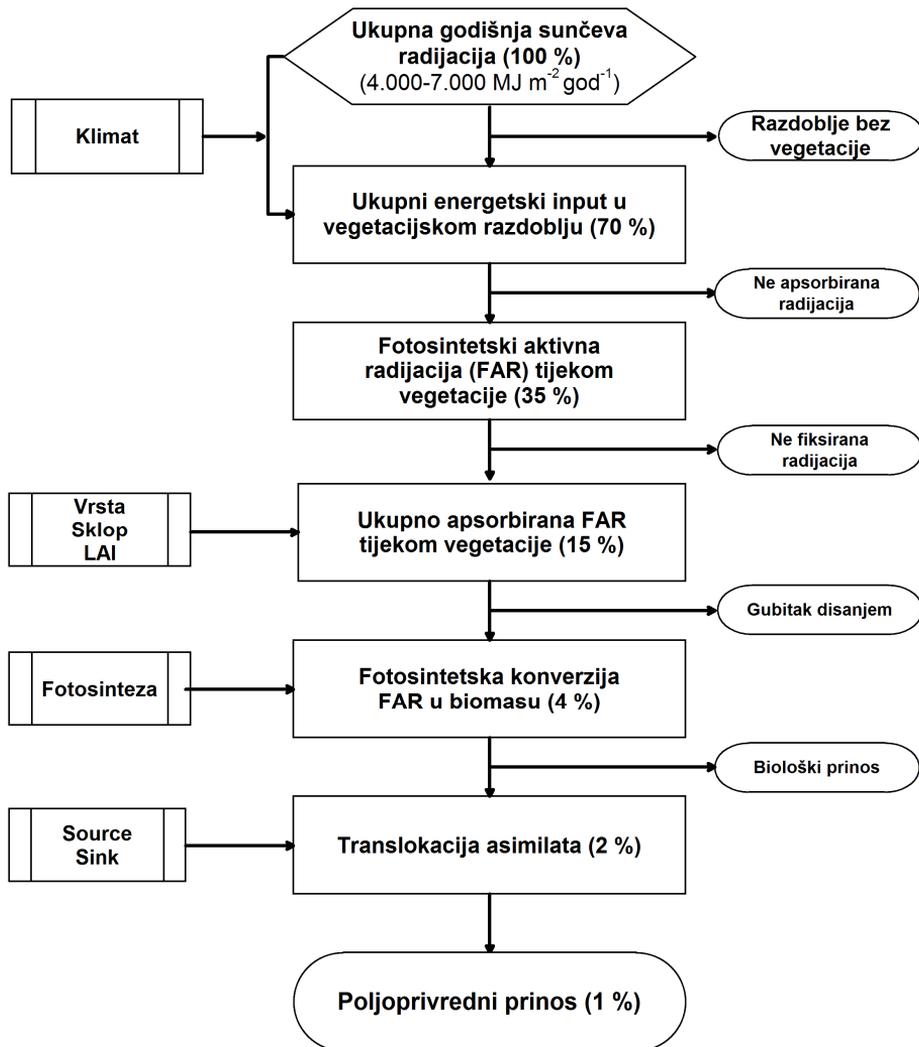
S poljoprivrednog aspekta manje je značajna ukupno sintetizirana

organska tvar, već koliki dio otpada na poljoprivredni prinos, odnosno koliki je *žetveni indeks* na koji snažno utječe mineralna ishrana (posebno dušikom, Slika 45.), raspoloživost vode, svojstva kultivara itd. Npr. žetveni indeks kukuruza porastao je od ~ 10 % (stare sorte) na 40 - 50 % kod novih hibrida.

Između visine biološkog i poljoprivrednog prinosa postoji pozitivna korelacija samo do izvjesne granice iznad koje se smanjuje žetveni indeks. Stoga dobra energetska bilanca usjeva zahtijeva pokrivenost tla vegetacijom što duži period, kako bi se asimilacijska površina što prije formirala i kako bi raspored biljaka omogućio dobru osvjetljenost svih listova.



Slika 45. Odnos između koncentracije N u lišću i maksimalnog kapaciteta fotosinteze (kružići i puna linija regresije su za 11 biljnih vrsta šest različitih bioma, a križići i isprekidana linija su podatci iz literature.)



Slika 46. Efikasnost primarne produkcije

Kapacitet fotosinteze u čvrstoj je korelaciji s opskrbljenošću biljaka elementima ishrane, posebice dušikom, jer fotosintetski enzimi sadrže najveći dio dušika u lišću. Stoga biljke koje imaju dovoljnu količinu dušika u tlu imaju višu koncentraciju N u lišću i veći iznos neto fotosinteze nego biljke koje rastu na manje plodnim tlima. Prilagodba biljaka visokoj bioraspoloživosti N doprinosi visokoj fotosintetskoj stopi na poljoprivrednim tlima i drugim ekosustavima s brzim obrtom dušika. Također, biljke s visokim fotosintetskim kapacitetom imaju visoku stomatalnu vodljivost što im omogućuje brzo usvajanje CO₂ uz visoki intenzitet transpiracije.

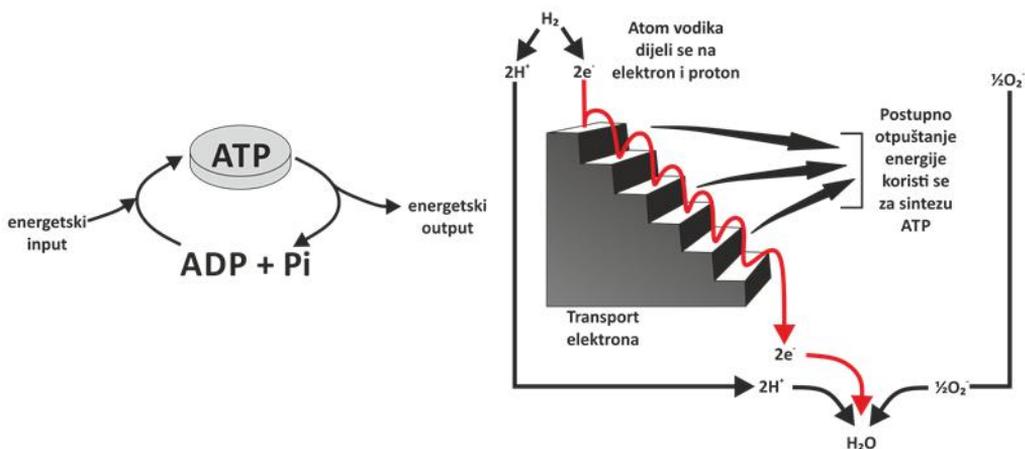
5. Disanje

Svi živi organizmi zahtijevaju energiju za održavanje života, rast i razvitak. Rijetko se fiziološki procesi odvijaju spontano (egzotermno) pa kemijski vezana energija omogućuje odvijanje endotermnih reakcija i procesa, odnosno biološki rad svih stanica i organizama.

Energija se podvrgava osnovnim zakonima termodinamike:

- Energija ne može nastati ni iz čega, niti se može uništiti u zatvorenom sustavu, ali se može transformirati (prvi zakon termodinamike).
- Sve transformacije energije rezultiraju smanjenjem slobodne energije i porastom entropije sustava, odnosno energije koja se više ne može pretvoriti u rad (drugi zakon termodinamike).

Biološki sustavi koriste tzv. *slobodnu energiju* za svoje održanje i ona se može označiti kao „organizirana“. *Entropija* je također energija, ali za žive sustave nije iskoristiva (npr. rasap topline živih organizama).



Slika 47. Akumulacija kemijske energije i uloga ATP u fiziološkim procesima

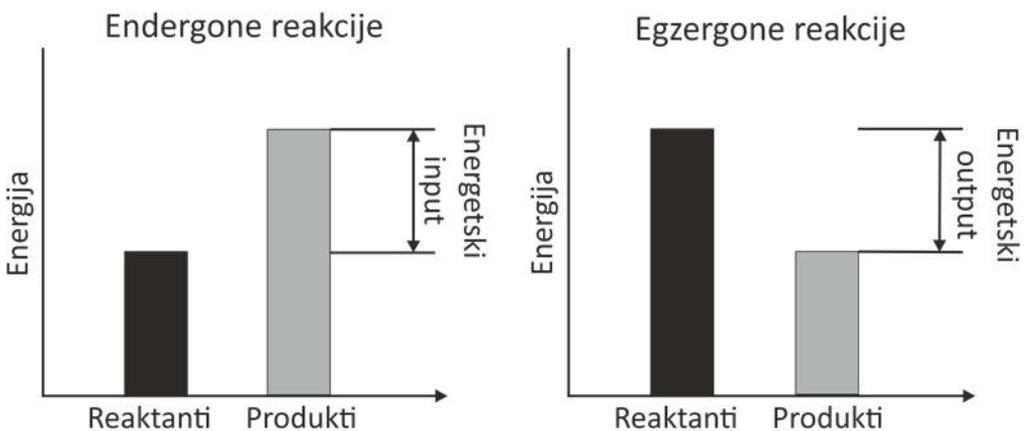
Kinetička energija je „energija kretanja“ (npr. kinetička energija difundirajućih čestica), dok se *potencijalna energija* može osloboditi pod određenim uvjetima pa se može označiti kao energija pozicije ili uvjeta.

S obzirom na opskrbu energijom, dva su temeljna tipa odnosa organizama i okoliša: *autotrofi* i *heterotrofi*. Prvi sintetiziraju hranu fotosintezom (*primarni proizvođači*), dok heterotrofi koriste već gotovu organsku tvar ili hranu (*potrošači*).

Katabolizam označava procese u kojima se razlažu složene molekule, proizvodi i akumulira energija. To su procesi disanja (*aerobni katabolizam*) i fermentacija (*anaerobni katabolizam*). *Anabolizam* je niz metaboličkih putova koji formiraju velike, složene kemijske spojeve počevši od manjih jedinica za što troše energiju ATP (Slika 47.).

5.1. Stanično disanje

Sve kemijske reakcije u stanici praćene su energetske promjenama i dijele se na *endergone* (zahtijevaju energetske input) i *egzergone* (oslobađaju višak energije) (Slika 48.).



Slika 48. Energetske promjene endergonih i egzergonih reakcija

Energija oslobođena iz „nestabilnih“ molekula (potencijalna energija) u egzergonim reakcijama koristi se za „aktivaciju“ stabilnih molekula i „pogon“ endergonih reakcija, odnosno odvijanje fizioloških procesa. Međutim, mjesta dobivanja energije i njene potrošnje najčešće su udaljeni zbog organizacije stanice i regulacije procesa, odnosno *kompartmentnosti stanice* pa se energija „konzervira“ u obliku kemijske energije *ATP*, koji je svojevrsna univerzalna „energetska valuta“. Direktnom hidrolizom nestabilne fosfatne veze nastaje *ADP* uz oslobađanje toplinske energije (-30 kJ mol^{-1}), a prijenosom *terminalne fosfatne grupe* enzimskom katalizom na druge spojeve oni se „aktiviraju“ (*fosforiliraju*), odnosno tada sadrže dovoljno slobodne energije za „preskakanje“ *energetske barijere* i stupanje u reakcije. Stanično disanje je otuda postupno (enzimatsko) razlaganje složenih molekula do CO_2 i H_2O uz oslobađanje

energije „rearanžiranjem“ elektrona unutar kemijskih veza u nizu oksidoredukcijskih koraka. *Neto reakcija disanja* je:



U disanju se cijepaju lanci ugljikohidrata, masti, organskih kiseline, rezervnih proteina, ili čak i konstitucijskih proteina, kad nedostaje visokoenergetskih molekula.

Stanično disanje je niz oksidoredukcijskih reakcija koje prati *oslobađanje energije*. Pored aerobnog disanja i sve vrste *fermentacija* (kao alkoholno, mliječno, maslačno vrenje) smatraju se disanjem. Žive stanice neprestano imaju potrebu za energijom, stoga je temeljni biološki smisao disanja održavanje života.

5.2. Oksidacijsko-redukcijske reakcije u metabolizmu

Oksidacijsko-redukcijske reakcije (*redoks reakcije*) su posebna vrsta kemijskih reakcija koje uključuju djelomičan ili potpun transport elektrona od jednog reaktanta na drugi. *Oksidacija je djelomično ili potpuno oslobađanje (gubitak) elektrona, a redukcija djelomično ili potpuno primanje elektrona*. Transfer elektrona zahtijeva *donora (davatelja)* i *akceptora (primatelja)* tako da se donor oksidira, a akceptor reducira: $\text{Xe} + \text{Y} \rightarrow \text{X} + \text{Ye}^-$ (X = tvar koja se oksidira, odnosno *reducens* jer reducira tvar Y; Y = tvar koja se reducira, odnosno *oksidans* jer oksidira tvar X).

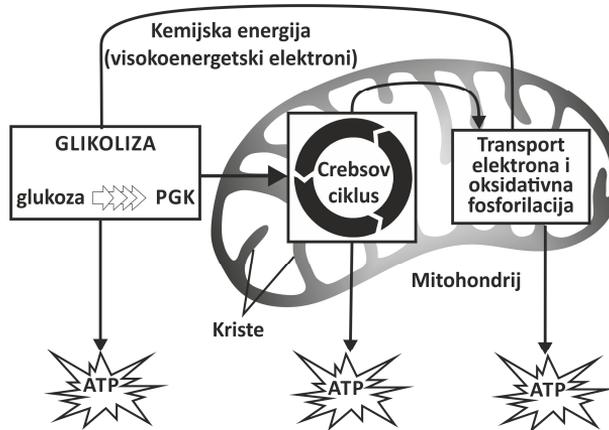
Kod kovalentnih veza ne dolazi do potpunog prijenosa elektrona jer elektron dijele dva atoma, npr: $\text{CH}_4 + 2 \text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + 2 \text{H}_2\text{O} + \text{energija}$. Kovalentni elektroni u metanu raspodijeljeni su između ugljika i vodika koji imaju sličan afinitet za elektrone i u reakciji metana s kisikom elektroni se premještaju s C i H na O_2 koji je jako elektronegativan. Prema tome, kisik je moćan oksidirajući agens (*oksidans*) jer je izrazito elektronegativan. Istovremeno s elektronima premještaju se i protoni (H^+) uz pomoć posebnih akceptora elektrona i protona (NAD^+ = *nikotinamid adenin dinukleotid* i FAD = *flavin adenin dinukleotid*). U oksidaciji glukoze NAD^+ funkcionira kao oksidans zahvatajući elektrone, a reakciju katalizira enzim *dehidrogenaza* uklanjajući 2 elektrona i 2 protona iz supstrata disanja i predaje 2 elektrona i samo 1 proton, otpuštajući jedan proton u citoplazmu: $\text{XH}_2 + \text{NAD}^+ \rightarrow \text{X} + \text{NADH} + \text{H}^+$ (X = različiti supstrati disanja; NAD^+ = oksidirani koenzim neto pozitivnog naboja; NADH = reducirani koenzim električno neutralan)

Stadiji staničnog disanja su:

- Glikoliza (cijepanje glukoze u dvije 3C molekule)
- Krebsov ciklus (3C molekule razlažu se do CO₂) ili ciklus limunske kiseline
- Elektron transportni sustav i sinteza ATP
- Formiranje vode
- Prenositelji vodika: NADH, NADPH i FADH₂.

5.3. Glikoliza

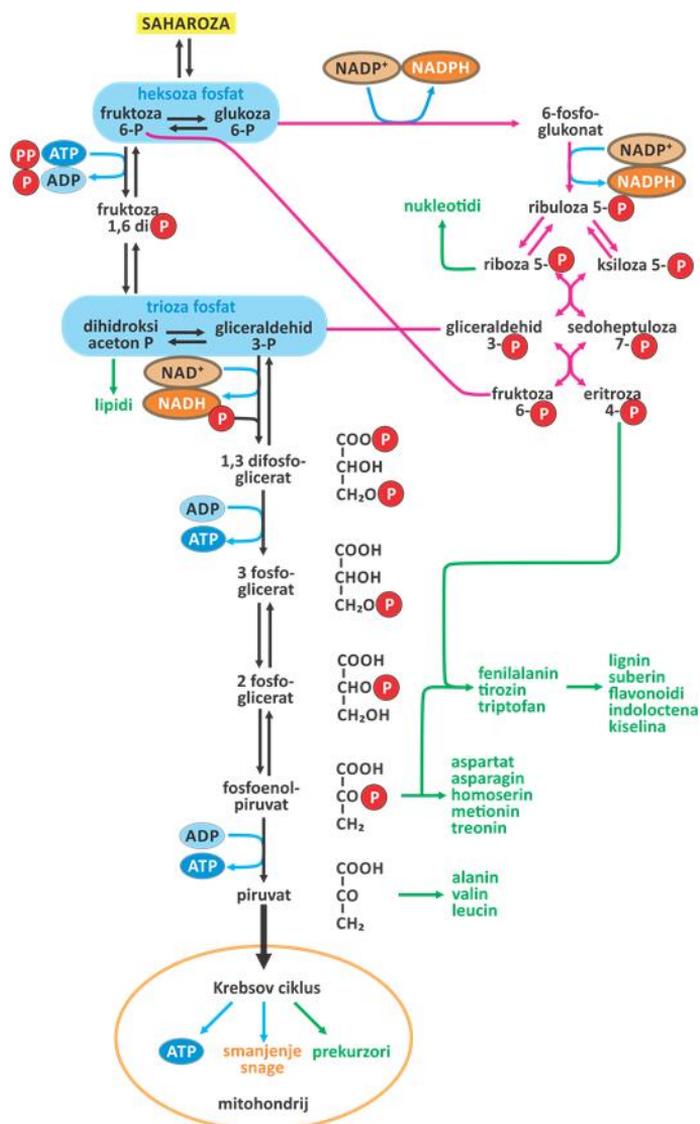
Glikoliza je anaerobna razgradnja glukoze do pirogroždane kiseline uz oslobađanje energije. Za glikolizu nije potreban kisik, što je pogodno za biljna tkiva izložena deficitu kisika, a prethodi potpunoj oksidaciji u Krebsovom ciklusu (Slika 49.)



Slika 49. Povezanost dijelova procesa disanja

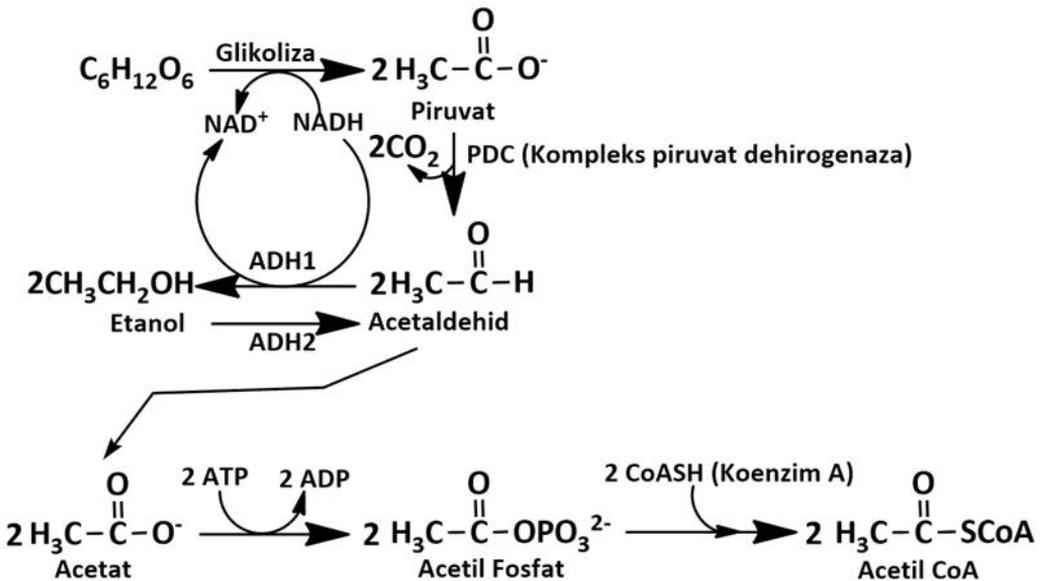
Glikoliza (*glyco* = *sladak*, *lysis* = *podjela*) ili *Embden-Mayerhof-Parnas metabolizam* je anaerobni dio staničnog disanja koji se odvija u citosolu (tekući dio protoplazme) svih živih stanica, a njeni enzimi su uglavnom vodotopivi i ne vežu se na biološke membrane. Početni spoj je *glukoza* (*heksoza*, *aldoza*, 6C) pa se složeniji ugljikohidrati (npr. škrob) prvo moraju *hidrolizirati* (pomoću enzima *amilaze*), a molekula glukoze *fosforilirati* pomoću enzima *heksokinaze* (Slika 50.). Produkt ove reakcije je *glukoza-6-fosfat* koja se djelovanjem *fosfoglukoizomeraze* pretvara u *fruktozu-6-fosfat* koja može vezati još jedan energijom bogati fosfat (pomoću enzima *fosfofruktokinaze*), pa nastaje *fruktoza-1,6-difosfat*. *Fosfofruktokinaza* je *alosterički* enzim koji regulira intenzitet glikolize. Zatim slijedi cijepanje molekule fruktoze pomoću *aldolaze* na dva 3C šećera (*fosfoglicerinski aldehyd* = *PGA* i *dihidroksiaceton* = *DHA*) koje oksidiraju do dvije 3C molekule *piruvata* (*pirogroždane kiseline*), uz sintezu dvije molekule ATP (neto), dvije molekule NADH i dvije molekule vode ($\Delta G = -77 \text{ kJ mol}^{-1}$ glukoze).

Između PGA i DHA postoji dinamička ravnoteža regulirana enzimom *izomerazom* tako da se veći dio DHA transformira u PGA što omogućuje i uključivanje drugih supstrata u proces disanja (npr. glicerola iz masti). PGA oksidira uz redukciju NAD^+ do $\text{NADH} + \text{H}^+$. Reakcija je vrlo egzergona i povezana s endergonom fosforilacijskom reakcijom (tvorba *1,3-fosfoglicerinske kiseline*) što se u sljedećoj fazi tvorbe *fosfoglicerinske kiseline* koristi za sintezu ATP. *Fosfoglicerinska kiselina* (PGK) transformira se preko važnog intermedijara *fosfoenolpirogroždane kiseline* (PEP) (vidi C-4 tip fotosinteze i nefotosintetsku asimilaciju CO_2) do *pirogroždane kiseline*, također uz sintezu ATP.



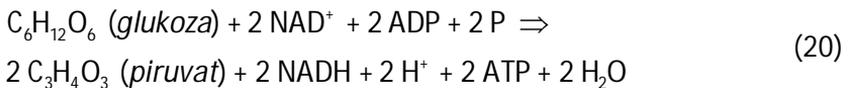
Slika 50. Shema glikolize i sinteza prekursora za biosintetske procese

Produkti glikolize, dvije molekule piruvata, uz prisutnost kisika premještaju se u mitohondrije gdje se proces disanja nastavlja u aerobnim uvjetima. U nepovoljnim uvjetima, npr. u slučaju anaerobioze (poplave, ledena pokorica, pokorica), piruvat se razlaže anaerobno tvoreći *mliječnu kiselinu* kod životinja ili *fermentira* do *etanola* (preko acetaldehida kod bakterija i kvasaca)(Slika 51.).



Slika 51. Metabolizam vrenja i tvorba etanola u anaerobnim uvjetima

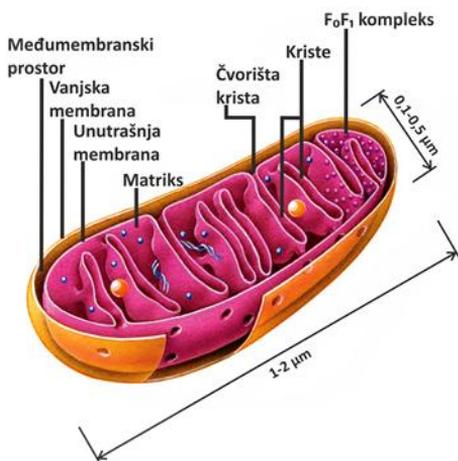
Sumarno se glikoliza može prikazati jednadžbom:



5.4. Krebsov ciklus

Pirogroždana kiselina, kao krajni produkt glikolize u aerobnim uvjetima, difundira u mitohondrije i oksidira potpuno do CO_2 i vode u *Krebsovom ciklusu* ili *ciklusu trikarbonskih kiselina (TCA)* ili *ciklusu limunske kiseline*. Pri tome se oslobođena energija organske tvari akumulira u ATP.

5.4.1. Mitochondriji

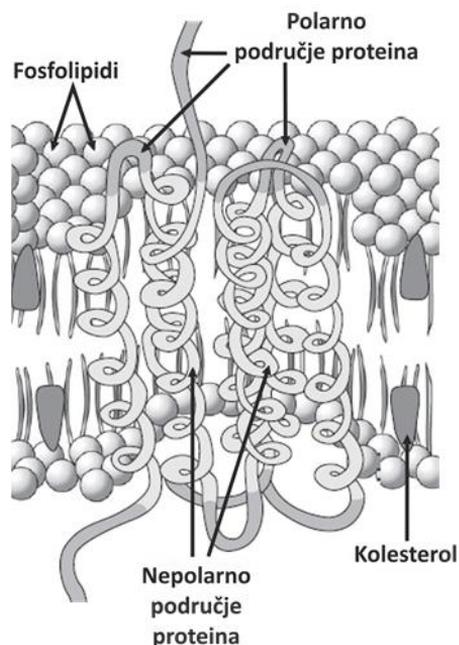


Slika 52. Presjek kroz mitohondrij

kojem se odvija veći dio Krebsovog ciklusa. Biološke membrane vrlo su složene strukture i funkcije, jer ne samo da odvajaju pojedine kompartimente stanice već i reguliraju promet tvari i energije selektivnom propustljivošću različitih tvari i enzimatskom aktivnošću (unutar membrane i na obje površine).

Ljudski mitohondriji sadrže 5 - 10 identičnih, kružnih molekula DNA (*mtDNA*) u kojima se nalazi 16 569 parova nukleinskih baza ili informacije za 37 gena koji enkodiraju 2 različite molekule ribozomalne RNA (*rRNA*), 22 različite molekule transfer RNA (*tRNA*) (najmanje jednu po aminokiselini) i 13 polipeptida. *rRNA* i *tRNA* sudjeluju u sintezi 13 polipeptida koji su subjedinice enzima prenositelja (*NADH* hidrogenaza, citokrom *c* oksidaza, i *ATP* sintetaza). Unatoč vlastitom genetskom kodu unutar mitohondrija, svaki od tih proteinskih kompleksa također sadrži subjedinice koje enkodiraju geni jezgre, a sintetiziraju se u citosolu i otuda ulaze u mitohondrije. Otkuda potječe tako zanimljiv

Mitohondriji (Slika 52.) imaju ulogu „električne centrale“ svake žive stanice, a broj im je vrlo promjenjiv (od 10 do nekoliko tisuća). To su organele odvojene od ostalog dijela stanice dvoslojnom biomembranom (Slika 53.). Vanjska membrana je semipermeabilna te regulira ulazak i izlazak tvari, a unutrašnja je nabrana u tzv. kriste i propusna za vodu, masne kiseline kratkih lanaca i neke neutralne spojeve, a nepropusna za neke ione, saharozu i većinu aminokiselina. Mitohondriji sadrže velik broj enzima disanja (transport elektrona, *ATP* sinteza). Unutrašnjost im je ispunjena tekućim sadržajem, koji se naziva matriks, u



Slika 53. Shematski prikaz građe biomembrane eubakterija i eukariota

nasljedni mehanizam? Mitohondrijalni geni jako sličje genima *prokariota* (npr. bakterija) pa se vjeruje da je to posljedica *endosimbioze* eukariota i prokariota u ranom periodu evolucije.

5.4.2. Kemizam Krebsovog ciklusa

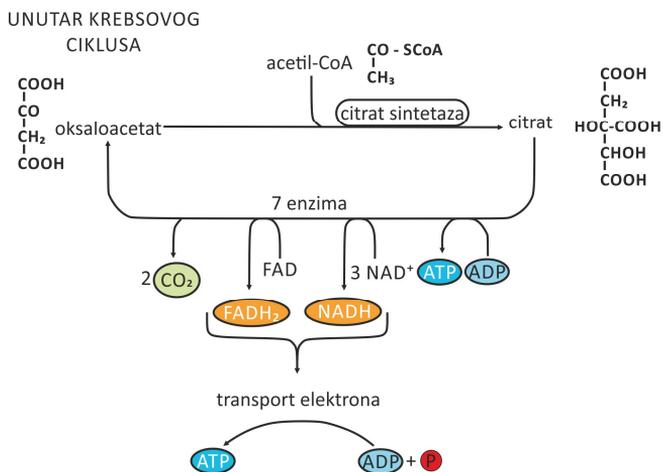
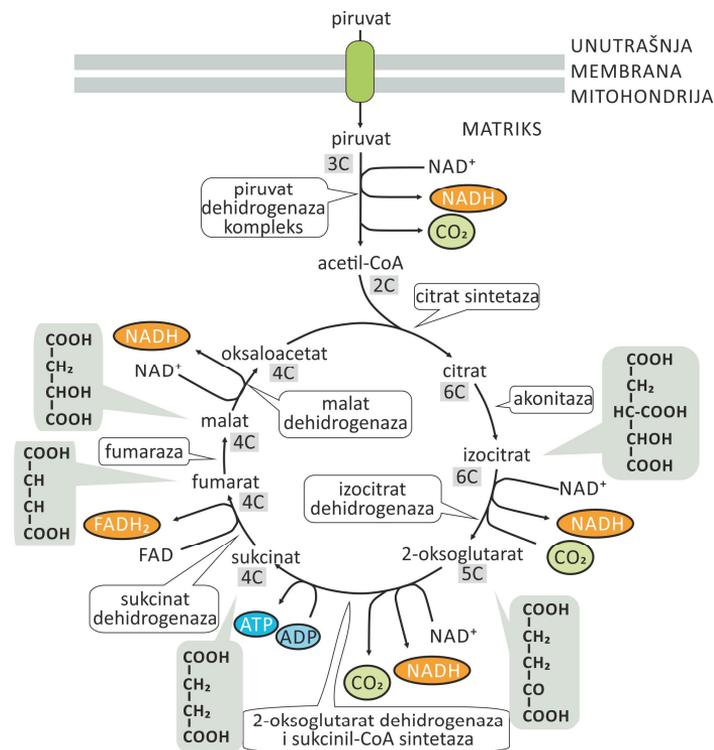
Glikoliza je povezana s Krebsovim ciklusom preko *intermedijera acetil-CoA*, oksidacijskog produkta piruvata. Taj međustupanj katalizira *multienzimski kompleks* koji uklanja jedan CO₂ (*dekarboksilacija piruvata*) i oksidira 2C intermedijer do *octene kiseline* uz redukciju NAD⁺ do NADH pomoću pritom izdvojenih elektrona. Kondenzacijom *acetilne grupe* i *koenzima A (SH-CoA)* nastaje energijom bogati spoj *acetil-CoA*. Budući da glikoliza producira dvije molekule piruvata po molekuli glukoze, u Krebsov ciklus ulaze i dvije molekule *acetil-CoA* (Slika 54.).

„Gorivo“ *Krebsovog ciklusa* (u čast *Hansa Krebsa*) je *acetil-CoA* (2C) koji se kondenzira s *oksalocetnom kiselinom* (4C, krajnji produkt jednog ciklusa) u *limunsku kiselinu* (kiselina s 3 karboksilne grupe i 6C atoma) kroz niz egzergonih enzimatski kontroliranih reakcija u matriksu mitohondrija, pomoću reducirajućih koenzima (NAD⁺ i FAD) i fosforiliranja ATP-om što rezultira potpunom oksidacijom organske tvari.

Krebsov ciklus odvija se u sljedećim koracima:

- 1) *Acetil-CoA* kondenzira s oksalacetatom pri čemu nastaje citrat (limunska kiselina) (2C atoma acetilne grupe s 4C *oksalocetne kiseline* grade 6C *limunsku kiselinu*).
- 2) Limunska kiselina se izomerizira do izolimunske kiseline.
- 3) *Izolimunska kiselina* gubi CO₂ te 5C *α-ketoglutarne kiseline* oksidira uz NAD⁺ koji se reducira do NADH.
- 4) *Multienzimski kompleks (α – ketoglutarat-dehidrogenaza)* katalizira odvajanje CO₂ uz oksidaciju preostale C-4 *sukcinilne (jantarne) kiseline* (uz *sukcinil-CoA*) i redukciju NAD⁺ do NADH.
- 5) *Supstrat fosforilacija* (u nizu reakcija) prvo dovodi do odvajanja *sukcinil-CoA* od *sukcinilne kiseline*, fosfatna grupa veže se na *GDP (gvanozin difosfat)* i nastaje *GTP (gvanozin trifosfat)* koji prenosi fosfatnu grupu na ADP gradeći ATP,
- 6) *Sukcinilna kiselina* oksidira do *fumarne kiseline* uz redukciju *FAD* (2H⁺ se prenose na FAD te nastaje *FADH₂*, a reakciju katalizira *dehidrogenaza* vezana na unutrašnju mitohondrijalnu membranu čiji je kofaktor FAD).
- 7) *Fumarna kiselina* veže vodu uz rearanžiranje kemijskih veza, tako da nastaje *malična (jabučna) kiselina*,

8) *Jabučna kiselina* se oksidira uz redukciju NAD do NADH i konačno nastaje (zapravo se regenerira) *oksaloctena kiselina*.



Slika 54. Krebsov ciklus

Dakle, Krebsov ciklus je niz reakcija koje dovode do potpune oksidacije supstrata, od acetil-CoA (piruvat se transformira u acetat, acetat u Acetil-CoA, a acetil-CoA ulazi u Krebsov ciklus) koji ulazi u ciklus i veže se s 4C oksalacetatom gradeći 6C citrat, zatim se

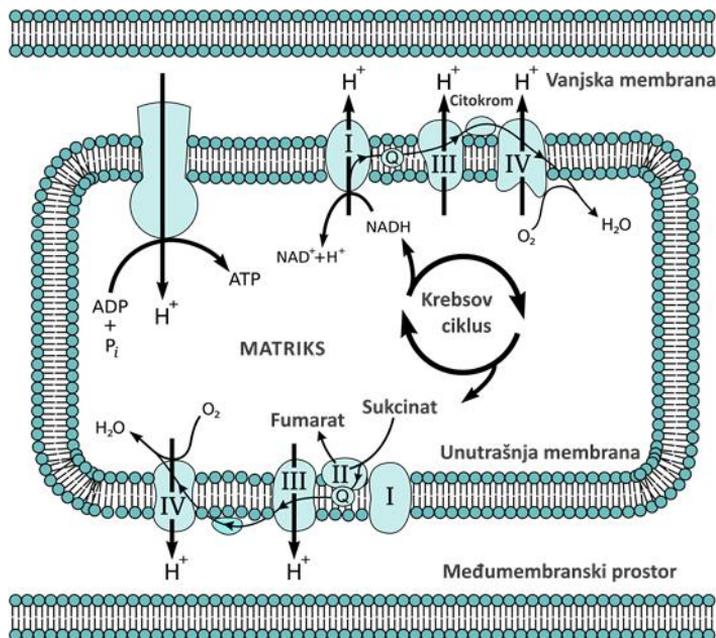
postupno obavlja dekarboksilacija i u nizu reakcija izdvaja se CO_2 uz sintezu 1 ATP, 3 NADH i 1 FADH_2 te preostaje oksalacetat koji reagira s novim acetyl-CoA.

Iako se kisik ne koristi direktno u glikolizi, kao ni u Krebsovom ciklusu, ciklus limunske kiseline može se odvijati samo u aerobnim uvjetima (potrebni su mu FAD i NAD^+ koji se obnavljaju kada FADH_2 i NADH prenesu svoje elektrone transportnim lancem elektrona na kisik).

5.5. Elektronski transportni sustav

Citokromi u kristama mitohondrija cijepaju vodikov atom: $\text{H} \Rightarrow \text{H}^+ + \text{e}^-$ te elektroni otpuštaju višak slobodne energije u više koraka uz pomoć četiri kompleksna proteina integrirana u membrane mitohondrija. Istovremeno se prenose elektroni i protoni koji grade vodu u posljednjoj (terminalnoj) fazi prijenosa, pri čemu se koristi njihov protok iz matriksa u unutarnji membranski prostor uz sintezu ATP. Protoni se „pumpaju“ u unutarnji membranski prostor pomoću kompleksa *NADH hidrogenaze*, *citokrom c reduktaze* i *citokrom c oksidaze*, a u prosjeku se na svaka 3 protona u suprotnom smjeru prebacuje jedan par elektrona. Stoga je 9 H^+ potrebno za redukciju NADH, a samo 6 H^+ za FADH_2 . Protok protona održava *proton motorna sila* ili razlika u *protonskom gradijentu* te njihov tok kroz membranu predstavlja mini bateriju koja uz pomoć enzima *ATP sintaze* gradi ATP. Takav način oksidacijske fosforilacije naziva se *kemiosmoza* jer predstavlja „olakšanu“ difuziju (Slika 55.).

Budući da se po svakom paru elektrona sintetizira 3 ATP (samo 2 ATP za elektrone prenesene pomoću FADH_2) može se lako izvesti bilanca oksidacijske fosforilacije: a) od 12 parova elektrona iz jedne molekule glukoze 10 parova prenosi NAD^+ ($10 \times 3 \text{ ATP} = 30 \text{ ATP}$), b) 2 para FADH_2 ($2 \times 2 \text{ ATP} = 4 \text{ ATP}$) što čini 34 ATP, c) na tih 34 ATP treba dodati još 4 ATP iz glikolize što čini *ukupno 38 ATP po molekuli glukoze*. Od toga, dvije molekule ATP potroše se na konverziju α -ketoglutarne kiseline do sukcinilne kiseline pa je *stvarna dobit 36 ATP po molekuli glukoze*. Međutim, mitohondriji obavljaju i brojne druge funkcije pa taj energetski prinos u stvarnosti može biti vrlo različit. Kemijski vezana energija po jednom ATP iznosi 32 kJ, a ukupna energija po molu glukoze 2870 kJ, stoga *efikasnost biološke oksidacije iznosi ~ 40 %*. Disanjem se oslobađa i toplina ($\sim 1660 \text{ kJ mol}^{-1}$ glukoze) koja se kod biljaka najvećim dijelom otpušta u vanjsku sredinu i gotovo ne utječe na brzinu disanja, ali zato ima vrlo važnu ulogu kod *homeoterma* (*aves* i *mammalia*) i *poikiloterma* (*reptilia*).

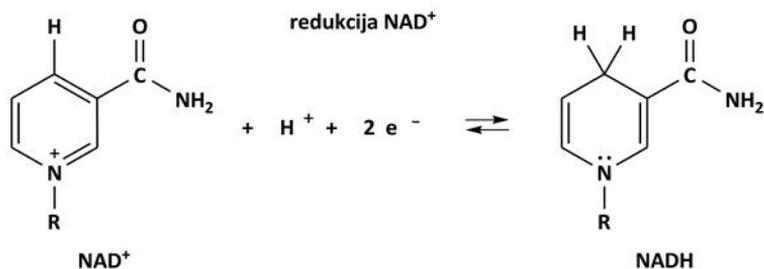


Slika 55. Mehanizam kemiosmotske sinteze ATP u mitohondrijama

5.6. Značaj Krebsovog ciklusa

Uloga Krebsovog ciklusa u metabolizmu vrlo je značajna i višestruka:

- *dehidrogenizacijom kiselina* u Krebsovom ciklusu reduciraju se NAD^+ (Slika 56.) i FAD , čija *reoksidacija* omogućuje nastanak ATP u oksidativnoj fosforilaciji,
- oksidativna fosforilacija (sinteza ATP),
- *tvorba prekursora* za mnogobrojne sinteze (sinteza proteina, masti itd.)



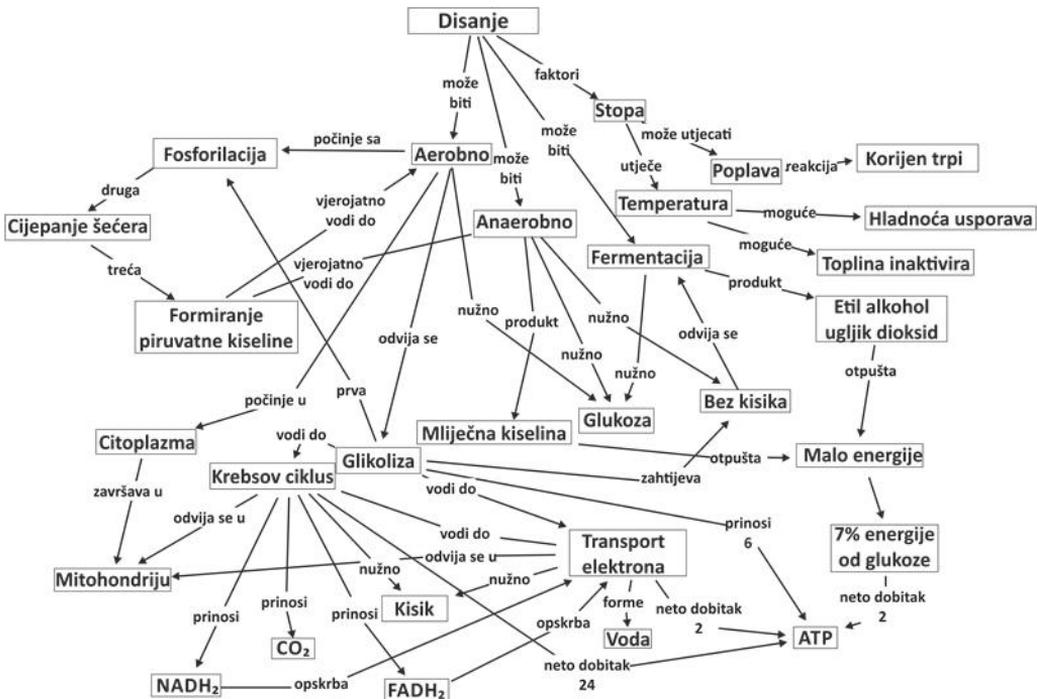
Slika 56. Oksidirana (lijevo) i reducirana forma NAD

Kompleksnost procesa disanja i prisutnost *alternativnih putova metabolizma* (Slika 57.) jasno pokazuju da se kataboličke funkcije ne odvijaju samo zbog energetskih

potreba stanice, već je to često neophodno i radi sinteze mnogih drugih spojeva (kao što su proteini i masti), različitih građevnih i funkcionalnih tvari neophodnih za rast i razvitak živih stanica i cijelog organizma.

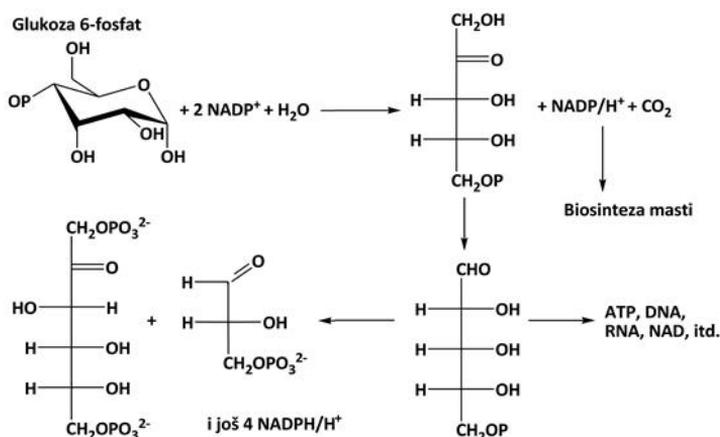
5.7. Oksidativni pentozo-fosfatni put (OPP-put)

Pored glikolize i Krebsovog ciklusa kod biljaka funkcionira više *alternativnih putova metabolizma*. To se posebice zapaža kod biljaka u stresnim uvjetima kada se kao intermedijeri pojavljuju pentozafosfati, pa je taj metabolizam nazvan *oksidativni pentozo-fosfatni put* (OPP-put) ili *apotomično disanje*. Ovaj metabolizam jako nalikuje obrnutom *Calvinovom ciklusu* (tamna faza fotosinteze), s tom razlikom što se u OPP-putu razgrađuju pentoze, a u fotosintezi sintetiziraju, pa se najčešće razmišlja o evolucijskoj vezi tih procesa. OPP metabolizam može se povezati i s glikolizom, jer su neke od reakcija zajedničke, a i oba se procesa odvijaju u citoplazmi. Jedna od važnih razlika je u tome što je u OPP-putu akceptor elektrona NADP^+ , a u glikolizi NAD^+ . Apotomično disanje može se odvijati i bez prisustva kisika, a kod životinja je OPP metabolizam značajan u sintezi masti.



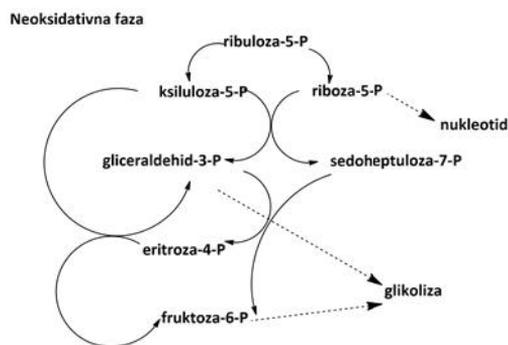
Slika 57. Značaj disanja za sintezu tvari

Reakcije OPP-puta započinju s *glukoza-6-fosfatom*, koji može potjecati iz fotosinteze, hidrolize škroba ili fosforilacije glukoze pomoću ATP-a. U prvoj, ireverzibilnoj fazi (Slika 58.), nastaje *ribuloza-5-fosfat*, a u drugoj, od ribuloze-5-fosfat do fruktoze-6-fosfat, reakcije su reverzibilne.



Slika 58. Kemizam ireverzibilne faze OPP metabolizma

U prvoj (ireverzibilnoj i oksidacijskoj) fazi dehidrogenacijom *glukoze-6-fosfata* nastaje *6-fosfoglukono lakton*, a njegovom hidratacijom nastaje *glukonat-6-fosfat*. Ponovnom dehidrogenacijom te dekarboksilacijom nastaje molekula *pentoze* (*ribuloza-5-fosfat*). Kao akceptor elektrona u ovim oksidacijskim reakcijama koristi se NADP^+ koji se reducira u $\text{NADPH} + \text{H}^+$. Nastali redukcijski ekvivalent važan je za sve biosintetske procese u uvjetima bez fotosinteze, odnosno za nefotosintetska tkiva (npr. sjeme u klijanju ili uvjeti bez svjetlosti).



Slika 59. Reverzibilna faza OPP metabolizma

U drugoj (neoksidacijskoj i reverzibilnoj) fazi (Slika 59.), izomerizacijom dvije molekule *ribuloze-5-fosfata* nastaju *riboza-5-fosfat* i *ksiluloza-5-fosfat*. Djelovanjem enzima *transketolaze* ova dva intermedijera se prevode u *glicerinaldehid-3-fosfat* i *sedoheptulozu-7-fosfat* (spojevi koji se pojavljuju i u Calvinovom ciklusu). Daljnji proizvodi su *eritroza-4-fosfat* i *fruktoza-6-fosfat*, koji se uključuju u glikolitički put razgradnje.

OPP-put, osim sinteze NADPH, predstavlja izvor *riboze-5-fosfat* potrebne za sintezu *nukleotida* i *nukleinskih kiselina*, kao i *eritroze-4-fosfat* - prekursora za sintezu *šikiminske kiseline*, odnosno aromatskih spojeva (fenolne komponente, lignin, antocijanini). Kod životinja (i ljudi) OPP-put je važan za sintezu masti (npr. celulita kod žena).

5.8. Cijanid - otporno disanje

Aerobno disanje može biti inhibirano prisustvom aniona koji reagiraju s *heminskim željezom citokromoksidaze* i tako blokiraju transport do *kisika kao terminalnog* (krajnjeg) *akceptora* elektrona. Osobito su efikasni CN^- (cijanid) i N_3^- (azid), a takvo djelovanje kod životinja pokazuje i *CO* (biljke posjeduju *citokrom a* koji nije osjetljiv na CO). Međutim, neke biljne vrste i tkiva nastavljaju disanje unatoč blokadi citokromoksidaze, jer posjeduju *alternativni transport elektrona* koji počinje s *ubikinonom* (poznat i kao *koenzim Q10* u farmaciji). Takvo se disanje naziva *cijanid otporno* ili *cijanid rezistentno* i čini prosječno 10 - 25 % kod biljaka od ukupnog disanja.

U alternativnom transportu, elektroni se prenose od *ubikinona* na *flavoprotein* s nižim redoks potencijalom, a od ove komponente na *terminalnu oksidazu* koja je otporna na *cijanid*. Ovaj enzim još nije identificiran, kao niti (eventualno) druge komponente ovog transporta elektrona, ali je utvrđeno da terminalna oksidaza ima niži afinitet prema kisiku pri čemu je fosforilacija znatno smanjena, a višak energije oslobađa se u obliku topline.

CN-otporno disanje pokazuju pšenica, kukuruz, krumpir, grašak i druge biljke, mlado korijenje, plod rajčice, a primjećuje se često u oplodnji kad oslobođena toplina pospješuje izlučivanje aromatskih tvari (amina) u cvatnji privlačeći insekte. Prisutnost cijanidnih glikozida u sjemenkama ima korekcijsku ulogu pri klijanju, kao i obrambenu ulogu od strane predatora.

5.9. Značaj kisika za disanje i fotosintezu

Značaj kisika za disanje biljaka i životinja je ogroman, jer samo potpunom oksidacijom glukoze stanica oslobađa dovoljno energije, ali se uglavnom kod biljaka održavanje minimalnih životnih funkcija može postići i anaerobnom oksidacijom (glikoliza i OPP). Metabolizam masti usko je povezan s prisustvom kisika jer se nakon hidrolize (glicerol

se uključuje u metabolizam preko DHA - dokosaheksaenoične kiseline) razgrađuju do acetyl-CoA (β -oksidacija masti) za što je potreban kisik. Metabolizam proteina također zahtijeva kisik jer nakon hidrolize do aminokiselina one moraju biti oksidacijski dezaminirane (uklonjen N). Uzgred, aminokiseline su energetske slabo djelotvorne i razgradnja isključivo proteina, zbog energetske potreba, događa se samo u krajnjoj nuždi.

Disanjem se proizvodi CO_2 i H_2O , tvari neophodne za fotosintezu u kojoj se sintetizira glukoza i izdvaja O_2 potreban za disanje. Intenzitet disanja predstavlja količinu vezanog kisika i oslobođenog CO_2 u jedinici vremena po jedinici mase biljnog tkiva. Ovisno o supstratu za disanje (ugljikohidrati, proteini, masti, organske kiseline), biljne tvari će u procesima oksidacijske razgradnje trebati i različite količine kisika. Omjer volumena nastalog CO_2 i utrošenog O_2 u disanju naziva se *koeficijent disanja ili respiratorni kvocijent*:

$$\text{RQ} = \frac{\text{volumen CO}_2}{\text{volumen O}_2} \quad (21)$$

(RQ masti $\sim 0,7$; RQ proteina $\sim 0,8 - 0,9$; RQ org. kiselina > 1)

Vrijednost RQ kod biljaka (gdje je supstrat za disanje ugljikohidrat) jednaka je 1, dok je RQ pri razgradnji masti i proteina < 1 , a kod biljaka kod kojih je supstrat za disanje bogatiji kisikom (organske kiseline) $\text{RQ} > 1$.

5.10. Disanje i proizvodnja topline

Velik broj životinjskih mitohodrija prilagođen je brzom proizvodnji topline što je tipično za sisavce i ptice. Kod biljaka toplina potpomaže transformaciju nekih spojeva u plinove atraktivne insektima (npr. u cijanid rezistentnom disanju).

Porast temperature (*entalpija*, H) ubrzava slučajno kretanje molekula (*Brownovo titranje*) uz porast *entropije* sustava (S) što utječe na porast intenziteta disanja (Q_{10} disanja = 2.0 - 2.5 između 5 i 25°C). Otuda je metabolizam zbroj kemijskih reakcija svih metaboličkih procesa jednog organizma koje mijenjaju slobodnu energiju (G) potrebnu za rad sustava. Opća formula disanja je $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \Rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{toplina}$, odnosno $G = H - TS$. Oksidacijska energija glukoze je $-686 \text{ kcal mol}^{-1}$ glukoze, a energije hidrolize terminalnog fosfata ATP je $7,6 \text{ Kcal mol}^{-1}$ što daje $7,6 \times 36 \text{ ATP} = -274 \text{ kcal mol}^{-1} \text{ ATP}$.

$$\text{Energetska efikasnost disanja} = \frac{274 \text{ kcal}}{686 \text{ kcal}} \times 100 \% = 40 \% \quad (22)$$

(1 kcal = 4 120 J)

Na energiju iz aerobnog dijela procesa treba dodati i dio iz anaerobnog disanja: $7,6 \text{ kcal mol}^{-1} \text{ ATP} \times 2 = 15,2 \text{ kcal mol}^{-1}$, odnosno efikasnost je približno 2,2 % ($15,2 / 686 \times 100 = 2,2 \%$).

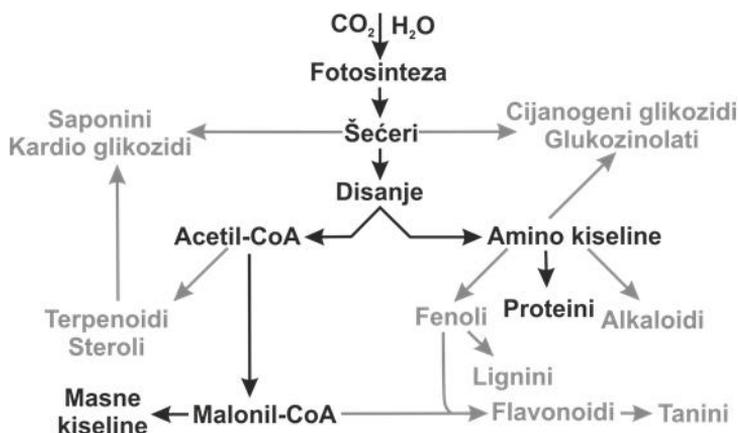
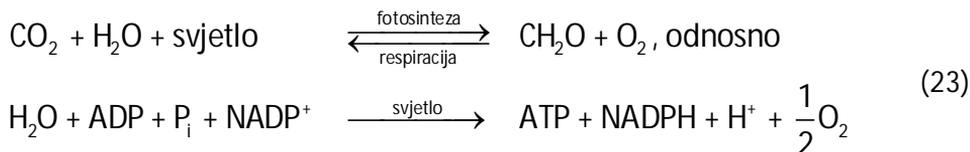
5.11. Regulacija i kontrola disanja

Regulacija disanja obavlja se različitim mehanizmima na više mjesta u metabolizmu, ovisno o tijeku ontogeneze i vanjskim čimbenicima (temperatura, voda, hranjive tvari, kisik). Zatim, polisaharidi, kao škrob i glikogen, mogu biti korišteni za potrebe rasta ili razgrađeni zbog energetske potrebe, odnosno fosforilirane heksoze mogu graditi polisaharide (rezervne ili građevne) ili biti oksidirane. U glikolizi, *fosfofruktokinaza* može biti povratno inhibirana s ATP, PEP ili limunskom kiselinom ili aktivirana prisutnošću anorganskog fosfata (P_i). Nedostatak kisika aktivira OPP put (sinteza masti i izoprenskih jedinica) te cijanid rezistetno disanje kod biljaka. Unutarnji čimbenici (tijek ontogeneze, genetska specifičnost, količina koenzima i drugo) također imaju velik utjecaj na intenzitet i smjer oksidacijskih procesa.

5.12. Odnos fotosinteze i disanja

Metabolizam je zbroj svih biokemijskih procesa u organizmima, a može se dalje podijeliti u *kataboličke* (razgradnja, disanje) i *anaboličke* (sinteza) putove. *Primarni ili osnovni metabolizam* (Slika 60.) čine svi procesi i proizvodi koji su neophodni za samu stanicu, dok *sekundarni metabolizam* proizvodi molekule koje nisu neophodne za opstanak same stanice, ali su važne za cijeli organizam.

Specifične molekule generirane su preko niza međuprodukata iz jednostavnih prethodnika (*prekursora*), dok druge nastaju transformacijom već postojećih. Tijekom evolucije razvijeni su procesi za tvorbu funkcionalnih molekula potrebni stanicama ili čitavim organizmima. Kemijske reakcije fotosinteze (*primarna proizvodnja*) i oksidacije (disanje ili razlaganje) organske tvari te proizvodnja energetski bogatih spojeva, se mogu se prikazati:



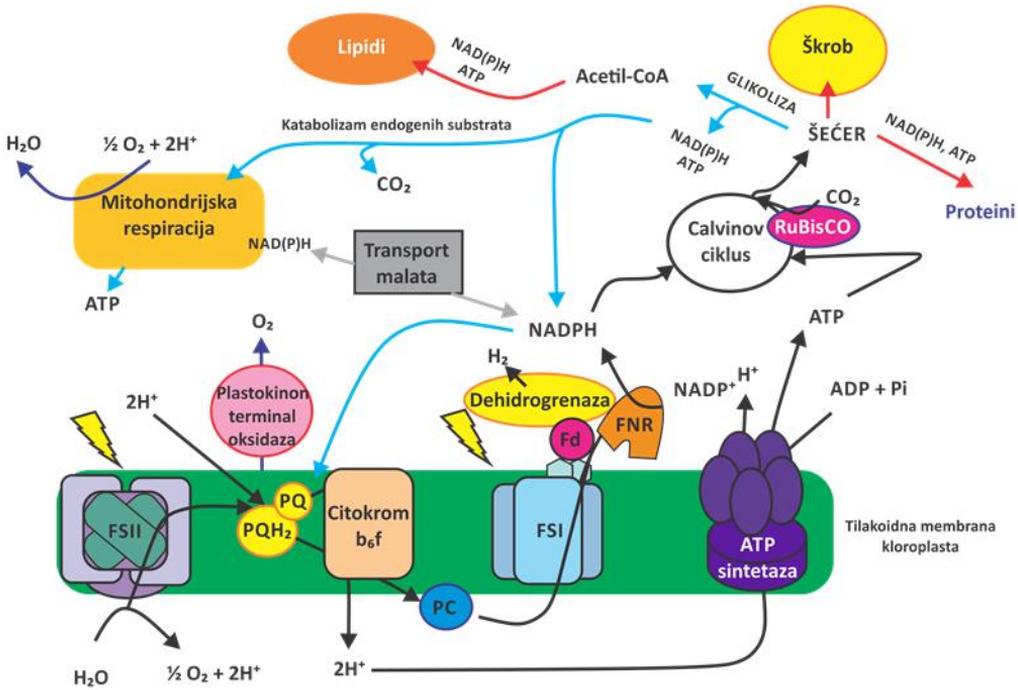
Slika 60. Primarni (tamnije) i sekundarni metabolizam (svjetlije)

Fotosinteza se odvija paralelno i istovremeno s disanjem (Slika 61.) te i slaba osvjetljenost usjeva može umanjiti gubitke disanjem za 15 - 80 %. Zbog toga se intenzitet disanja mjeri uvijek u mraku pa je nemoguće točno utvrditi koliki je stvarni utjecaj svjetlosti na intenzitet disanja. Zapaženo je da nakon perioda intenzivne fotosinteze raste i stopa respiracije, ali je to vrlo vjerojatno povezano s potrebom energije za transport fotosintata floemom u skladišne organe. U svakom slučaju, rast biljaka i disanje su potrebne za izgradnju i održavanje fotosintetskih organa tako da je fotosinteza nemoguća bez prethodnog disanja.

Krajnji proizvod fotosinteze su energetske bogati spojevi (NADH ili NADPH i ATP) koji se koriste za asimilaciju ugljika, fiksaciju dušika (kod ograničenog broja biljnih vrsta), odnosno za potrebe metabolizma.

Fotosinteza i disanje nisu nipošto u lineranoj vezi (Slika 62.), a na međusoban odnos utječe niz čimbenika. Općenito, na akumulaciju suhe tvari, snažnije od fotosinteze, djeluje, između ostalog, asimilacijska površina, LAI i LAD, boja lišća, prostorni raspored lišća (Slika 63.). Fotosinteza može biti ograničena s više različitih čimbenika: veličinom sinka (skladišnih organa), nedostatkom CO₂ unutar usjeva pri intenzivnoj fotosintezi, nedostatkom biogenih elemenata, posebice dušika i dr.

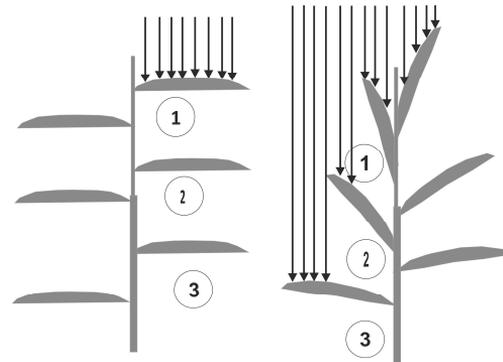
Oko 30 % fotosintata iz C-3 tipa fotosinteze izgubi se u fotorespiraciji, a gubitak se povećava s porastom temperature (neizbježno zbog oksigenacija RuBp RuBisCO -m).



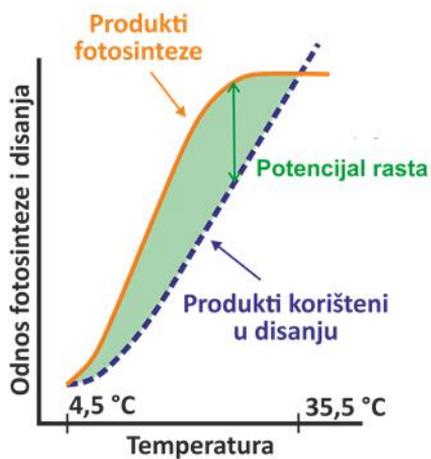
Slika 61. Odnos fotosinteze i disanja

Nasuprot C-3 tipu fotosinteze, C-4 tip zbog *Kranz anatomije lista* (izolacija mezofila posebnim slojem stanica) uspješno izbjegava fotorespiraciju i stoga ima učinkovitiju fotosintezu (veću efikasnost korištenja FAR), ali samo kad je temperatura lista viša od 25 - 28°C zbog dodatne potrebe energije u C-4 tipu fotosinteze (~ 2 ATP). Temperaturna ovisnost učinkovitosti fotosinteze približno je podjednaka na 45. paraleli, što je geografska širina slavonsko-baranjskog proizvodnog područja.

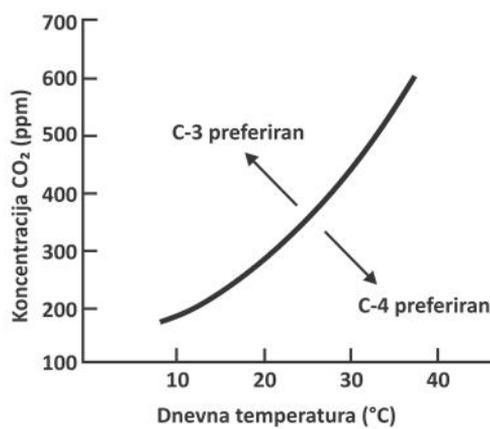
Zbog globalnog zatopljenja, C-4 biljke bit će sve poželjnije na našim poljima i na tom planu intenziviraju se suvremena genetska istraživanja te je već postignut znatan napredak, npr. kod kukuruza kao C-4 biljke koja se uzgaja u hladnijim područjima (Slika 64.)



Slika 62. Utjecaj položaja lišća na apsorpciju svjetlosti



Slika 64. Utjecaj temperature na odnos fotosinteze i disanja



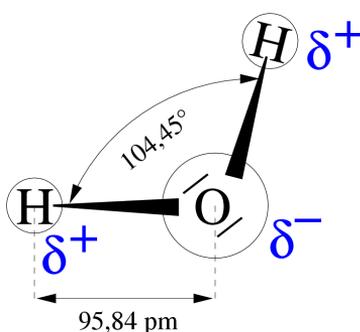
Slika 63. Efikasnost tipa fotosinteze u odnosu na temperaturu

6. Odnos biljaka prema vodi

6.1. Odnos stanica prema vodi i otopinama

Fiziološki procesi odvijaju se u vodenoj sredini, protoplazmi, biokoloidnom sustavu izdiferenciranom u kompartimente složenim sustavom biomembrana, na razini jedne stanice, u pravilu na subcelularnoj razini. Voda čini čak 80 - 95 % mase biljaka, a kod životinja nešto manje. Stoga je propustljivost protoplazme za vodu i otopljene tvari u njoj izuzetno važna, a određena je građom i ponašanjem citoplazmatičnih membrana, odnosno zakonima difuzije i osmoze, često izmijenjenim uslijed životnih aktivnosti. Mezoplazma je odvojena od vanjske sredine i susjednih stanica *plazmalemom*, dok ju *tonoplast* odvaja od vakuole.

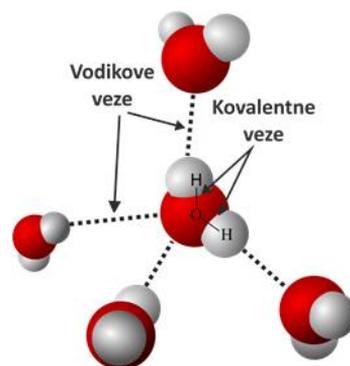
Pod hidrofilnosti protoplazme podrazumijeva se zadržavanje velike količine vode u stanici, od čega i ovisi njena životna aktivnost. Fizikalno-kemijska svojstva vode pogoduju hidriranju, odnosno vezivanju vode u protoplazmatskim strukturama stanice. Od tih svojstava, značajnih za životne funkcije, važna je gustoća vode koja je najveća na 4°C pa se voda, za razliku od drugih spojeva, ne širi topljenjem leda već skuplja, a tek iznad 4°C širi. Smrzavanjem se latentna toplina većine spojeva mijenja vrlo malo, dok kod vode ova vrijednost naraste za više od dva puta (2,05 na 4,18 J g⁻¹).



Slika 65. Polarnost molekule vode

Specifična toplina vode pada s povećanjem temperature 0 - 34,5°C, a zatim raste. Viskoznost vode, za razliku od drugih tvari opada s povećanjem tlaka između 0 i 30°C. Led se topi na vrlo visokoj temperaturi u usporedbi s drugim hidridima elemenata iz XIb podgrupe periodnog sustava, pa se H₂Te, H₂Se i H₂S tope na -51°C, -66°C i -86°C.

Fizikalna svojstva vode izmijenjena su pod utjecajem njene strukture koja najviše ovisi o prisutnosti vodikovih veza (Slika 65.) odgovornih za međumolekularne veze. Te veze utječu na viskozitet vode i njen površinski napon (zbog usmjerenja vodikovih veza prema unutra).



Slika 66. Međumolekularne vodikove veze vode

Naime, molekula vode nije simetrična (Slika 66.) što uzrokuje neravnomjerni raspored električnog naboja i polarnost vode (*dipol*) iako je molekula ukupno elektroneutralna. U agregatnom stanju leda na 0°C sve molekule vode međusobno su povezane vodikovim mostovima (100 %), a kod iste temperature u tekućem stanju to je 91 %. Na 25°C vodikovim vezama drži se 88,7 % molekula vode, dok u plinovitom agregatnom stanju (para) nema više povezanih molekula.

Hidratacija je pojava vezivanja vode uslijed njezine *polarnosti* na električni nabijene čestice (ione ili molekule) ili površine. U *biokolooidima*, odnosno vodenim otopinama proteina (*hidrofilni* ili *lipofilni koloidi*), voda je tekuća, a molekule proteina kruta, odnosno *dispergirana faza*. Zbog veličine i složene prostorne strukture, molekule proteina posjeduju vanjske, ali i unutarnje polarne grupe na koje se može vezati voda, a takva struktura čestica označava se kao *koloidna micela* koja ne difundira niti dijalizira. Na koloidne micle djeluju gravitacija, koja želi istaložiti krutu fazu (stoga koloidne čestice moraju imati promjer manji od 4 μm), i difuzija (kinetička energija čestica manifestira se *Brownovim gibanjem*) koja ih premješta u područje niže koncentracije. Također, koloidne čestice su istovrsnog ukupnog naboja što ih međusobno drži na odstojanju i održava sustav ovisno o stanju hidratiziranosti u *sol* (tekućem), *koagel* (polutekućem) ili *gel* (krutom) stanju. Prema drugom zakonu termodinamike sustav je u ravnoteži kad mu je slobodna energija najmanja. Sukladno njemu, koloidni sustav pomoću dva mehanizma održava potrebnu energiju: a) smanjivanjem površine čestica (potiče *koagulacija*) što uzrokuje pojavu *površinskog napona* i formiranje opne otapala na površini krutih čestica i b) smanjivanje energije na granici dvije faze što se manifestira pojavom sorpcije. *Sorpcija* može biti *ekvivalentna* (npr.: zamjena Li⁺ i K⁺), *supstitucijska* (zamjena u elektroekvivalentnim omjerima, npr.: Ca²⁺ za 2K⁺), *polarna* (veza je između dva suprotna pola, pozitivnog i negativnog) ili *specifična* (selekcija iona prema obliku i veličini kad se vežu u unutrašnjosti koloidne micle).

Koloidna micela je čestica sa sferom utjecaja veličine ovisne o ukupnom naboju, pa su molekule vode, s udaljavanjem od koloidne čestice, sve slabije vezane i nepravilnije grade vodeni omotač, te naposljetku predstavljaju slobodnu vodu. Molekule vode su pokretljive i lako se zamjenjuju međusobno ili s drugim molekulama u vodenom omotaču koloidne micle. To je *translacijsko kretanje vode* koje je manje što je voda čvršće vezana. Na hidrataciju utječu različiti ioni, ovisno o gustoći naboja (količine naboja na površini iona), stoga Li⁺ u odnosu na K⁺ ima znatno veći vodeni omotač (više usporava pokretljivost vode) jer je znatno manjeg promjera (i znatno manje atomske mase Li = 6,941, K = 39,098) uz istu količinu naboja. Ioni s većim vodenim omotačem

manje utječu na električne promjene koloidne čestice (manje im se mogu približiti), a pripajanjem donose više molekula vode pa stoga slabije djeluju na dehidrataciju. Nasuprot tome, dvovalentni ioni djeluju izrazito dehidrationski pa Ca^{2+} djeluje suprotno od K^+ na negativno nabijene koloidne čestice protoplazme.

Pored djelovanja različitih iona na hidrataciju biokoloida, oni djeluju i na električno stanje koloidnih micela, npr. kationi smanjuju njihov negativan naboj. *Padom elektrokinetičkog potencijala koloida* na nulu, kruta faza ostaje bez difuznog sloja i dolazi do pojave *koagulacije*. *Ireverzibilna* (nepovratna) *koagulacija* naziva se *denaturacija* i to je smrt, odnosno kraj nekog biokoloidnog sustava. Koagulacija najčešće nastaje kao posljedica prisutnosti iona (*elektrolita*) suprotnog znaka, ali može se dogoditi i bez vanjskog utjecaja kao posljedica starenja koloidnog sustava. Suprotna pojava koagulaciji je *peptizacija*, a događa se uvođenjem *peptizatora* u koloidni sustav, povišenjem temperature, mućkanjem i drugo. Treba istaknuti da su hidrofilni koloidi dovoljno stabilni i bez posebnog ionskog stabilizatora. *Tiksotropnost* je nagla promjena viskoziteta koloidnog sustava kao reakcija na vanjske utjecaje, posebno udar, promjenu temperature. *Koacervacija* je pojava pojedinačnih kapi (više koloidnih micela unutar zajedničke membrane) koje se talože primjenom neutralnih soli uz odvajanje gornje, bistre, faze koloidnog sustava od donje, vrlo viskozne.

Proteini su izrazito hidrofilni spojevi koji vežu 0,30 - 0,62 g vode g^{-1} , dok celuloza veže svega 0,167 g vode g^{-1} . Aminokiseline su *amfoterni elektroliti* (*amfoliti*), odnosno mogu disociirati kao kiseline ili lužine što ovisi o pH sredine. U kiseloj sredini aminokiseline su pozitivno nabijene (*kationiti*), a u lužnatoj negativno (*anioniti*). *Izoelektrična točka koloidnog sustava* (*IET*) je vrijednost pri kojoj je elektrokinetički potencijal jednak nuli, a u živim biljnim stanicama vrijednost *IET* je kod pH-vrijednosti 6,0 - 6,2, dok se *IET* proteina nalazi u širokom području pH od 3,5 do 6,5.

Difuzija se može definirati kao izjednačavanje koncentracije plinova ili otopina preko dodirnog sloja. Ako se difuzija odvija kroz membranu tada se takva pojava naziva *osmoza*. Membrane mogu biti propusne (*permeabilne*), jako porozne koje propuštaju tvari do potpunog izjednačavanja koncentracije s dvije njene strane (kada ne dolazi do osmoze) i polupropusne (*semipermeabilne*) koje propuštaju samo otapalo, ali ne i otopljenu tvar. Citoplazmatske membrane su polupropusne, ali postoje i umjetne membrane koje se tako ponašaju, npr. od *bakarfericijanida* $\text{Cu}_2[\text{Fe}(\text{CN})_6]$ koja se koristi u *Pfefferovom osmometru* koji čine veća posuda s vodom u koju je uronjena manja, glinena posuda impregnirana polupropusnim slojem bakarfericijanida i napunjena otopinom saharoze. Ulaskom vode iz vanjske posude kroz glinenu stijenkicu osmometra raste osmotski tlak i dolazi do podizanja razine otopine u mjernoj cjevčici, čime se

jednostavno može izmjeriti osmotska vrijednost otopine. Svojtvo otopine da usvoji vodu kroz semipermeabilnu membranu naziva se *moć usisavanja* (*sila usisavanja*) ili *osmotska vrijednost otopine*.

Difuzija i osmoza podliježu i mogu se opisati s više prirodnih zakonitosti:

- Osmotski tlak je proporcionala koncentraciji otopine (*Boyle-Mariotteov zakon*).
- Osmotski tlak raste s povećanjem temperature (*Gay-Lussacov zakon*).
- Kad je otopljeno više tvari, osmotski tlak otopine čini zbroj parcijalnih tlakova svih otopljenih tvari (*Henry-Daltonov zakon*).
- Mol svake tvari (neelektrolita) ima jednak osmotski tlak (*Avogadrov zakon*) od 2,27 MPa, te se osmotske otopine nazivaju i *izoosmotske*. Kod elektrolita, zbog disocijacije, povećava se broj čestica te je osmotski tlak povećan za veličinu disocijacije (*izoosmotski koeficijent*).

Fizikalno-kemijske zakonitosti koje određuju procese difuzije i osmoze jednako vrijede i za žive stanice, ali zbog složene strukture i funkcije propusnost protoplazme još uvijek nije poznata u svim detaljima. Propusnost protoplazme se proučava i mjeri metodama koje konstatiraju: a) vidljive promjene na stanicama (ulaz ili izlaz različitih boja, alkaloida), b) kemijske promjene (analitičke metode), c) osmotske promjene (osmotske metode) i d) električne promjene.

Žive stanice biljnih tkiva imaju osmotski tlak između 0,5 i 4,0 MPa (od 0,5 do 1,5 MPa u parenhimskim stanicama kore korijena; od 3 do 4 MPa u stanicama lisnog tkiva). Kad se živa stanica nađe u otopini, uslijed selektivne propusnosti vode kao otapala i otopljenih tvari u njoj dolazi do promjena u protoplazmi. U otopini veće osmotske vrijednosti od stanice (*hipertonična otopina*) voda će prelaziti iz stanice u vanjsku sredinu, protoplazma se skuplja i dolazi do pojave *plazmolize*. Suprotno, stanica uronjena u otopinu manje osmotske vrijednosti (*hipotonična otopina*) usvajati će vodu što kod plazmoliziranih stanica uvjetuje pojavu *deplazmolize* i porast *turgora*, odnosno *turgescencije* stanica (što je značajno za čvrstoću stanica i cijelih biljaka). *Turgor* raste s porastom vode u stanicama i javlja se kao reakcija na *osmotski tlak*. Naime, stanična stijenka je elastična i može se istezati tako da se volumen stanica poveća do 50 %, te je turgorov tlak usmjeren prema unutra, odnosno suprotan je osmotskom tlaku.

Nizak turgorov tlak manifestira se uvelim izgledom biljaka. Takve biljke zbog nedostatka vode imaju povećanu koncentraciju protoplazme te veći osmotski tlak, pa njihova moć upijanja vode raste. Ova tri parametra koji dobro pokazuju potrebu biljaka za vodom međusobno su povezani izrazom:

$$S = O - T \text{ ili } S = O - (T + P) \quad (24)$$

(S = sila usisavanja, O = osmotski tlak, T = turgorov tlak i P = tlak susjednih stanica)

Naime, voda ima kemijski potencijal (ψ_w = sila koja pokreće molekule vode, potencijalna energija) sastavljen iz četiri komponente:

- *potencijal otopine* = ψ_s (ili ψ_{π} = osmotski potencijal koji je negativnog predznaka (izuzev za čistu vodu $\psi_s = 0$)).
- *potencijal tlaka* = ψ_p koji može biti pozitivan (turgescetne stanice) ili negativan (tenzija, npr. u ksilemu).
- *matriks potencijal* (kapilarni potencijal) = ψ_m koji uzrokuje *adhezija* molekula vode na površini različitih čestica. U stanicama je $\psi_m = 0$, a u suhom tlu $\psi_m = -3$. U tlu matriks potencijal ovisi o površinskoj tenziji vode i polumjeru pora ($\psi_m = -\gamma/r$ gdje je γ = površinska tenzija vode, a r = radius pora).
- *gravitacijski potencijal* = ψ_g ($\psi_g = h\rho g$ gdje je h = visina referentne točke u m, ρ = gustoća vode, g = ubrzanje gravitacije $m\ s^{-1}$, npr. za $h = 50$ m, $\rho = 1$ Mg m^{-3} (gustoća vode pri 20°C), $g = 9,81$ $m\ s^{-2}$: $\psi_g = 50 \times 1000 \times 9,81$ što iznosi 0,49 MPa).

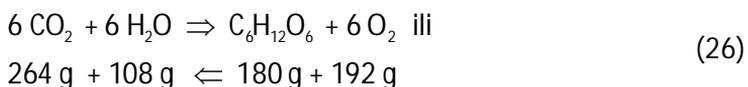
Potencijal vode je zbroj sva četiri navedena potencijala:

$$\Psi_w = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g \quad (25)$$

Voda se kreće spontano od višeg k nižem potencijalu, npr. od $\psi_w = -2$ (tlo poslije kiše) u korijen biljaka ($\psi_w = -4$) pa dalje prema lišću i atmosferi. Potencijal vode izražava se u kPa (1 bar = 0,1 MPa).

6.2. Usvajanje vode

Vodni režim biljaka sastoji se iz njenog *usvajanja*, *kretanja* kroz biljku i *gubljenja*. *Bilanca vode* u biljkama, zbog njenog izuzetnog fiziološkog i poljoprivrednog značaja, danas je predmet svestranog izučavanja. Bilanca ovisi o razvijenosti i svojstvima korijenskog sustava, provodnog sustava, pokrovnih tkiva kroz koja se voda gubi te vanjskih faktora od kojih su najznačajniji sadržaj i raspoloživost vode u tlu, temperatura i aeracija, odnosno opskrbljenost korijena kisikom. Biljke su veliki potrošači vode, ali samo njezin mali dio sudjeluje u građi organske tvari pa se na 6 molekula CO₂ veže 6 molekula vode za sintezu jedne molekule glukoze (jednadžba 26):



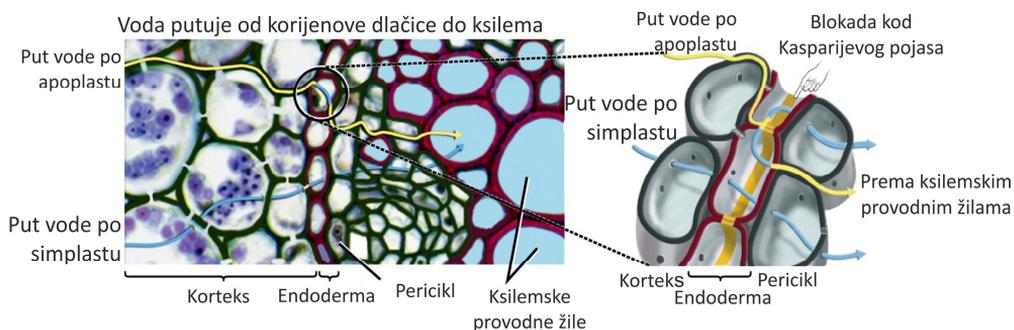
Iako se po gramu šećera veže 0,6 g vode (108 g H₂O/180 g glukoze), biljke u sintezi organske tvari troše oko gram vode po gramu suhe tvari, dok najveći dio usvojene vode „prođe“ kroz biljku u *transpiracijskoj struji* prenoseći hranjive tvari kroz biljku i hladeći fotosintetski aparat. Mnogo manja količina *kemijski nevezane vode* hidratizira protoplazmu (sadržaj ~ 75 %), potpomaže funkcionalno jedinstvo biljnog organizma i deponira se u vakuoli (sadrži ~ 90 %), te *kemijski vezana voda* koja se ugrađuje u organsku tvar, ali predstavlja izvor H⁺ i OH⁻. Biljke potroše transpiracijom oko 500 g vode za sintezu 1 g suhe tvari (*transpiracijski koeficijent*). Općenito, bilanca vode kod biljaka približno je (izraz 27.):

$$\begin{array}{rcl}
 & 990 \text{ g (tranzitna voda)} & \\
 & / & \\
 1\ 000 \text{ g (usvojena voda)} & & 8 - 9 \text{ g (kemijski nevezana voda)} \\
 & \backslash & / \\
 & 10 \text{ g (zadržana voda)} & \\
 & & \backslash \\
 & & 1 - 2 \text{ g (kemijski vezana voda)}
 \end{array} \quad (27)$$

Korijenski sustav biljaka i tlo koje on prožima, čine jedinstven sustav (*rizosfera*) s jakim uzajamnim utjecajem. Biljke imaju sposobnost mijenjanja ili modificiranja rizosfere tijekom rasta (i nakon životnog ciklusa svojim organskim ostacima) izlučujući korijenom različite spojeve (*eksudate*), mijenjati pH i utjecati na usvajanje hranjivih tvari. Pasivnim usvajanjem vode (s otopljenim hranivima) na temelju fizikalno-kemijskih zakonitosti, odnosno bez utroška energije, koncentracija vode brzo pada u neposrednoj blizini korijena, a dotok ovisi o difuziji iz područja veće vlažnosti, kretanja vode strujanjem (*mass flow*) i brzine rasta korijena koji tako uspijeva zahvatiti sve veći volumen tla. Međutim, anatomija korijena kako to pokazuje radijalni presjek korijena (Slika 67.), dozvoljava pasivno usvajanje samo do endodermalnog sloja stanica s nepropusnim *Kasparijevim pojasom* suberiniziranih staničnih zidova. Na taj način je cjelokupna kora korijena *prividno slobodan prostor* u kome se voda (s hranivima) premješta po zakonima difuzije.

Suvremena mjerenja pokazuju da prividno slobodan prostor korijena iznosi svega 4 - 6 % njegovog ukupnog volumena, umjesto 18 - 20 % koliko se prethodno mislilo. Stoga prividno slobodan prostor korijena zahvaća *intercelularne prostore* i *stanične stijenke* (do plazmaleme) u korijenskoj kori, a granicu čini *Kasparijev pojas endoderme*. Otuda, otpor i brzina kretanja vode i hraniva otopljenih u njoj ovisi prvenstveno o kretanju vode kroz koru korijena (*po apoplastu*) (Slika 67.). Put vode po *simplastu* je znatno sporiji u odnosu na *apoplast*, jer svaka stanica pruža velik otpor (procijenjen na 10 kPa).

Apoplast predstavljaju intercelularni prostori i pore između celuloznih fibrila staničnih celulozno-pektinskih stijenki.



Slika 67. Put vode kroz korijen po apoplastu i simplastu

Prolaženje vode kroz *Kasparijev pojas* suberiniziranih stanica endoderme je aktivan proces u kojem se troši energija. Odnos između aktivnog i pasivnog usvajanja je promjenjiv za različite biljke. Vodene biljke usvajaju vodu isključivo aktivnim načinom, dok ju četinari usvajaju pretežno pasivno. Omjer načina usvajanja vode se mijenja ovisno o sadržaju vode u tlu i biljci. Dokaz da se voda usvaja aktivno je *plač* biljaka (pojava kod vinove loze kad je tlo toplo, a biljka još nema lišća) i *fiziološka suša* kad biljke iz hladnog tla (koje sadrži dovoljno vode), ali uz mogućnost transpiracije, ne mogu ipak usvajati vodu, kao pšenica zimi.

Voda se može usvajati lišćem, ali i drugim organima. Istraživanja pokazuju da nema veće razlike između usvajanja lišćem i korijenom zbog drugačije anatomske građe ta dva organa. List je prekriven *kutikulom*, na njemu je velik broj puči, a stanice *palisadnog* i *spužvastog parenhima* sadrže klorofil i obavljaju fotosintezu. Potrebno je istaknuti da površina puči prosječno iznosi 2 % od površine lista i da kroz tako male otvore (oko 30 x 7 μm), zbog površinskog napona, tekućine teško ulaze, a i samo vlaženje stanica zapornica smanjuje ulazni otvor. Zbog toga je vjerojatnije da se voda, zajedno s otopljenim mineralnim tvarima, preko lista usvajaju kroz kutikulu i epidermalne stanice, zapornice puči i dlačice na listu.

Sadržaj vode u protoplazmi nije mjera njene aktivnosti, već je to njen kemijski potencijal (*vodni potencijal*). Najveći potencijal (najveću slobodnu energiju, $\psi_s = 0$) ima čista voda jer su njene molekule slobodne, ali otapanjem različitih tvari u vodi, molekule vode se vežu na otopljenu tvar zbog dipolnog karaktera i otopina tada ima manju količinu slobodne energije. Na taj način uspostavlja se *gradijent vodnog potencijala* od manje koncentrirane otopine (veća slobodna energija) k većoj koncentraciji (manja slobodna energija). Tipičan gradijent vodnog potencijala uspostavlja se od vodene faze tla preko

kore korijena do endoderme. Snizavanje slobodne energije vode njenim vezivanjem, odnosno njenog kemijskog potencijala može se prikazati izrazom:

$$\mu - \mu^0 = RT \frac{P - P_0}{P_0} \quad (\text{J mol}^{-1}) \quad (28)$$

(μ = kemijski potencijal vode, μ^0 = kemijski potencijal čiste vode na 101 kPa i temperaturi sredine, P_0 = ravnotežni tlak para čiste vode na teperaturi sredine, P = ravnotežni tlak para otopine na istoj temperaturi, R = plinska konstanta ($8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$) i T = temperatura sredine u K)

Moć usisavanja vode (S) ili *vodni potencijal*, odnosno sila kojom biljka ili pojedina stanica može usvajati vodu, pokazuje izraz:

$$\psi = \frac{\mu - \mu^0}{v} = -S \quad (\text{J cm}^{-2}) \quad (29)$$

gdje je v parcijalni molarni volumen vode ($18 \text{ cm}^3 \text{ g}^{-1}$). Budući da je μ najčešće manji od μ^0 , vrijednost vodnog potencijala ima negativan predznak te se voda premješta pasivno od mjesta s višim (manje negativnim) prema mjestu s nižim (više negativnim) potencijalom. *Ukupni vodni potencijal biljaka* složen je iz više različitih sila: *sile bubrenja* i *kapilariteta* (odgovara *matriks potencijalu*), hidrostatskog tlaka (P) i osmotskog potencijala (ψ_{π}).

Osmotski potencijal prikazuje slijedeći izraz:

$$\Psi_{\pi} = -m i R T \quad (30)$$

gdje je: Ψ_{π} = osmotski potencijal (kPa), m = konc. otopine (mol dm^{-3}), i = ionizacijska konstanta (npr. 1,0 za šećer, 1,8 za NaCl), R = plinska konstanta = $8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, T = temperatura ($^{\circ}\text{K}$).

Primjerice, ako je $m = 1 \text{ 500 mol m}^{-3}$, $i = 1,0$, $R = 8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $T = (25 + 273,15) = 298,15 \text{ K}$, tada je:

$$\Psi_{\pi} = - (1 \text{ 500} \times 1,0 \times 8,314 \times 298,15) = -3,72 \times 10^6 \text{ Pa} = -3,72 \text{ MPa}$$

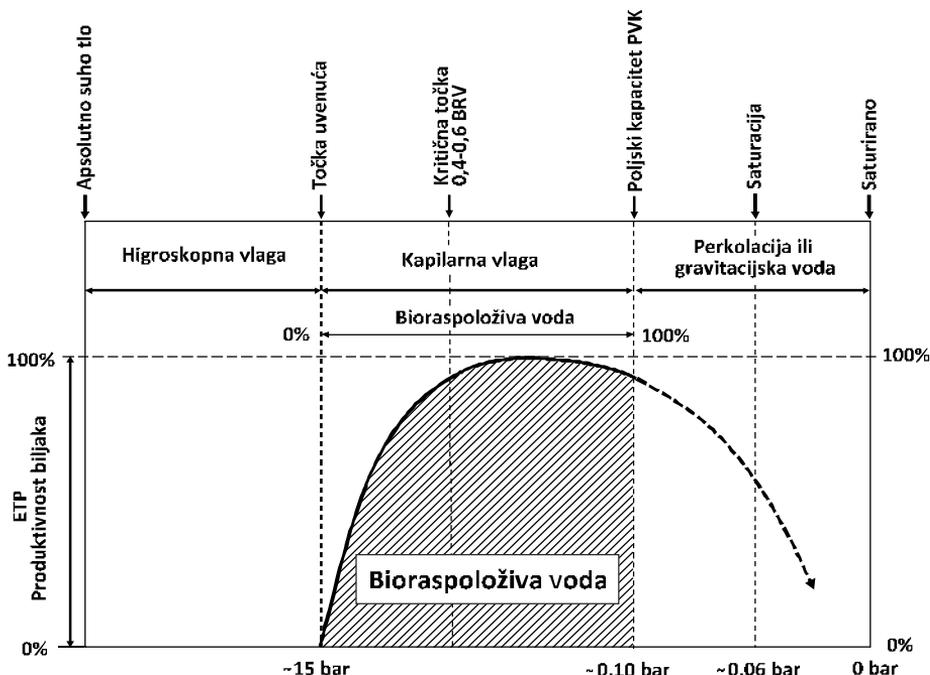
Osmotski tlak znatno se mijenja na razini jedne stanice što uvjetuje difuzni gradijent od vakuole do vanjske otopine, ali je i promjenjiv između pojedinih stanica što stvara gradijent potencijala sile usisavanja vode i omogućuje njeno premještanje od *rizoderme* do *endoderme* korijena. Na kretanje vode od endoderme do provodnih tkiva u *periciklu* korijena djeluju, osim osmotskih, i drugi čimbenici, prije svega aktivno usvajanje nasuprot difuznog gradijenta.

6.3. Raspoloživost vode

Biljke (mezofite) mogu usvajati vodu silom do 1,5 MPa (što odgovara $pF = 4,2$ jer je $\log_{10} 15\ 000 = 4,18$). Higroskopna i kemijski vezana voda u tlu predstavljaju takozvanu *mrtvu rezervu* i mogu se odrediti *metodom uvenuća biljaka* koja se temelji na uzgoju biljaka u posudama. Kad se biljke dobro razviju, zalijevanje se prekida, a one se prenose u hladovinu. U trenutku početka venjenja, količina vode utvrđuje se nekom od laboratorijskih metoda i ta se vlažnost tla označava kao *koeficijent uvenuća* nekog tla za ispitivanu biljnu vrstu. Međutim, tlo još sadrži izvjesnu količinu vode koju biljke mogu koristiti s velikim naporom, a nakon toga uvenuće biljaka je toliko da se više ne mogu povratiti u život dodavanjem vode. To stanje vlage u tlu naziva se *točka trajnog uvenuća* i odgovara približno stanju u kojem tlo sadrži isključivo higroskopnu vodu. Interval vlažnosti između koeficijenta uvenuća i točke trajnog uvenuća naziva se *interval uvenuća*. Stoga se može napisati:

$$\text{Raspoloživa voda} = (\text{sadržaj vode u tlu} - \text{točka uvenuća}) \times \text{dubina korijena} \quad (31)$$

Voda koja je vezana za čestice tla silom manjom od 10 kPa (0,1 bar) lako se gubi iz tla pod utjecajem gravitacije i procjeđivanjem kroz krupnije pore tla (Slika 68.).



Slika 68. Tenzija vode u tlu i njena bioraspoloživost (BRV)

6.4. Oblici vode u tlu

Količina i raspoloživost vode u tlu ovisi najviše o teksturi i sadržaju organskih tvari u njemu. Zahvaljujući većoj površini čestica i mnoštvu kapilarnih pora, tla fine teksture zadržavaju više vode u odnosu na ona grube teksture.

Ukupna količina vode koju tlo može zadržati nakon otjecanja gravitacijske vode označava se kao *retencijski kapacitet za vodu*. Budući da se čestice tla udružuju u strukturne agregate, od kojih zapravo najvećim dijelom ovisi njegova poroznost, kapacitet nekog tla za vodu funkcija je teksture i strukture tla te sadržaja aktivne (koloidne) frakcije organske tvari. Naime, humus ima veliku sposobnost zadržavanja vode u količini koja je nekoliko puta veća od njegovog sadržaja u tlu.

Voda u tlu dijeli se u četiri klase, ovisno o njenoj pristupačnosti za usvajanje:

Gravitacijska voda zadržava se u krupnim porama tla i otječe pod djelovanjem gravitacije. Zbog toga se ovaj oblik često naziva i *slobodna voda*. U slučaju jačih oborina ili poplave (kod dužeg zadržavanja gravitacijske vode) dolazi do *anaerobioze*, otkazivanja funkcija korijenja i gušenja biljaka. Vlažnost tla preostala nakon otjecanja gravitacijske vode naziva se *poljski vodni kapacitet (PVK)*, a brzo otjecanje gravitacijske vode iz zone korijenja uvjetuje njezinu malu iskoristivost za potrebe biljaka.

Kapilarna voda zadržava se u porama pod utjecajem površinskih sila čestica tla. Ona ne podliježe gravitaciji jer se drži silama površinskog napona za zidove kapilara tla ili je pak „poduprta“ razinom podzemne vode. Kapilarna voda je raspoloživa za usvajanje i predstavlja najvažniji dio vode. Količina kapilarne vode u nekom tlu označava se kao *poljski kapacitet vlažnosti* (33 kPa, odnosno 0,33 bara za glinasto-ilovasta tla, a 10 kPa, odnosno 0,10 bara za pjeskovita tla) ili *kapilarni kapacitet tla*. Količina vode u kapilarama može se izraziti *Poiseuille-Hagenovom* jednadžbom:

$$Q = \frac{dp \times \Pi \times r^4}{8 \times l \times n} \quad (32)$$

(dp = najveći deficit difuznog tlaka (≈ 15 bara), r = radijus kapilare, l = dužina kapilare, n = viskoznost vode)

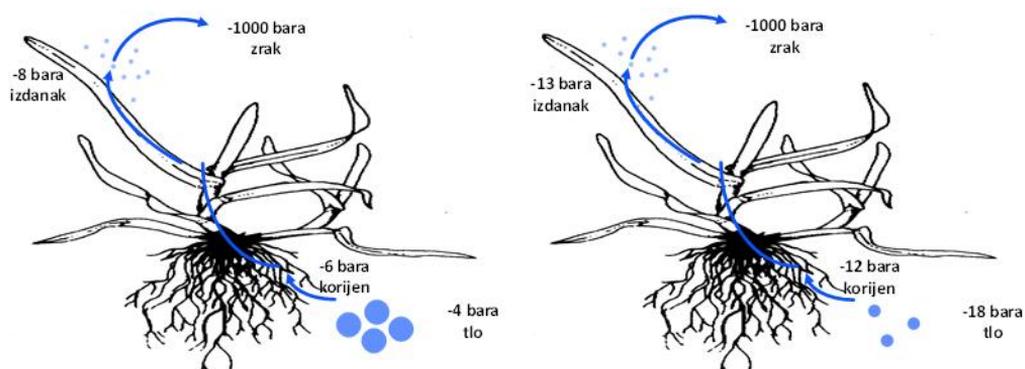
S obzirom da adhezijske sile čestica tla smanjuju vodni potencijal, kapilarna voda ima sposobnost kretanja po gradijentu vlažnosti od vlažnijeg (veća slobodna energija vode) prema manje vlažnom dijelu tla (manja slobodna energije vode). Visina do koje se može popeti voda kapilarama približno je $h = 15/r$ (gdje je h = mm, r = radijus kapilare u mm)

Higroskopna voda je dio kapilarne vode čije opne ne prelaze debljinu 15 - 20 molekula vode i ona se drži za čestice tla snagom koja dostiže 100 000 kPa (1 000 bara). Ovaj oblik

vode određuje se sušenjem na 105°C i biljkama je potpuno nedostupan. Količina higroskopne vode u nekom tlu upravo je proporcionalna njegovoj koloidnoj frakciji, a obrnuto proporcionalna veličini čestica. Dakle, s porastom sadržaja koloida tla i smanjivanjem njegovih čestica sve je više higroskopne vode.

Kemijski vezana voda nalazi se ugrađena u različite hidratizirane kemijske spojeve tla i nije raspoloživa za usvajanje.

Utvrđivanje raspoloživosti vode (*water budget*) je vrlo složen problem jer je status vode dinamičan sustav čiji su reprezentanti higroskopna, kapilarna i gravitacijska voda. *Ukupni potencijal vode tla (Ψ_t) zbroj je matriks (Ψ_p), osmotskog (Ψ_o), hidrostatskog (Ψ_m), pneumatskog (Ψ_{pn}) i gravitacijskog potencijala (Ψ_g) od kojih su prva tri presudna za raspoloživost vode (matriks potencijal je posljedica međusobnih veza vode i čestica tla, osmotski nastaje vezivanjem vode za otopljene tvari u njoj, a hidrostatski je posljedica gustoće, količine vode i gravitacije). Stoga je *retencija vode* prvenstveno određena teksturnom klasom tla, ali i velikim brojem drugih parametara (zbijenost, prisutnost nepropusne zone, nagib, visina podzemne vode, homogenost soluma) koji se teško mogu potpuno procijeniti. Približnu veličinu potencijala vode u sustavu tlo-biljka-atmosfera prikazuje Slika 69. iz koje je jasno da postoji velika razlika u potencijalu vode između tla, biljke i atmosfere što je, uz korijenski tlak, pokretačka sila usvajanja vode, njenog kretanja kroz biljku i konačno gubitka transpiracijom. Premda je korijenski tlak u tim odnosima tla, biljke i atmosfere mali (1 do 2 bara), njegova je uloga nezamjenjiva, posebice u okolnostima kada je visoka relativna vlaga zraka ili u ranim fazama rasta kad biljke još nemaju formirano lišće.*



Slika 69. Potencijal vode u sustavu tlo-biljka-atmosfera (lijevo: dobra raspoloživost vode, desno: ograničena raspoloživost vode)

6.5. Oblici vode u biljkama

Fizikalno-kemijska svojstva vode i njena uloga u biokoloidnim živim sustavima izuzetno je značajna i raznovrsna. Voda je otapalo, ali i sredina u kojoj se odvijaju sve životne aktivnosti, gradivo u sintezama te dio strukture protoplazme. Visoka toplinska provodljivost vode omogućava održavanje povoljne temperature za odvijanje fizioloških procesa, njena polarnost i sposobnost adsorpcije uvjetuje visok površinski napon i omogućuje lako kretanje kroz provodna tkiva. Voda je transparentna za vidljivi i ultravioletni dio spektra, što je značajno za apsorpciju svjetlosti fotosintetskim aparatom, a apsorbira toplinski dio Sunčeva spektra.

Vodni režim biljaka ili, prema novijim shvaćanjima, *promet vode* u biljkama čine:

- vodni kapacitet
- bilanca vode
- deficit vode
- vododržea sposobnost biljaka.

Dakle, pored ukupnog sadržaja vode u biljkama i stupnja hidratacije stanica, vrlo su važni i drugi elementi vodnog režima biljaka. *Hidratacija (solvatacija)* je opći pojam za vezanje vode na čestice tvari različitim fizikalno-kemijskim silama, dok *kemohidratacija* označava polarno (na temelju električnog potencijala) vezanje vode. *Kemohidratacija je egzoterman proces* pri kojem se oslobađa toplina ($\sim 8,5 \text{ kJ mol}^{-1}$ vode), *dok je suprotan proces endoterman i označen kao dehidratacija*.

Voda u biljci je *slobodna* i *vezana*. Vezana voda drži se različitim silama pa se razlikuje:

- osmotski
- koloidno
- higroskopno vezana voda.

Prema tome, *stanje vode u biljci može se opisati i kao odnos između slobodne i vezane vode*, jer slobodna voda u stanici zadržava nepromjenjena fizikalno-kemijska svojstva i neposredno utječe na intenzitet fizioloških procesa, dok vezana voda ima izmijenjena svojstva zbog različitog oblika veze i određuje stupanj otpornosti biljaka na nepovoljne uvjete.

U *polidisperznim sustavima*, kao što je *protoplazma*, istovremeno se voda veže na ione, molekule i koloidne micide. Voda vezana na ione i male molekule je *osmotski vezana voda*. Taj proces nema toplinski popratni efekt i ne utječe na povećanje volumena čestice. Voda vezana na koloidne micide može biti sorbirana na vanjske površine

(*vanjska* ili *micelarna kemohidratacija*) i unutrašnje prostore (*unutrašnja* ili *permutoidna kemohidratacija*). *Imobilizirana voda* nalazi se u mikrokapilarnim prostorima različitih polimernih tvari te je tako *geometrijski* ili *strukturno vezana*, jer zadržava fizikalno-kemijska svojstva slobodne vode, ali joj je ograničeno kretanje. Strukturno vezana voda utječe na procese bubrenja (*imbibicija*) i *matriks potencijal*. Bubrenje je povezano s *kapilarnim*, ali i *koloidnim efektom vezivanja vode*. Dakle, *opću hidrataciju* čine *osmotski*, *kemohidratacijski* i *imobilizacijski* vezana voda. *Higroskopna voda* je čvrsto adsorbirana voda (prvih nekoliko slojeva vode uz tijelo sorpcije) koja se uklanja tek nakon sušenja na 105°C iz suhe tvari biljaka.

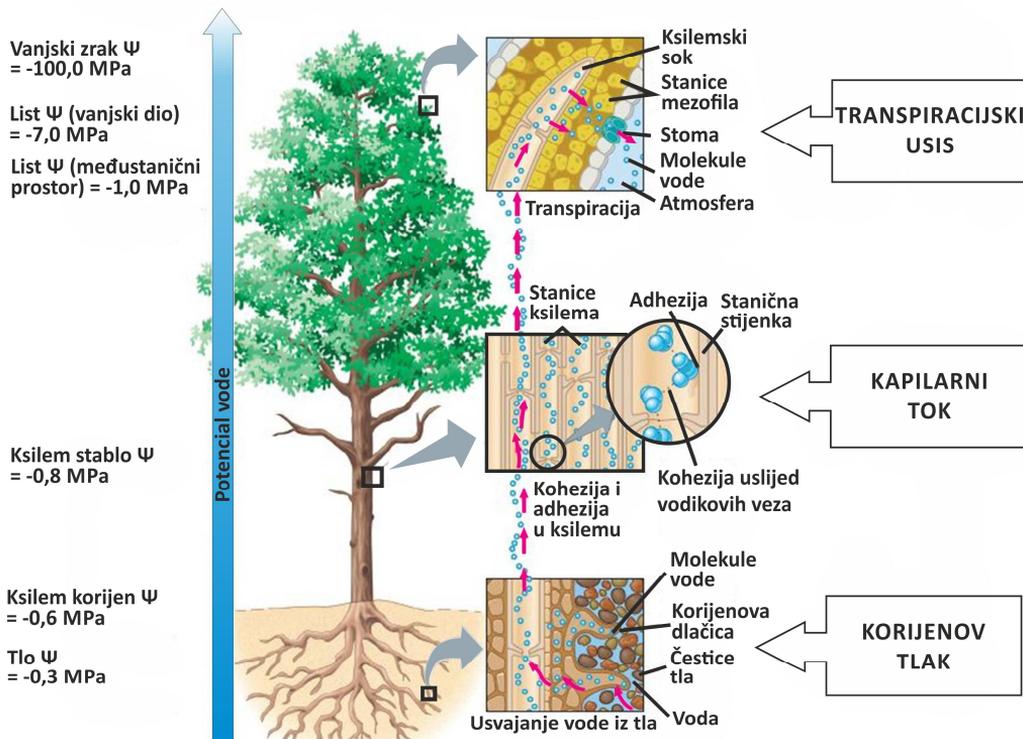
U fiziološkom smislu postoji značajna razlika između oblika vezivanja vode u biljci, premda protoplazma predstavlja koloidni sustav s ograničenim bubrenjem pa je sva voda na neki način vezana. Ipak, između oblika vode u stanici dolazi do preraspodjele, kao reakcija na promjenu opskrbljenosti stanica vodom. Primjerice, u uvjetima suše ili blažeg deficita vode dolazi do promjene odnosa između slobodne i vezane vode, te raste relativni udio vezane vode na račun slobodne. Naime, slobodna voda kao najpokretljiviji oblik vode, u uvjetima njenog nedostatka, prva se gubi iz stanice. Nasuprot tome, kod dobre raspoloživosti vode raste ukupna hidratacija uz relativno veći udio slobodne vode.

6.6. Kretanje vode u biljkama

Kruženje vode u prirodi (hidrološki ciklus) obuhvaća nekoliko pojava:

<i>Evaporacija</i>	isparavanje vode s površine tla ili vode
<i>Transpiracija</i>	gubitak vode iz biljaka u vidu vodene pare (kontrolirano pučima)
<i>Kondenzacija</i>	hlađenjem u oblacima vodena para prelazi u tekući ili kruti (led) oblik
<i>Precipitacija</i>	oborine (kiša, tuča, snijeg)
<i>Otjecanje</i>	površinski tokovi, veće količine vodenog taloga koje ne može upiti tlo
<i>Perkolacija</i>	infiltracija, prolazak vode kroz pore tla do razine podzemne vode
<i>Podzemna voda</i>	voda koja ispunjava povezane podzemne šupljine i pore, tekuća, može izvirati
<i>Razina vode</i>	razina podzemne vode, dubina vodene površine ispod tla

Kretanje vode u biljci odvija se od stanice do stanice (*ekstravaskularno*) i kroz provodna tkiva (*vaskularno*). Ekstravaskularna pokretljivost vode malog je intenziteta i temelji se na osmotskim silama. Danas se uglavnom smatra da se voda ekstravaskularno premješta korijenom pretežito kroz mikrokapilare staničnih stijenki prenoseći i otopljene mineralne tvari (*intermicelarno po apoplastu*) koje su međusobno povezane sve do endoderme. Kod *gimnospermi* (golosjemenjače) provodne stanice su *traheide* (s jamicama), a kod *angiospermi* (kritisjemenjače) to su *traheje* duge ~ 10 cm (kod biljaka iz porodice ljljana traheje mogu biti duge 3 - 5 m s promjerom 0,2 mm). *Ascedentno premještanje vode kroz ksilem omogućeno je „dvomotornim“ mehanizmom koji sačinjavaju negativni hidrostatski tlak nastao kao posljedica transpiracije, a potpomognut je korijenskim tlakom.* Omjer između te dvije sile je različit ovisno o biljnoj vrsti, ali i uvjetima sredine.



Slika 70. Transpiracijski tok i ekološki aspekt bilance vode

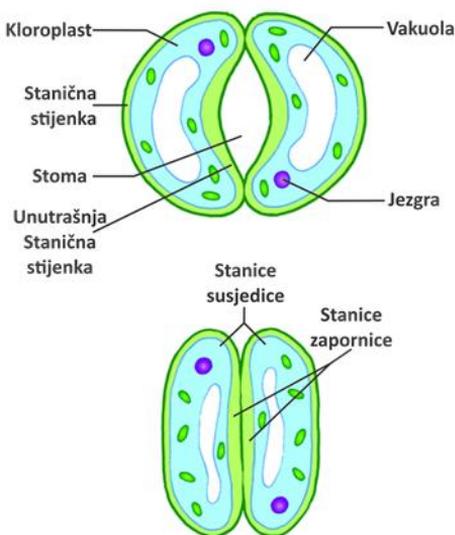
Objašnjenje kretanja vode dali su Dixon i Joly 1894. godine (Slika 70.) u svojoj *kohezijskoj teoriji* koja je i danas aktualna. Voda se gubi iz biljke najvećim dijelom u *transpiracijskoj struji* preko lista u obliku vodene pare. Zbog toga u listu raste deficit vodnog potencijala (raste sila usisavanja) koji povlači vodu iz kapilarnih stanica ksilema.

Naime, u trahejama ili traheidama voda se drži jakim *kohezijskim silama* (do 35 MPa) čija tenzija ne dozvoljava prekidanje vodenih niti i omogućuje penjanje vode na velike visine (kod lijana, eukalptusa i sekvoja više od 100 m). Sile kohezije potpomognute su *silama adhezije* (kapilarni efekt penjanja vode kao posljedica privlačenja molekula vode kapilarnim stijenkama stanica ksilema). Vodeni stupac potpomognut je s donje strane korijenskim tlakom (0,1 - 0,2 MPa) kao posljedicom aktivnog premještanja vode iz kore korijena u centralni cilindar korijena pa transpiracija funkcionira kao „dvomotorni“ mehanizam. Mehaničkim oštećenjem ksilema ulazi zrak i puca neprekidnost vodenih niti što narušava ascedentni tok vode.

Brzina premještanja vode kroz ksilem je različita i ovisna o biljnoj vrsti i vanjskim uvjetima koji utječu na raspoloživost vode. Na primjer, kod hrasta je brzina 20 m h^{-1} , lijana 100 m h^{-1} , a četinara svega do 1 m h^{-1} . Intenzitet premještanja vode ($\text{dm}^3 \text{ m}^{-1} \text{ h}^{-1}$) ovisi o brzini kretanja i otporu koji pruža ksilem.

6.7. Gubljenje vode

Voda se gubi iz biljaka na više načina i to u obliku tekućine (*gutacija i plač biljaka*), te najčešće kao vodena para (*transpiracija*).



Slika 71. Anatomija puči korijenski tlak.

Gutacija je gubljenje vode u vidu kapljica. Javlja se u uvjetima dobre opskrbljenosti biljaka vodom, visoke temperature tla i visoke relativne vlage zraka (kad transpiracija nije moguća). Višak vode iz biljke izlučuje se tada kroz *pasivne vodene puči - hidatode* (aktivne su kod koprive). S vodom se izdvajaju i u njoj otopljene tvari, posebno kod starijeg lišća. Primjerice, gutacijom se lako izdvajaju Na i Mn, a u manjoj količini Fe, Zn, P i Cl. Osim elemenata izdvajaju se i manje količine organskih kiselina, aminokiselina i šećera. Izlučivanje vode u vidu tekućine značajno je za podvodne (*submerzne*) i biljke tropskih područja, a događa se samo kad je prisutan

Plać biljaka ili suženje (eksudacija) se zapaža kod povrede biljaka kao posljedica korijenskog tlaka koji potiskuje vodu ascendentno do prekida ksilema. Zbog toga se plać biljaka zapaža u proljeće, odnosno kad je tlo toplo i sadrži obilje vode, a transpiracija je znatno smanjena zbog nerazvijenog lišća. Količina *eksudata* dostiže kod vinove loze 1 dm³/24^h/biljka, kod breze 5 dm³/24^h, dok neke palme izluče 10 - 15 dm³ vode u jednom danu. Eksudat sadrži veću koncentraciju mineralnih tvari u odnosu na gutaciju.

Transpiracija je najčešći način gubitka vode iz živih biljaka i to u vidu vodene pare. Razlikuje se od *evaporacije* (isparavanje vode sa slobodnih površina) jer je isparavanje vode izmijenjeno anatomijom biljnih organa, posebice lišća i regulirano posebnim fiziološkim mehanizmima rada puči. Parametri za ocjenu transpiracije najčešće su:

Intenzitet transpiracije je izgubljena količina vode po jedinici površine lista u jedinici vremena i prosječno iznosi 15 - 250 g H₂O m⁻² tijekom dana i 1 - 20 g H₂O m⁻² tijekom noći.

- *Produktivnost transpiracije* označava količinu sintetizirane suhe tvari za 1 kg transpirirane vode i prosječno iznosi 3 g ST kg⁻¹ H₂O.
- *Transpiracijski koeficijent* je recipročna vrijednost od produktivnosti transpiracije i pokazuje koliko biljka troši vode za sintezu jedinice suhe tvari, a nalazi se u granicama 125 - 1 000 kg H₂O kg⁻¹ suhe tvari (prosječno za poljoprivredne usjeve našeg klimata je 300 -500 kg H₂O kg⁻¹ ST).
- *Relativna transpiracija* je omjer evaporacije i transpiracije s jednake površine.
- Transpiracija je proporcionalna deficitu zasićenosti atmosfere vodenom parom, temperaturi i površini s koje se voda gubi. Razlikuje se nekoliko oblika transpiracije: *kutikularna, lenticelarna, peridermalna, transpiracija kroz plodove i kroz puči. Kutikularna (epidermalna) transpiracija* (kutikula je mrtva lipoidna membrana iznad epiderme) ovisi o debljini kutikule što je obrnuto proporcionalno starosti biljke. Otuda, kod mladih biljaka i do 50 % otpada na kutikularnu transpiraciju. *Lenticelarna transpiracija* odvija se kroz lenticеле (otvore na kori) i ljeti može iznositi do 30 % ukupne transpiracije kod drveća. Kroz koru drveća (*peridermalno*) može se također gubiti voda, kao i preko plodova, posebice krupnih.

Najznačajniji gubitak vode kod biljaka je transpiracijom kroz puči. To su otvori u epidermi lista okruženih s dvije posebne *stanice zapornice* (Slika 71.). Otvorene puči su eliptičnog oblika, širine otvora 4 - 12 μm i duljine 10 - 40 μm. Broj im je promjenjiv u granicama 1 000 - 2 000 cm⁻² kod žitarica, a do 100 000 cm⁻² kod hrasta. Smještene su na lišću, ali i peteljka, plodovima, epidermi stabljike, dijelovima cvijeta itd. Na lišću mogu biti s obje strane (*amfistomalni*) ili samo s jedne (gore *epistomalni*, dolje

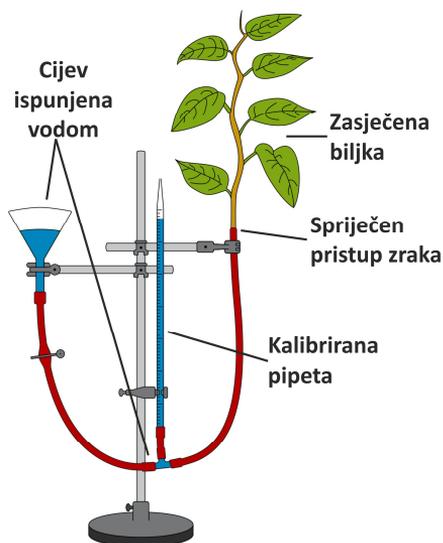
hipostomalni listovi). Kod velikog broja puči njihova se veličina smanjuje, pa omjer između površine puči i ukupne površine lista varira za različite biljne vrste istog klimatskog područja, što se utvrđuje *indeksom puči* I_p :

$$I_p = \left(\frac{\frac{\text{broj puči}}{\text{dm}^2}}{\frac{\text{broj puči}}{\text{dm}^2} + \frac{\text{broj epidermalnih stanica}}{\text{dm}^2}} \right) \quad (33)$$

Ukupna površina puči iznosi 1 - 3 % od površine lista, a kroz njih se izgubi 2/3 vode, odnosno gubitak vode kroz puči je 30-ak puta veći negoli s drugih dijelova lista. Naime, gubitak vodene pare difuzijom kroz male otvore znatno je veći zbog rubnog efekta što je prikazano *Stefanovim izrazom* za isparavanje vode:

$$V = 4 \times r \times K \times \frac{P_1 - P_0}{P} \times S \quad (34)$$

(gdje je V = količina isparene vode, r = radijus površine isparavanja, K = koeficijent difuzije vodene pare, P_1 = napon pare u zasićenju kod trenutačne temperature, P_0 = stvarni napon mare kod trenutačne temperature, P = atmosferski tlak i S = površina s koje voda isparava.)



Slika 72. Mjerenje transpiracije potometrom

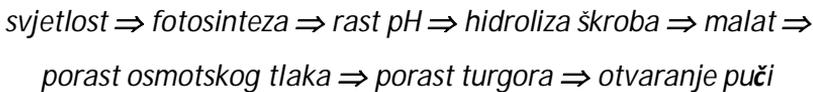
Puči su osjetljive i reagiraju na promjenu vanjskih uvjeta, posebice na svjetlost, koncentraciju CO_2 , koncentraciju klorofila u lišću, temperaturu, sadržaj vode u lišću. Svjetlost ima najjači utjecaj na ritam otvaranja i zatvaranja puči što je usko povezano s fotosintezom i prisustvom određenih produkata metabolizma u stanicama zapornicama.

U biljnoj proizvodnji gubitak vode evapotranspiracijom najčešće se mjeri (bilancira) *lizimetrima* (*evapotranspirometri*, izračun iz dotoka vode oborinama, procjeđivanja do podzemne vode i promjene vlažnosti tla) ili procjenjuje empirijskim izrazima koristeći: a) *metode bilanciranja energije*, b) *mass-transfer metode*, c) *kombinaciju energije + mass-transfer metode* (Penman), d) *empirijske metode* (Thornthwaite) i e) *metode za specifične usjeve*

(modificirana *Blaney-Criddle* metoda), dok se transpiracija mjeri potometrom (Slika 72.).

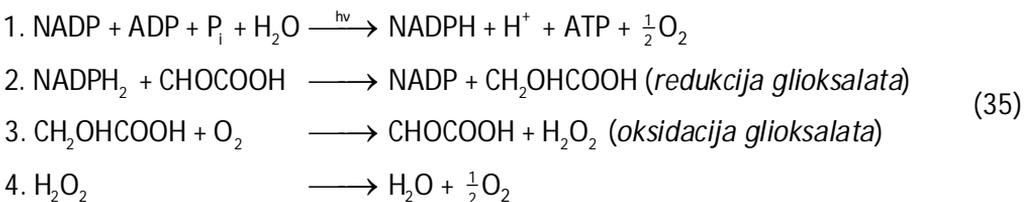
6.8. Mehanizam rada puči

Otvaranje i zatvaranje puči biljaka omogućeno je njihovom anatomijom, prije svega stanica zapornica koje posjeduju zadebljale stijenke uz otvor i tanke, elastične stijenke nasuprot otvorima puči pa porast turgora isteže vanjske stijenke koje povlače unutrašnje i otvor puči se širi. Suprotno, kod pada turgora, vanjske stijenke se skupljaju pa unutrašnje zatvaraju otvor puči i sprječavaju isparavanje vode. Mehanizam rada puči, iako nedvojbeno utemeljen na promjeni turgora, ima više aktualnih hipoteza koje pokušavaju razjasniti fiziološke procese odgovorne za mehanizam rada puči. Sve su one utemeljene na enzimatskom objašnjenju koji se sastoji od niza uzročno-posljedičnih pojava, odnosno, procesa:



Budući da postoji više različitih izuzetaka, ovom slijedu događaja može se naći prigovor. Naime, puči su ponekad otvorene i u tami. Neke biljne vrste u stanicama zapornicama uopće ne sadrže škrob ili na dijelovima lišća ne sadrže klorofil (panaširano lišće), mnoge od tvari koje su spomenute i same su osmotski aktivne, stoga mehanizam rada puči još nije potpuno poznat.

Glikolatna hipoteza temelji se na analogiji α -hidroksisulfonata i *glikolne kiseline*. Naime, α -hidroksisulfonat sprječava otvaranje puči na svjetlosti ili njihovo zatvaranje kao i glikolna kiselina koja je prirodni produkt metabolizma biljaka, posebice kod snižene koncentracije CO_2 u zraku što dovodi do zatvaranja puči. Sljedeće reakcije temelj su ove hipoteze:



α -hidroksisulfonat inhibira u trećoj reakciji aktivnost *glikolat oksidaze*, nakuplja se glikolna kiselina (CH_2OHCOOH) i dolazi do zatvaranja puči.

Karboksilacija u mraku temelji se na nefotosintetskom vezivanju CO₂ (formula 14.). Fosfoenolpiruvatom veže se 18 molekula CO₂ pri čemu nastaje 12 molekula malata uz ekvivalentni utrošak 42 molekule ATP iz procesa oksidativne fosforilacije. Nastale kiseline (oksalocetna i druge kiseline koje nastaju iz nje, posebice jabučna) snižavaju pH-vrijednost stanica zapornica i mjerenja pokazuju da je pH citosola u tim stanicama 6,0 - 7,4, a noću svega ~ 5,0.

Interkonverzija škroba u šećer temelji se na promjeni turgora stanica zapornica što je posljedica konverzije osmotski neaktivnog škroba u osmotski aktivne niskomolekularne ugljikohidrate. Naime, stanice zapornice su jedine stanice u epidermi koje posjeduju kloroplaste i mogu obavljati fotosintezu. Također, za razliku od susjednih stanica mezofila lista, škrob nastao iz glukoze nakon prekida fotosinteze ne premješta se iz njih, uz pad pH u mraku što pogoduje zatvaranju puči. Na svjetlosti fotosinteza producira osmotski aktivne oblike šećera, prije svega glukozu, troši slobodni i vezani CO₂ što podiže pH na ~ 7,0 i stimulira hidrolizu škroba uz oslobađanje glukoze (osmotski aktivna) koju fosforilaza transformira u glukozu-1-fosfat. Kod biljaka koje ne sadrže škrob (npr. luk) prisutni su drugi polisaharidi (*fruktozan, ksilan, araban* i sl.) koji su osmotski *inaktivni* kao i škrob.

Promjena propustljivosti membrana stanica zapornica na svjetlu i tami također može biti odgovorna za mehanizam rada puči. Naime, primijećeno je da *alkilsukcinilna kiselina* i neke druge tvari, pa i svjetlost, povećavaju permeabilnost biomembrana što dovodi do pada turgora i zatvaranja puči. Treba napomenuti da je gubitak turgora povezan s velikim premještanjem osmotski aktivnih tvari iz zapornica, a za to je potreban znatan utrošak energije.

Učinak plave svjetlosti na otvaranje puči, koji značajno nadmašuje crvenu, objašnjava se hidrolitičkim efektom na škrob. Zapaženo je da se na plavoj svjetlosti škrob gubi iz stanica zapornica i akumulira u stanicama mezofila lista, dok crvena svjetlost utječe na njegovu akumulaciju uz pad turgora i zatvaranje puči.

Malat-kalijska hipoteza temelji se na interkonverziji malata u škrob na što utječu kationi, najjače *kalijski*. Pretpostavlja se da kloroplasti stanica zapornica posjeduju *Calvinov ciklus* i mogu sintetizirati *malat* iz kojeg *glukoneogenezom* može nastati škrob uz smanjenje koncentracije kationa. Proces transformacije jabučne kiseline može ići preko oksalocetne kiseline njenom dekarboksilacijom ili direktnom *dekarboksilacijom malata* do *fosfoenolpiruvata* koji u procesu *glukoneogeneze* daje *glukozu*, a njenom polimerizacijom nastaje škrob. Prisutnost malata smještenog u vakuolama dovodi do

premještanja K^+ iona iz susjednih stanica mezofila, porasta osmotske vrijednosti i turgora stanica zapornica uz otvaranje puči.

Suvremeni pogled na mehanizam rada puči pridaje najveću pozornost H^+ - ATPazi vezanoj na plazmalemu koja, kad je aktivna, počinje izbacivati H^+ iz stanica zapornica što generira negativni membranski potencijal (približno 100 mV) koji može narasti na -150 do -180 mV) uz hiperpolarizaciju plazmalema. Ta razlika potencijala izjednačava se ulaženjem K^+ pomoću ionske crpke ili kanala za ulaz kalija (približno 100 mmol do 400 - 800 mmol) u zapornice iz susjednih stanica uz difuziju Cl^- iz susjednih stanica parenhima za neutralizaciju suviška pozitivnog naboja. Porast koncentracije elektrolita unutar zapornica izaziva porast (više negativan) vodnog potencijala (Ψ) pa uz njegov visok gradijent voda ulazi u zapornice uz porast turgora i otvaranje puči. Pojačanu aktivnost H^+ - ATPaze izaziva crveno svjetlo (apsorpcija klorofilom), plava svjetlost (još uvijek nepoznati pigment) i niska koncentracija CO_2 (visok intenzitet fotosinteze).

Puči se zatvaraju padom aktivnosti H^+ - ATPaze i otvaranjem membranskog kanala za izlaz Cl^- iz zapornica te padom membranskog potencijala na standardnih ~ -100 mV. Kanal za ulazak K^+ se zatvara, otvara se kanal za izlaz K^+ te padom elektrokemijskog potencijala zapornica pada vodni potencijal (manje negativan Ψ) uz izlazak vode iz njih i pad turgora pa dolazi do zatvaranja puči. Zatvaranje puči stimulirano je mrakom, ABA – om (abscisinskom kiselinom: $C_{15}H_{20}O_4$) i visokom koncentracijom CO_2 koja inhibira H^+ - ATPazu (pad inteziteta fotosinteze). Puči mogu zatvoriti i drugi inhibitori, npr. vanadat kao inhibitor H^+ - ATPaze ili CCCP (karbonil cijanid m-klorofenil hidrazon) koji smanjuje H^+ gradijent.

6.9. Čimbenici koji utječu na transpiraciju

Gubitak vode transpiracijom ovisi podjednako o unutrašnjim (biljnim) i vanjskim čimbenicima. Od unutrašnjih čimbenika na transpiraciju prije svega utječe biljna vrsta sa svojim anatomskim i metabolitičkim svojstvima. Broj, veličina i položaj puči na listu, te ponašanje puči značajno utječu na intenzitet transpiracije. Kod ratarskih biljnih vrsta može se razlikovati tri različita tipa puči, iako su puči kod većine najotvorenije u jutarnjim satima i postupno se zatvaraju prema kraju dana. *Lucerna-tip* puči karakterizira se otvorenošću puči preko dana i njihovim zatvaranjem tijekom noći. U nepovoljnim uvjetima mogu se zatvoriti i preko dana, ali tada slijedi noćno otvaranje. Kod *krumpir-tipa* puči su stalno otvorene, izuzev oko 3 sata po zalasku sunca, dok kod *ječam-tipa* puči nisu noću nikad otvorene, a dnevno otvaranje i zatvaranje je vrlo brzo

i osjetljivo na vanjske čimbenike. Zatvaranje puči do 50 % promjera otvora ne utječe značajno na intenzitet transpiracije.

Porastom lisne pokrovnosti (LAI) povećava se i transpiracija što značajno ovisi o biljnoj vrsti (strukturi i rasporedu lišća, veličini korijenskog sustava i dr.), ali i stadija razvoja. Primjerice, omjer između lisne površine šećerne repe i pšenice je do 9 : 1, a razlike u transpiraciji mnogo su manje.

Od vanjskih čimbenika najveći učinak imaju svjetlost, temperatura, vlažnost i tlak zraka, brzina vjetera i vlažnost tla. Svjetlost smanjuje otpor puči prvenstveno utjecajem na mehanizam rada puči, ali i promjenom propustljivosti protoplazme, promjenom koncentracije CO₂ (kod 0,01 % CO₂ puči su potpuno otvorene, a kod 0,05 % zatvorene). Temperatura zraka utječe neposredno na povećavanje transpiracije zagrijavanjem lišća i smanjivanjem vlažnosti zraka, ali i posredno ubrzavanjem niza fizioloških procesa koji djeluju na rad puči. Najpovoljnija vlaga tla je za većinu ratarskih biljnih vrsta 60 - 80 % od *poljskog vodnog kapaciteta tla (PVK)*. Raspoloživost vode iz tla ovisi o njenoj količini i obliku, odnosno sili kojom se voda veže za čestice tla, što najviše ovisi o teksturi i strukturi tla. Također, na plodnijim tlima, zbog bržeg rasta biljaka i boljeg korištenja rezervi vode iz tla, transpiracijski koeficijent je niži u odnosu na siromašna tla. U tom smislu i upotreba mineralnih gnojiva, ovisno o hranjivom elementu, utječe na snižavanje transpiracijskog koeficijenta (uz veću produkciju organske tvari potrošnja vode može biti veća).

Veći (ili dulji) deficit vode uzrokuje stres koji se u agronomiji izražava *stresnim indeksom za vodu (CWSI = crop water stress index)*, a broičano se kreće od 0 (najveća transpiracija) do 1 (dulje vrijeme bez transpiracije). Relativna ili trenutna transpiracija (T) podijeljena s najvećom mogućom transpiracijom (Tp) povezana je s CWSI izrazom: $T/T_p = 1 - CWSI$. Biljke imaju dovoljno vode sve dok je CWSI 0,1 do 0,15, a iznad te vrijednosti dolazi do pada prinosa.

6.10. Biljni antitranspiranti

Biljni antitranspiranti su tvari koje smanjuju ili zaustavljaju gubitak vode transpiracijom. Međutim, zaustavljanjem transpiracije temperatura lišća poraste za 4,5 do 5,5°C u odnosu na lišće koje normalno transpirira što se može odraziti na snižavanje intenziteta fotosinteze uz povećavanje oksidacijskih procesa. Također, većina antitranspiranata ima uzgredne negativne učinke, posebice na fotosintezu, ali i usvajanje iona iz tla, asimilaciju CO₂ i dr.

Na zatvaranje puči utječe niz preparata koji se rabe u intenzivnoj ratarskoj proizvodnji kao što su *herbicidi* (npr. *atrazin*), *fungicidi* i *fitohormoni*. Različiti viši alkoholi formiraju na lišću vrlo tanak film koji smanjuje transpiraciju do dva mjeseca 15 - 60 %, propušta CO₂ i O₂, ali su to biljni otrovi koji u većoj koncentraciji smanjuju intenzitet fotosinteze. Kao antitranspiranti rabe se i tvari koje stvaraju relativno deblje prevlake na lišću, npr. različite emulzije voskova koje smanjuju transpiraciju u odnosu na asimilaciju CO₂ i tvari koje reflektiraju svjetlost što smanjuje zagrijavanje lišća.

6.11. Energetika transpiracije

Vodni režim biljaka najviše ovisi o kretanju vode u sustavu *atmosfera-tlo-biljka*, odnosno o dotoku i gubitku vode iz zone korijenovog sustava biljaka. *Korisna vlaga tla* (*Vlk*) računa se izrazom:

$$Vlk = (Vlt - Vlu) \times Rd + (Pd + Ir) \times vi - (ETP \times vi + Pg \times vi + Pk \times vi) \quad (36)$$

(gdje su *Vlt* = trenutačna vlažnost tla, *Vlu* = vlaga trajnog uvenuća, *Rd* = dubina korijena, *Pd* = oborine, *Ir* = navodnjavanje, *vi* = vremenski interval, *Pg* = gubitak površinskim otjecanjem, *Pk* = gubitak perkolacijom i *ETP* = evapotranspiracija)

Biljke posjeduju efikasan sustav regulacije vodnog režima, ali je on pod jakim utjecajem vanjskih čimbenika, posebice intenziteta Sunčeve radijacije. Naime, fotosinteza koristi svega 0,5 - 2 % energije koja dopijeva do lišća, a 96 - 97 % se potroši na proces transpiracije i prijenos topline (što ovisi o boji i strukturi lišća):



Budući da se po molu organske tvari utroši u fotosintezi 468,92 kJ energije, tada na 1 g organske tvari otpada 14,65 kJ pa se uz efikasnost fotosinteze od 1 % i toplinu isparavanja vode 2452 kJ kg⁻¹ (na 20°C) potroši:

$$\frac{14,65 \text{ kJ g}^{-1} \times 1000 \text{ g} \times 100}{2452 \times 1} = 597 \text{ kg vode kg}^{-1} \text{ ST} \quad (38)$$

Uz efikasnost fotosinteze od 2 % utrošak vode iznosio bi 298 kg vode kg⁻¹ organske tvari što približno odgovara veličini transpiracijskog koeficijenta.

6.12. Sadržaj vode u biljkama

Biljke sadrže prosječno 85 - 95 % vode, ali se sadržaj znatno mijenja ovisno o biljnoj vrsti, organu, starosti (stadiju), temperaturi, vlažnosti zraka i tla, mineralnoj ishrani i drugom.

Razumljivo je da se biljne vrste zbog različitih bioloških svojstava jako razlikuju po sadržaju vode, ali se on mijenja ovisno o organu i njegovoj starosti. Primjerice, korijen pšenice u početku vegetacije sadrži manje vode od lišća, a na kraju vegetacije znatno više. Sadržaj vode u zrnju pšenice smanjuje se od 80 % na 65 % u početku mliječne zrelosti, na 40 % u početku voštane zrelosti, te na 18 - 20 % u početku pune zrelosti. Postoje i izuzetci, pa tako starije lišće kukuruza sadrži više vode od mlađeg. Sa starošću biljke smanjuje se omjer slobodne prema vezanoj vodi, odnosno raste udio vezane vode, ali ta raspodjela ovisi i o starosti pojedinih listova, kao i ukupnog sadržaja vode u biljci.

Promjena sadržaja i omjera vezane i slobodne vode može se u biljkama zapaziti i tijekom dana, a najviše ovisi o dnevnoj temperaturi i vlažnosti zraka. Naročito je to izraženo kod visokih dnevnih temperatura kada i otpornost na sušu pojedinih kultivara ima značajnu ulogu u sprječavanju pretjeranih gubitaka vode iz fotosintetski aktivnog lišća. *Atmosferska suša* ima manje efekte kada je dovoljan sadržaj vode u tlu i kada su biljke dobro ishranjene (posebice kalijem) te dobro ukorijenjene, odnosno ako su adaptirane na nedostatak vlage u tlu tijekom prethodnog dijela vegetacije.

6.13. Potrebe biljaka za vodom

Potrebe biljaka za vodom razlikuju se po biljnim vrstama, razvojnom stadiju, sklopu biljaka i drugim biološkim posebnostima, ali i fizikalnim svojstvima tla koja određuju iznos *retencije*, *raspoloživost* i *kretanje vode* u tlu, *teksturne klase*, *agrotehniku*, *klimatske parametre*, *fiziografiju*. Iskustvo, ali i mnogobrojna istraživanja pokazuju da *postoji kritičan period* (ili više njih) kada se nedostatak vode najviše odražava na visinu poljoprivrednog prinosa (Tablica 3.).

Potrošnja vode različita je ovisno o etapi razvitka pojedinih biljnih vrsta, npr. vegetacija šećerne repe može se uvjetno podijeliti na tri vremenska intervala od 50 dana u kojima je omjer potrebe za vodom 1 : 9 : 3. Kritični period biljaka prema vodi najčešće se podudara s promjenama viskoznosti protoplazme pa se kod najvećeg dijela *mezofita* i

hemikserofita elastičnost protoplazme naglo smanjuje u cvjetanju, a kod *kserofita* i *halofita* uglavnom se ne mijenja, ili se čak povećava.

Razlikujemo kritični i letalni deficit vode. Kod kritičnog deficita vode dolazi do odumiranja najosjetljivijih stanica koje sudjeluju u transportu vode, dok kod letalnog deficita zasićenosti vode podrazumijevamo onaj deficit zasićenosti pri kojem listovi s vodnim deficitom nisu sposobni ponovno usvojiti vodu do uspostavljanja njihove početne težine pri čemu se primjećuju povrede izazvane sušom.

Tablica 3. Kritičan period nekih biljaka prema vodi

Biljna vrsta	Kritičan period
Ozima žita	vlatanje - klasanje
Jara žita	vlatanje - klasanje
Kukuruz	metličanje - mliječna zrelost
Leguminoze	cvjetanje
Suncokret	formiranje glavice - cvjetanje
Pamuk	cvjetanje - formiranje čahure
Lubenice i dinje	cvjetanje - zrioba
Sjemenska šeć. repa	pojava stabljike - cvjetanje
Krumpir	cvjetanje - formiranje gomolja
Rajčica	cvjetanje - formiranje ploda

Kritični i letalni nedostatak vode za neke poljoprivredne vrste pokazuje Tablica 4. iz koje se jasno vidi da se biljke značajno razlikuju u odnosu na deficit vode.

Tablica 4. Kritični i letalni deficit vode u lišću nekih biljnih vrsta

Biljna vrsta	Kritični deficit %	Letalni deficit %
Lucerna	70	73
Grašak	65	68
Šećerna repa	62	66
Grah	54	59
Rajčica	52	56
Krastavac	51	54
Suncokret	50	52
Mrkva	42	44
Soja	41	46

FAO daje vrlo jednostavnu formulu za proračun smanjenja prinosa pri nedostatku vode:

$$\left(1 - \frac{Y_a}{Y_x}\right) = K_y \left(1 - \frac{ET_a}{ET_x}\right) \quad (39)$$

$$ET_x = K_c \times ET_o \quad (40)$$

gdje su Y_x i Y_a najveći mogući i stvarni prinos, ET_x i ET_a su najveća moguća i stvarna evapotranspiracija, K_y je koeficijent prinosa koji odgovara gubitku prinosa smanjenjem evapotranspiracije, dok je K_c koeficijent prinosa tijekom vegetacije. Jednadžba se odnosi na sve poljoprivredne kulture, uključujući i trajne nasade.

K_y vrijednost je specifična za usjev i mijenja se tijekom vegetacije prema fazama rasta (Tablica 5.), a Slika 73. prikazuje promjenu za kukuruz. Kad je $K_y > 1$ usjev je osjetljiv na manjak vode, kad je $K_y < 1$ prinos manje ovisi o raspoloživosti vode i usjev se djelimično oporavlja od stresa nakon zadovoljavanja potreba za vodom, a kad je $K_y = 1$ smanjenje prinosa je izravno proporcionalno vodnom deficitu. Na temelju analize velike količine dostupne literature o prinosu različitih usjeva pri nedostatku vode, FAO je izradio tablicu s K_y koeficijentima.

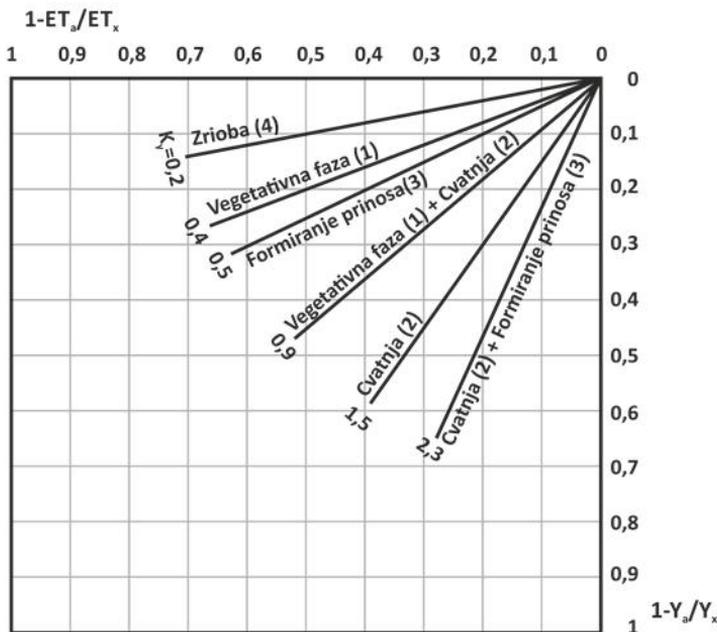
Tablica 5. Sezonska vrijednost K_y (FAO)

Usjev	K_y	Usjev	K_y
lucerna	1,10	šafiran	0,80
banane	1,2 - 1,35	sirak	0,90
grah	1,15	soja	0,85
kupus	0,95	pšenica jara	1,15
pamuk	0,85	šećerna repa	1,00
kikiriki	0,70	šećerna trska	1,20
kukuruz	1,25	suncokret	0,95
crveni luk	1,10	rajčica	1,05
grašak	1,15	lubenice	1,10
krumpir	1,10	pšenica ozima	1,05

Biljke se, ovisno o razlikama u ponašanju fotosintetskog aparata za vrijeme suše, dijele u dvije grupe: tolerantne na sušu ili *homoklorofilne* i netolerantne ili *poikloklorofilne* kod kojih tijekom suše dolazi do ireverzibilnog oštećenja klorofila i tilakoidnog sustava membrana u kloroplastima.

Suvišak vode u tlu također negativno utječe na rast i razvitak biljaka (zbog *anaerobioze*) pa se smatra da je najpovoljniji sadržaj vode u tlu 60 - 70 % od PVK (*poljskog vodnog kapaciteta*). Postoji velik broj metoda za utvrđivanje potreba biljaka za vodom, počevši

od onih koje utvrđuju samo sadržaj vode u tlu pa do metoda koje pomoću vodnog potencijala, osmotske vrijednosti ili koncentracije soka biljaka (najčešće lišća) daju odgovor o zahtjevu biljaka za vodom. Kod visokih vrijednosti vodnog potencijala usporena je sinteza proteina na račun akumulacije niskomolekularnih ugljikohidrata i organskih kiselina uz usporavanje rasta biljaka pa visina prinosa negativno korelira s veličinom ta tri parametra stanja vode u biljkama. Sila usisavanja, osmotska vrijednost i koncentracija staničnog soka jako se mijenjaju ovisno o hidrataciji protoplazme i vanjskim uvjetima.



Slika 73. Pad prinosa kukuruza ovisno o deficitu vode po fenofazama

Akutni nedostatak vode manifestira se kao uvelost biljaka i može uzrokovati *prolazno* ili *trajno uvenuće*. Prolazno uvenuće često se zapaža u vrućem dijelu dana kada biljke velik gubitak vode transpiracijom, zbog otpora provodnih tkiva, ne mogu nadoknaditi. Uvečer kad se temperatura snizi, biljke kod prolaznog uvenuća brzo uspostavljaju ravnotežu vodne bilance. Trajno uvenuće mnogo je opasnije za biljke jer zbog niskog sadržaja vode u tlu odumiru korijenske dlačice i biljka gubi kontakt s česticama tla. U tom slučaju više niti zalijevanje (navodnjavanje) ne pomaže, te dolazi do otpadanja cvjetova, plodova ili lišća, formiranja šturog zrna itd.

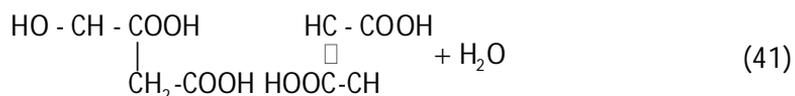
Biljne vrste različito podnose nedostatak vode pa tako kukuruz podnosi 25 - 30 % vodnog deficita, dok je za neke biljne vrste ta granica svega 5 - 10 % što ovisi prvenstveno o anatomskim svojstvima, ali i načinu uzgoja biljaka. *Kritični nedostak*

vode u biljkama (*subletalni deficit*), kad se prekorači, dovodi do odumiranja najosjetljivijih stanica i tkiva koja sudjeluju u transportu vode. Prekoračenjem *letalne granice* nastupaju *nekrotične promjene* na biljkama (od odumiranja manjih dijelova do smrti pojedinih organa i cijele biljke) i nakon *letalnog deficita* biljke ni uranjanjem u vodu ne mogu povratiti prvobitnu težinu.

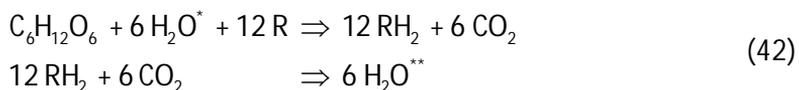
Ukupna potreba biljaka za vodom može se procijeniti i pomoću *transpiracijskog koeficijenta*, iako on ovisi, kao i svi drugi pokazatelji, o velikom broju drugih čimbenika pa stoga znatno varira. Primjerice, transpiracijski koeficijent pšenice iznosi 217 - 755 kg H₂O kg⁻¹ ST, lucerne 446 - 1 210, šećerne repe 227 - 660, a šećerne trske 125 - 350 kg H₂O kg⁻¹ ST.

6.14. Endogena vode i njen značaj za biljke

Voda u biljke dospijeva iz vanjske sredine (*egzogena*), ali može nastati u biljci kao produkt različitih biokemijskih reakcija u različitim fiziološkim procesima (*endogena* ili *metabolijska voda*). Endogena voda može nastati kao proizvod djelovanja jednog ili više enzima. Npr., transformacijom jabučne kiseline u fumarnu uz pomoć enzima *fumarat dehidrataze* izdvaja se jedna molekula vode:



Proces disanja je najbolji primjer za sudjelovanje više enzima u procesu nastanka endogene vode:

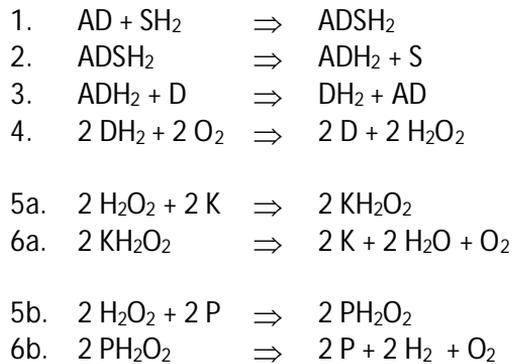


U anaerobnoj fazi disanja dolazi do redukcije enzima koji vežu vodik iz vode, dok se kisik iz vode koristi za oksidaciju ugljika uz nastanak CO₂. U aerobnoj fazi (druga jednadžba) vodikovi atomi, oduzeti enzimatskim putem od šećera, oksidiraju egzogenim kisikom pri čemu nastaje 12 molekula vode. Polovica je *obnovljena voda* (H₂O^{*}) jer vodik potječe iz vode, a druga polovica *endogena voda* nastala na račun supstrata oksidacije (H₂O^{**}).

Nastanak znatne količine endogene vode katalaznim ili peroksidaznim djelovanjem značajan je i zbog uklanjanja toksičnog, visokoksidacijskog peroksida. Značajne količine vode nastaju i pri sudjelovanju citokromnog sustava u transportu elektrona i različitim

sintetskim procesima kao što su sinteza polisaharida iz monosaharida, proteina iz aminokiselina, lipida iz glicerola i masnih kiselina itd. Endogena voda može nastati i neenzimatski razmjenom vodika i kisika iz različitih spojeva.

Disanje je polienzimatski proces u kome sudjeluje više enzima koji aktiviraju vodik iz supstrata i kisik iz zraka (*anaerobne* i *aerobne dehidrogenaze*, *oksidaze* i *citokromni sustav*). *Anaerobne dehidrogenaze* (AD) odvajaju vodik supstrata (SH_2) i predaju ga *aerobnim dehidrogenazama* (D) koje ga prenose na kisik podrijetlom iz zraka pri čemu nastaje vodik-peroksid koji razlažu *katalaze* (K) ili *peroksidaze* (P):



Slika 74. Kemizam tvorbe endogene vode

Endogena voda ima sva fizikalno-kemijska svojstva egzogene vode, lako se uključuje u sve fiziološke procese, a kod sukulentnih biljaka koje su prilagođene uvjetima suše endogena voda ima vrlo značajnu ulogu. Naime, sukulenti imaju specifičan metabolizam (CAM), posebice fotokemizam uz reutilizaciju kisika što smanjuje promet plinova s vanjskom sredinom (CO_2 i O_2) uz vrlo niske gubitke vode.

7. Rast i razvitak biljaka

Rast biljaka manifestira se kvantitativnim promjenama koje rezultiraju povećanjem mase ili samo dimenzija biljaka, odnosno povećanjem broja organa tvorbom novih stanica, tkiva i organa, a temelji se na kombinaciji tri procesa stanične razine:

- *Dioba stanica* (mitoza - duplikacija stanice uz separaciju kompletnog seta genetskog materijala). Kada je stanična stijenka između novih stanica kćeri paralelna s najbližom površinom biljke stanična dioba je *periklinalna*, a ako je u okomitom položaju dioba je *antiklinalna*.
- *Izduživanje stanica* (ekspanzija).
- *Diferencijacija stanica* (specijalizacija funkcije i pozicioniranje stanica u pojedina tkiva).

Razvitak biljaka je proces u kojem se događaju kvalitativne promjene pri čemu biljka i njeni organi mijenjaju svoj oblik i strukturu, postaju složeniji, a krajnji je rezultat formiranje i razvitak generativnih organa. Stoga se pod razvitkom biljaka može podrazumijevati i *generativni rast* koji obuhvaća stvaranje *primordija* (začetaka generativnih organa), formiranje cvjetova, tj. muških i ženskih spolnih organa, oplodnju i razvitak ploda.

Rast biljke najčešće prate i promjene metabolizma, što znači da se uz umnožavanje stanica, njihov rast i diferenciranje, mijenja i karakter metabolizma, odnosno brzina i smjer pojedinih biokemijsko-fizioloških procesa. Rast biljaka obuhvaća pojave *diferencijacije*, *polarnosti*, *korelacije*, *ritmike* te *rast na svim etapama ontogeneze*. Uz rast su vezane i pojave *tropizama*, *autotrofnosti* i *totipotentnosti* te aktivnost *meristemskih tkiva*.

Prema užoj definiciji *rast je povećanje stanica, tkiva, organa te cijelog organizma biljke*, dok najšira definicija pod rastom podrazumijeva i paralelne procese diferencijacije koji prate povećanje pojedinih dijelova biljke koje postaju i kompleksnije. Naravno, sve stanice ne rastu i ne razvijaju se na isti način, tako da formirane biljke čini veliki broj različitih tipova stanica. Proces kojim se stanice specijaliziraju naziva se *diferencijacija*, a *proces rasta i diferencijacije pojedinih stanica u tkiva i organe biljke naziva se razvitak* i obuhvaća *životni ciklus biljke od sjemena do sjemena*. Posljedica diferencijacije stanica je *morfogeneza*, odnosno promjena izgleda biljke.

Različitost dva usko povezana pojma rasta i razvitka pokazuju primjeri različitih intenziteta tih procesa u različitim uvjetima:

- Na dobre agroekološke uvjete u proljeće jari ječam odgovara brzim rastom i brzim razvitkom.
- Sjetva ozimih usjeva u proljeće rezultira brzim rastom i sporim razvitkom.
- Kasnija jesenska sjetva ozimih usjeva uvjetuje brzi razvitak uz spori rast.
- Spori rast i spori razvitak imaju jare biljke u lošim agroekološkim proljetnim uvjetima.

7.1. Pokazatelji rasta

Suštinski proces rasta je stanična dioba, a najvažnije svojstvo rasta je neprekidni porast živog organizma povećanjem broja i veličine stanica, porast količine protoplazme i broja strukturnih elemenata stanice. Ove promjene dimenzija mogu se lako dokazati mjerenjem mase svježe i suhe tvari. Dakako, svježna tvar je promjenjiva vrijednost s obzirom na nestalan sadržaj vode u biljci pa tako lišće najčešće u podnevnim satima ima manje svježe tvari nego u jutarnjim satima uslijed gubitka vode transpiracijom. Zbog toga se kao pokazatelj rasta češće koristi mjera povećanja suhe tvari cijele biljke ili određenog njenog dijela/organa. Uzorak lista uzet u poslijepodnevnim satima vjerojatno će imati više suhe tvari u odnosu na uzorak iz jutarnjih sati, što je posljedica usvajanja mineralnih tvari iz tla tijekom prijepodneva i fotosintetske akumulacije organske tvari, što rezultira rastom.

Masa suhe tvari ponekad nije adekvatna mjera rasta. Tako bubrenje, klijanje i razvitak sjemena u *etiolorani izdanak*, što se događa u mraku, rezultira klijancem čiji je volumen puno veći u odnosu na sjeme, svježna tvar je i trostruko veća, ali mu je suha tvar u odnosu na sjeme umanjena za ~ 10 % zbog gubitka CO₂ disanjem. Međutim, kod rastućih dijelova izdanka, korjenčića i stabljike, povećava se sadržaj suhe tvari zbog mobilizacije rezervnih tvari iz sjemena pa u ovom slučaju kao pokazatelj rasta treba koristiti povećanje količine protoplazme.

7.2. Rast i razvitak stanice

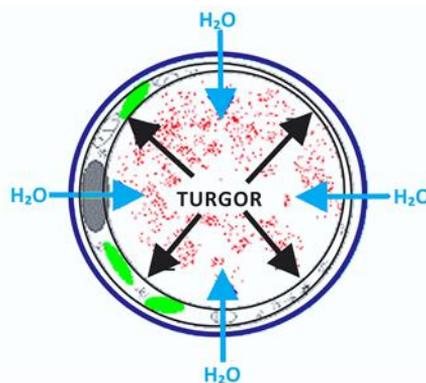
Dioba stanica nije ravnomjerno raspoređena po cijeloj biljci, već se odvija samo u određenim zonama *meristemskih tkiva*. Međutim, samo umnožavanje stanica bez njihovog povećavanja (ekspanzije) ne bi rezultiralo rastom biljaka, ali budući da nove stanice rastu i diferenciraju se, ukupan proces rezultira rastom cijele biljke i njenih dijelova. Rast može biti *primaran* (rast „u dužinu“) i *sekundaran* (rast „u širinu“).

Kod biljaka postoje dva primarna meristema: meristem vrha korijena i meristem vrha stabljike (vršni ili apikalni), koji se formiraju u embrionalnoj fazi, a sekundarni meristemi kao vaskularni kambij i interkalarni meristem kod monokotiledona nisu diferencirani sve do poslije klijanja. Tkiva koja nastaju diobom stanica primarnih meristema su primarna tkiva, a njihov rast je primarni rast.

Meristemske stanice posjeduju viskoznu (gustu) protoplazmu, izražene jezgre, povećanu sposobnost asimilacije te disanja i fosforilacije. Rast biljaka je integralna funkcija svih procesa prometa tvari u biljci, pa tako i na mitozu utječu vanjski i unutrašnji čimbenici koji je stimuliraju ili inhibiraju.

Etapa povećanja stanica (ekspanzija), tj. njenog izduživanja i povećanja volumena, odlikuje se povećanim sadržajem vode u stanici i povećanjem vakuola te rastom stanične stijenke. Značaj pristupačnosti vode za rast stanica pokazuje činjenica da korijen potopljen u hipertoničnu otopinu ne raste. Sadržaj vode u stanici raste i prije nastanka vakuole koja se javlja kada stanica počne rasti.

Teorija aktivnog rasta podrazumijeva aktivan rast stanične stijenke nakon čega dolazi do izduživanja i proširivanja stanice. Među već postojeće makromolekule stijenke umeću se nove, a utjecaj na njenu plastičnost imaju hormoni iz grupe *auksina* pa tako voda ulazi u stanicu već povećanog volumena. Ispravnost ove teorije dokazuje turgor stanica koji u diobi nije velik, premda je njihova osmotska vrijednost relativno visoka. Nasuprot ovom tumačenju stoji teorija koja pridaje veći značaj turgorovom tlaku (Slika 75.), koji potpomaže promjena metabolizma (u tijeku izduživanja stanice intenzivnu sintezu proteina zamjenjuje veća sinteza ugljikohidrata).



Slika 75. Uloga turgora u rastu

Nova strukturna svojstva u diferencijaciji stanica pojavljuju se tek kod pune veličine stanica, ali u nekim slučajevima počinju razlike već u embrionalnoj etapi. Sve morfološke i fiziološko-biokemijske promjene koje dovode do diferencijacije osposobljavaju stanicu za obavljanje specifičnih funkcija u biljci. Izdiferencirane stanice su raspoređene u biljci prema strukturnim karakteristikama biljnog organizma, što čini temelj *morfogeneze*, znanstvene discipline koja proučava životne oblike.

Sve stanice nastale mitozom imaju isti genski komplet pa iz svake somatske stanice može nastati bilo koje tkivo, odnosno sve stanice su *totipotente* što se može dokazati

regeneracijom cijele biljke, npr. oživljavanjem lista, kloniranjem biljaka u kulturi tkiva, reznicama. Dakle, i nakon diferencijacije stanice mogu diobom dati druge vrste stanica u odgovarajućim uvjetima. Pojava stvaranja jedne vrste tkiva iz druge naziva se *restitucija*, a u stanicama prethodi proces *rediferencijacije*.

7.3. Polarnost

Polarnost je specifična morfološka i fiziološka orijentacija u prostoru (kao oblik *dimorfizma*) bez koje bi biljka bila bezlična masa stanica (kao kod kulture tkiva). Morfološki se manifestira prostornom orijentacijom tkiva, tj. izduživanjem i diferenciranjem stanica u određenom pravcu. Polarnost biljaka najbolje se eksperimentalno dokazuje pri regeneraciji organa ili čitavih biljaka. Tipičan primjer polarnosti pokazuju reznice koje se vegetativno razmnožavaju tako da iz donjeg dijela razvijaju korijen, a iz gornjeg granje i lišće. Postavi li se reznica u vlažnu atmosferu u obrnutom položaju, korijen će se opet razviti iz prvotno donjeg, a grane iz prvotno gornjeg dijela reznice, iako je sada položaj reznice obrnut. Duljim držanjem reznica u obrnutom položaju može se uspostaviti nova polarnost, ali se ona pokazuje samo kod novostvorenih stanica. Dakle, reznice posjeduju *fiksiranu polarnost* koja ostaje sačuvana bez obzira na položaj reznice.

Najčešće se smatra da je polarnost određena protoplazmatskom strukturom pri čemu lanci polipeptida zauzimaju određeni položaj u odnosu na os stanice.

Indukcija polarnosti započinje karakterističnom raspodjelom *auksina* i drugih fizioloških aktivnih tvari što uzrokuje promjene u prometu tvari, sadržaju vode, enzima, mineralnih tvari i dr. Konačno, pojedini dijelovi polariziranog organa razlikuju se fiziološki i morfološki, ovisno o starosti organa, pa se polarnost mora povezati i s diferencijacijom stanica koja uvjetuje *morfogenezu*, tj. može se uočiti utjecaj vanjskih faktora preko indukcije polarnosti na razvitak biljaka.

7.4. Korelacije

Uzajamni odnosi koji se uspostavljaju između pojedinih organa biljke i njihovih dijelova za vrijeme procesa rasta nazivaju se *korelacijama*. Naime, intenzitet i brzina rasta pojedinih biljnih dijelova su različiti, a promjene su pravilne i progresivne sve do

uspostavljanja specifične organske strukture. Korelacije se dijele na *fiziološke (korelacije ishrane i kompenzacijske ili konkurentne)* i *genetske korelacije*.

Rast biljaka najviše ovisi o sintezi organske tvari, koja se u procesu fotosinteze odvija samo u zelenim dijelovima biljaka. Otuda je najvažnija *korelacija ishrane* vezana za odnos korijena (bez asimilacije) i nadzemnog dijela (asimilacijski dio). Nadzemni dio kod većine biljaka u normalnim uvjetima ishrane raste brže, ali nedostatak hraniva u tlu dovodi do relativno većeg korijena (rast korijena u potrazi za hranom i vodom), dok potpuni izostanak svjetla (*etioložane biljke*) utječe na pojavu relativno manjeg korijena u odnosu na ekstremno razvijen izdanak. Korelacija ishrane utječe i na odnos veličine ploda prema lisnoj površini te na korelacijski odnos veličine sjemena i cijele biljke, ali i odnos cijele biljke prema veličini i količini zasijanog sjemena.

Kompenzacijske (konkurentne) korelacije su vezane za pojavu međusobne ovisnosti pojedinih organa. Naime, svi rastući dijelovi biljke su potrošači asimilata (*uvirište* ili *sink*) pa njihovim smanjivanjem dolazi do kompenzacijskog povećanja rasta preostalih dijelova. Npr. manji broj cvjetova na jednoj biljci krizanteme dovodi do velikog povećanja preostalih cvjetova, dok kod porodice *Cucurbitaceae* se zaustavlja formiranje novih cvjetova ako je već stvoreno onoliko plodova koliko biljka može ishraniti.

Korelacije između dva svojstva rezultat su *vezanosti gena* koji kontroliraju ta svojstva ili *plejotropnog efekta gena* (jedan gen je odgovoran za više svojstava), a nazivaju se *genetske korelacije*. Primjerice, poznato je da su kod rajčice vezana svojstva pojave žućkastog cvijeta i duguljastih plodova ili šarenog cvijeta i jabučastog ploda.

Na korelacijske odnose pojedinih organa utječu mineralna ishrana, opskrbljenost vodom (kod bolje opskrbljenosti biljaka vodom nadzemni dijelovi troše veću količinu ugljikohidrata čime otežavaju opskrbljenost korijena pa on usporava rast), temperatura, svjetlost itd.

7.5. Fotobiologija

Svjetlost, osim energetske uloge u fotosintezi, utječe i morfogenetski, odnosno aktivira procese koji uzrokuju promjenu oblika (fenotip) nekog organizma. To omogućuju posebni, *fitokromni pigmenti* koji apsorbiraju crvenu i dalekocrvenu svjetlost te fitokromni pigmenti koji apsorbiraju plavu i ljubičastu svjetlost (*kriptokromi*). Utjecaj svjetlosti na biljke izučava posebna znanstvena disciplina *fotobiologija* koja se bavi odnosom svih živih organizama prema svjetlosti, dok utjecaj svjetlosti na promjenu

oblika biljaka proučava *fotomorfogeneza*. Može se tvrditi da biljke „vide“, ali je njihova vizija okoliša znatno drugačija od životinja i ljudi jer svjetlost kod njih izaziva fotokemijski događaj koji utječe na njihov metabolizam.

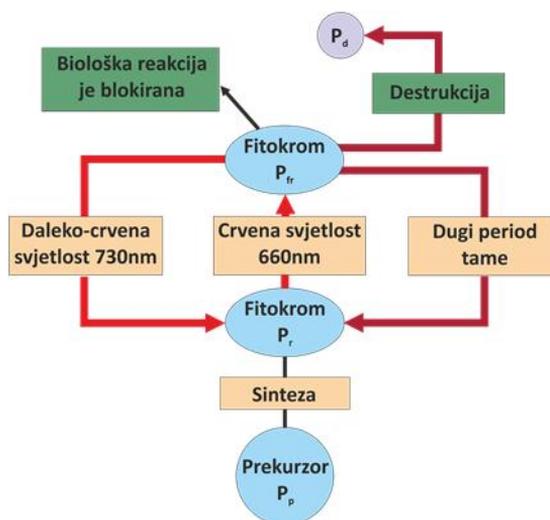
Fotokatalizatorski efekt svjetlosti (najefikasnije su plava, crvena i ljubičasta svjetlost) jasno pokazuju *etiolorane biljke* izložene svjetlu samo 1 - 2 minute nakon čega je inhibirano izduživanje stabljike, list je normalne veličine, ali ostaje blijedožute boje. Za sintezu klorofila, *fototropizam* (pokreti biljaka pod utjecajem svjetlosti) i sprječavanje pojave etioliranja, dovoljan je intenzitet svjetlosti od svega 200 cd. Također, biljke brže rastu noću (približno 1,8 - 2,8 puta) nego danju, ali uzrok je pored izostanka svjetlosti i bolja opskrbljenost vodom, povoljan temperaturni režim itd.

Utjecaj svjetlosti na morfološke promjene biljaka i fiziološko-biokemijske procese je najmanje trostruk jer svjetlost djeluje na biljke intenzitetom, kvalitetom i dužinom izlaganja (*fotoperiodizam*). Intenzivnije svjetlo djeluje na biljke povoljno, ali samo do određene granice iznad koje može djelovati inhibitoryno.

7.5.1. Fitokromi, kriptokromi i fototropini

Fitokromi su otkriveni istraživanjima *Borthwicka* i *Hendricksa* (1945. - 1960.). koji su primijetili da izlaganje sjemena *crvenoj svjetlosti* (620 - 700 nm) pospješuje klijanje, a izlaganje *dalekocrvenoj svjetlosti* (700 - 760 nm) neutralizira prethodnu stimulaciju pa je krajnji efekt rezultat zadnjeg tretmana, bez obzira na broj prethodno naizmjenično izvedenih izlaganja. Fitokrom egzistira u dvije interkonvertibilne forme Pr (pasivni stabilan oblik; spsorbira crvenu svjetlost ~ 660 nm) i Pfr (aktivni nestabilni oblik; apsorbira „daleko“ crvenu svjetlost ~ 730 nm) (Slika 76.).

Fitokrom je *fotomorfogenetski faktor* viših biljaka čiji aktivni oblik utječe na odvijanje i intenzitet nekih fizioloških procesa u biljci. Kemijski je to *kromoproteid* čija je molekularna masa 240 000 Da (daltona), a *prostetička grupa* (*kromofor*) je otvoreni *tetrapirolski lanac* sličan pigmentu *biliverdinu*.



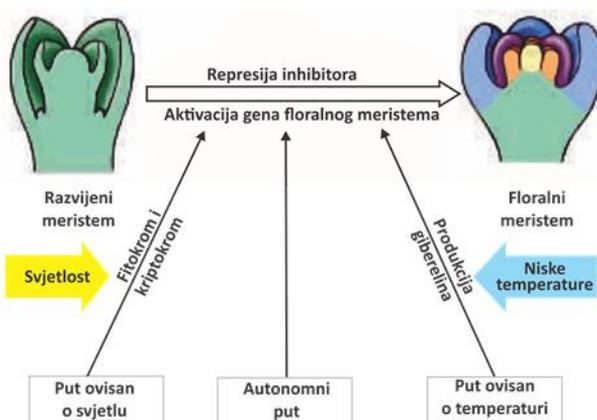
Slika 76. Shema djelovanja fitokroma

Prevođenje jednog oblika fitokroma u drugi oblik je fotokemijska reakcija koja se odvija u njegovom kromofornom dijelu apsorpcijom crvene, tj. dalekocrvene svjetlosti uz ekscitaciju, ali se energija za razliku od klorofila koristi za promjenu molekularne strukture samog pigmenta.

Količina fitokroma u biljci je 5×10^{-8} do 5×10^{-7} mola, a odnos Pfr prema Pr u fotostacioniranom stanju ili *fotoekvilibriju* je $Pfr / (Pr + Pfr)$. Transformacija fitokroma ovisi o više faktora: Pfr je u mraku nestabilan i u „*in vivo*“ uvjetima transformira se termičkom reakcijom u Pr (*reverzija*). Izvjestan broj molekula Pfr ireverzibilno se razgrađuje (*destrukcija*), vjerojatno denaturacijom proteina, a intenzitet destrukcije ovisi o količini Pfr nastalog u *fotoekvilibriju*. Postoji linearna zavisnost sinteze fitokroma „*de novo*“ i smanjenja njegove početne količine što se objašnjava pretpostavkom da postoji *fotoreverzibilni* i *fotonereverzibilni* oblik fitokroma, a vezani oblik postaje fotoreverzibilan kada njegov sadržaj padne ispod neke granice. Hipoteza *Bortwick-Hendricksa* pretpostavlja da se *reverzibilna fotokemijska pretvorba Pr u Prf*, zbog gore navedenog, nadopunjuje sporom transformacijom Pfr u Pr u tami i razgradnjom aktivnog fitokroma pri dugom djelovanju svjetlosti.

Fitokromi se nalaze u svim organima biljke uključujući i korijen, ali ih najviše ima u meristemskim tkivima. Subcelularno je fitokrom smješten u citoplazmi, s tim da je povezan ili ugrađen u plazmalemu i membrane kloroplasta. Etiolirane biljke također sadrže fitokrom, ali samo Pr oblik, a sadržaj fitokroma u etioliranim je klijancima 30 - 100 puta veći u odnosu na zelene klijance. Visoka koncentracija Pr fitokroma u etioliranim biljkama pogoduje brznoj apsorpciji crvene svjetlosti što rezultira deetioliranjem, ali se na svjetlu najveći dio fitokroma nakon toga razgradi.

Efekti izazvani fitokromnim sustavom su *indukcija klijanja* sjemenki biljaka koje klijaju na svjetlu (*pozitivno fotoblastično sjeme*), indukcija sinteze antocijana, sprječavanje pojave etioliranih klijanaca, indukcija sinteze klorofila, askorbinske kiseline, RNA, proteina, fotoperiodizam, indukcija cvjetanja (Slika 77.), utjecaj na disanje i transport tvari,



Slika 77. Suvremeni model cvjetanja

diferencijacija stanica i pokreti kod biljaka.

Druga klasa fotoreceptora su *kriptokromi* koji apsorbiraju plavu i UV-A svjetlost (340 - 520 nm), a inhibiraju izduživanje hipokotila. Dva su tipa kriptokroma: *flavinski* i *ipterinski* tip. Treća klasa fotoreceptora, *fitotropini*, također flavoproteini koji apsorbiraju plavo svjetlo, a imaju ulogu u fototropizmu (pokretima biljaka). U najnovije vrijeme spominje se i četvrta klasa fotoreceptora čija je osnova karotenska (npr. zeaksantin) koji imaju ulogu u otvaranju puči.

Fitokromi i *kriptokromi* uključeni su u morfogenezu, usvajanje, transport i metabolizam dušika u biljkama (npr. utjecaj na aktivnost *nitratne reduktaze*), dok su *fitotropini* receptori uključeni u pokrete biljaka, npr. savijanje stabljike prema svjetlosti, pokreti kloroplasta u stanici i otvaranje/zatvaranje puči.

7.5.2. Svjetlosni stadij (fotoperiodizam)

Nakon *jarovizacije* neke biljke prelaze u svjetlosni stadij gdje su glavni čimbenici razvitka biljaka duljina dana i noći. Svjetlost ne mora neposredno utjecati na točke rasta biljke, već lišće mora biti izloženo određenom svjetlosnom režimu (dovoljan je i jedan list) da bi biljke mogle cvjetati. S obzirom na potrebe u duljini dana za prijelaz u generativnu fazu, sve biljke se dijele na *biljke dugog dana (BDD)*, *biljke kratkog dana (BKD)*, a postoje i *dugo-kratkodnevne biljke (BKD)* (postupno skraćivanje dana), *kratko-dugodnevne (BKDD)* (produljivanje dana) te *dnevno neutralne biljke (DNB)*.

Kritična duljina dana za kratkodnevne biljke je najdulji dan, a za dugodnevne biljke najkraći dan pri kojem cvjetaju. U uvjetima sjevernog umjerenog klimata (16 – 20^h duljina dana) biljke dugog dana najbrže završavaju svjetlosni stadij, a biljke kratkog dana zahtijevaju u južnim područjima 10 - 14 sati dug dan. Kad je nepovoljna duljina dana, biljke reagiraju produljivanjem ili skraćanjem vegetacije.

Dakle, *fotoperiodizam je reakcija biljke na duljinu osvjetljavanja*, tj. na trajanje svjetla i tame unutar 24 sata. Biljke reagiraju i na umjetnu svjetlost, ali ovisno o njenoj kvaliteti. *Fotoperiodička indukcija* je izlaganje biljaka minimumu *fotoperiodički aktivnih ciklusa* (odgovarajuća dužina svjetlosti i tame unutar 24 sata) što nakon toga omogućava cvjetanje biljaka u uvjetima nepovoljne duljine dana. Minimumi fotoperiodički aktivnih ciklusa razlikuju se za pojedine biljne vrste i kultivare.

Mehanizam djelovanja duljine dana na biljku uglavnom se objašnjava djelovanjem specifičnih produkata fotosinteze koji kod kratkodnevnih biljaka nisu fotootporni (pogoduje im dulji period tame), a kod biljaka dugog dana postoji otpornost tih

produkata na fotokemijsku transformaciju. *Svijetli dio fotoperiodičkog ciklusa (fotofilna faza)* dijeli se na *osnovni* (nastupa odmah poslije perioda tame) i *dopunski* (produženi dio koji čini dugi dan). U osnovnom dijelu fotofilne faze provodi se nespecifična fotosinteza. Kod biljaka dugog dana specifične fotosintetske reakcije odvijaju se u dopunskom dijelu svijetle faze ciklusa, a u mraku (*skatofilna faza*) prevladavaju enzimatski kontrolirane hidrolize. Biljke kratkog dana specifične fotoperiodne reakcije provode u tami i prekidanje tame, makar i kratkotrajnom svjetlosti, prolongira početak cvjetanja.

Objašnjenje fotoperiodizma endogenim procesima biljke temelji se na zapažanjima da unutar 24 sata u životu biljke postoji *fotofilna faza* (koja inicira cvjetanje) i *skatofilna faza* (koja inhibira cvjetanje). Kod biljaka kratkog dana fotofilna faza nastupa odmah nakon tame, a kod biljaka dugog dana 10 - 12 sati kasnije. Fitokromna teorija utjecaj svjetlosti na cvjetanje pripisuje fitokromu jer *Pr (660)* inicira cvjetanje biljaka kratkog dana, a inhibira cvjetanje dugodnevni biljaka, dok *Pfr (730)* inicira cvjetanje dugodnevni biljaka, a inhibira cvjetanje kratkodnevni.

Hormonalna teorija objašnjava pojavu cvjetanja fiziološkom ulogom *giberelina* (neke dugodneve biljke u uvjetima kratkog dana procvjetaju uz upotrebu giberelina, dok kod drugih ta reakcija izostaje), ali je danas poznato da giberelini utječu na formiranje stabljike kod svih tretiranih biljaka (osovinski rast koji prethodi cvjetanju). Reakcija biljke ovisi i o vrsti giberelina. Sinteza giberelina je intenzivnija u uvjetima dugog dana, i dugodneve biljke pri cvjetanju imaju visok sadržaj giberelina, dok biljke kratkog dana imaju nizak sadržaj giberelina.

Prema nekim autorima na cvjetanje utječe hormon florigen (giberelin + antezin). Mikhail Chailakhyan objašnjava utjecaj duljine dana koncepcijom dvofaznog cvjetanja: a) faza formiranja cvjetnih stabljika (neophodan giberelin) i b) faza formiranja začetak cvijeta (neophodan antezin). Biljke dugog dana ne cvjetaju u uvjetima kratkog dana zbog nedostatka giberelina, a biljke kratkog dana ne cvjetaju u uvjetima dugog dana zbog nedostatka antezina. Kod dugodnevi biljaka kritična je faza koja zahtijeva dugi dan za sintezu giberelina, dok je dužina dan nebitna za drugu fazu. Biljke kratkog dana prvu fazu provode neovisno o uvjetima osvjetljenosti, a drugu provode samo u uvjetima kratkog dana.

7.6. Brzina rasta i biološka ritmika procesa

Krivulja rasta je tipično *sigmoidna krivulja* („S“ oblik) koja vrlo dobro ilustrira početni period sporog rasta (sinteza DNA, RNA i fitohormona), period intenzivnog rasta te period starenja (nakupljanje inhibitora). Rast se može izraziti jednostavnom eksponencijalnom jednačbom:

$$P_1 = P_0 e^{rt} \quad (43)$$

gdje je: P_1 = veličina u datom momentu vremena t , P_0 = veličina u početku rasta, e = baza prirodnog logaritma i r = brzina rasta (može biti eksponencijalna ili proporcionalna).

Budući da biljke rastu neravnomjerno, razlikuju se periodi intenzivnijeg i usporenog rasta kao i periodi potpunog prekida rasta (mirovanje). Kod jednogodišnjih biljaka (*monokarpne vrste*) rast najčešće prestaje sazrijevanjem sjemena ili ploda, ali i kod *polikarpnih vrsta* (višegodišnje biljke) rast se zaustavlja na određeno vrijeme nakon završetka jednog vegetacijskog ciklusa.

Brzina i periodizam rasta povezani su s *ontogenetskim razvitkom biljke* i ovise o genotipu i klimatskim faktorima pa je ritmika rasta jače izražena u umjerenom klimatu negoli u tropima.

Period mirovanja (dormancija) je privremeni prestanak rasta uvjetovan promjenama metabolizma i stanja protoplazme što dovodi do smanjenja intenziteta fizioloških procesa na minimum, a nastupa uslijed agroekoloških uvjeta atipičnih za rast biljnih organa ili cijele biljke, kao što je ljetni sušni periodi ili visoke temperature. U umjerenom klimatu sniženje temperature i smanjen intenzitet svjetlosti također dovode do mirovanja biljaka koje smanjuju aktivnost pojedinih organa (listovi žute i otpadaju).

Tijekom perioda mirovanja rast je vrlo usporen, ali se zato odvijaju kvalitativne promjene o čijim pravilnostima ovisi budući rast i razvitak biljke. Takav period mirovanja je biološko svojstvo biljke koje je stečeno tijekom *filogeneze*.

Razlog prelaska biljke u period mirovanja u našem klimatu najčešće je skraćenje dana pa kako kratak dan prethodi niskim temperaturama, biljke ranije ulaze u period mirovanja i bolje se pripremaju na zimske uvjete (manje izmrzavaju). Za prekid ili za skraćenje perioda mirovanja rabe se različite kemikalije (npr. etilen, kloroform), O_2 i CO_2 , toplina, mehaničke povrede, niske temperature i drugo.

Biljke umjerenog klimata razlikuju se po dubini i trajanju perioda mirovanja, a on ovisi i o uvjetima tijekom ljeta i jeseni. Tako vlažnija jesen i naglašena N-gnojidba prolongiraju period mirovanja, a sušna i topla ljeta te PK-gnojiva ubrzavaju nastup mirovanja.

Faktori koji izazivaju mirovanje biljaka vezani su za duljinu, intenzitet i kvalitetu svjetlosti, visinu temperature, a promjene unutar stanice su povlačenje *plazmodezmi* u stanicu, prekrivanje protoplazme slojem vodonepropusnih lipida i tanina, smanjenje sadržaja nukleinskih kiselina, aminokiselina, auksina i B vitamina.

Mirovanja drvenastih vrsta karakterizira privremeni prekid rasta uz vrlo usporen ili pak zaustavljen metabolizam. Do početka listopada u pupovima su formirani svi cvjetni dijelovi, a vegetativni pupoljci sadrže lišće. Tijekom zime stabla ne rastu, ali su tkiva živa i stanice rastu i polako se diferenciraju. Pojavom povoljnih uvjeta za rast u proljeće, neki pupoljci će se razviti u izdanke ili cvijeće, a drugi mogu ostati uspavani. Pupiljci voćaka proći će kroz nekoliko faza mirovanja, a biljna fiziologija trenutačno opisuju mirovanje u četiri faze.

Para uspavanost (para dormancija) događa se od sredine do kraja ljeta kada je zaustavljen rast pupoljaka inhibitorima proizvedenim u lišću i vršnim pupovima. Para uspavanost aksilarnih (pazušnih) pupova često se može prekinuti uklanjanjem lišća duž izdanka (ovu tehniku se može koristiti za oblikovanje bočnih grana (pernata stabala). Primjena promotora rasta (giberelina i/ili citokina) također može izazvati rast pupoljaka. Ponekad aksilarni pupoljci ne miruju i razviju bočne izdanke (sylleptic mladica) što je prilično uobičajeno za breskve, ali rijetko na stablima jabuka.

Endo uspavanost (unutarnja ili prava dormancija) javlja se tijekom zime jer postoji visoka razina inhibitora (apscizinske kiseline; ABA) unutar pupova. Tijekom ove faze mirovanja drveće neće rasti ni u idealnim uvjetima uzgoja. Koncentracija inhibitora smanjuje se nakon izloženosti pupova niskim temperaturama (manjim od 7,2°C), no temperature između 1,6 i 12,5°C u trajanju ~ 1 000 sati zadovoljavaju efekt hlađenja kao preduvjeta endo mirovanja za većinu sorti jabuka, odnosno ~ 800 sati za breskve. Tek kada je ispunjen uvjet hlađenja za zimsko mirovanje voćaka, razina inhibitora unutar korijena je dovoljno niska da rast može započeti kada ekološki uvjeti budu prikladni za rast.

Eko uspavanost (ekološka dormancija) javlja se zimi, obično sredinom siječnja, nakon što je uvjet hlađenja voćaka bio zadovoljen. Naime, stabla ne rastu jer uvjeti nisu prikladni, te je tijekom „tople“ zime moguć prekid ekološkog mirovanja.

Apikalna dominacija je vrsta para uspavanosti jer je rast pazušnih pupova spriječen vršnim pupom. Naime, aksilarni pupoljci na voćkama obično ostaju uspavani tijekom duljeg razdoblja u kojem glavni izdanak raste. Mehanizam apikalne dominacije poznat je više od 80 godina, ali pojedinosti još nisu potpuno razjašnjene, premda se zna da je izazvana odnosom inhibitora i promotora rasta. Rast aksilarnih pupova inhibira visoka

koncentracija auksina proizvedenih u vršnom pupu koji se premješta na niže pod utjecajem gravitacije, tako da su koncentracije auksina najviše u blizini vrha. Promotori rasta (citokinini i giberelini) proizvedeni su u korijenu i kolanjem sokova kod prekida eko dormancije transportiraju se u vršne izboje (mladice) te se rast aksilarnih pupova može pojaviti na donjem dijelu mladica gdje je koncentracije inhibitora relativno niska, a koncentracija promotora relativno visoka.

Uklanjanjem vršnog pupa ili izrezivanjem prstena kore ispod njega, prekida se apikalna dormancija čime se nekoliko pupova ispod vrha počnu razvijati uz pojavu bočnih izboja. Ponekad se apikalna dominacija može prevladati prskanjem izdanaka s promotorima (giberelina i/ili citokinina) neposredno prije cvatnje.

Za razliku od većina umjerenih drvenastih vrsta, jabuka i kruške, ali i neke druge drvenaste vrste porodice Rosaceae, nisu osjetljive na duljinu dana (fotoperiod) te nemaju alternativni sezonski signal za kontrolu mirovanja. Njihovo zimsko mirovanje vezano je isključivo za nisku temperaturu ($< 12^{\circ}\text{C}$), bez obzira na duljinu dana, te je jesenski sindrom (prestanak rasta, stvaranje ljuske pupova, otpadanje lišća i indukcija mirovanja) isključivo odgovor na nisku temperaturu. Potrebno je najmanje 6 tjedana, odnosno $\sim 1\ 000$ sati za jabuke na temperaturama $< 7,2^{\circ}\text{C}$ da bi se prekinulo zimsko mirovanje i započeo rast.

Tijekom mirovanja istovremeno dolazi do promjene u sadržaju vode voćaka, dinamici ugljikohidrata i hormonskoj ravnoteži. Voda je važna za transport hraniva i premještanje asimilata, metabolizam i osmotski regulirane procese. Recentna istraživanja o ulozi vode u fazi mirovanja drvenastih vrsta pokazala su važnost vode na gubitak hidraulične vodljivosti ksilema (embolija) i na promjenu odnosa između slobodne i vezane vode. I u stresnim uvjetima ta je važnost jako naglašena.

Nakon blage zime viša je stopa nerazvijenih cvjetova (abortiranja cvjetnih pupoljaka) i loša sinkronizacija cvjetanja, dakako uz niži prinos (kruške u južnom Brazilu i Japanu).

7.7. Biološki sat

Biološki sat (biološka ritmika) označava periodično protjecanje životnih procesa biljke, a proučavanjem tih pojava bavi se *bioritmologija* (*biokronometrija*). *Kronobiologija* izučava sposobnost razlikovanja doba dana ili noći bez percepcije sunčevog zračenja te svjetlost ima značajne učinke u vremenskom smislu što se označava kao *cirkadijski sat*

(*cirkadijalni ritam*). Ako su biljke neprestano pod istim uvjetima osvjetljenosti, cirkadijalni ritam se poremeti i varira između 21 i 27 sati.

Za biljke su najznačajni sljedeći biološki ritmovi na Zemlji: *sunčani period* (24 sata - smjena dana i noći), *mjesečev periodi* (24,8 sati - plima i oseka), *sinodički mjesečni period* (29,5 dana, obuhvaća 4 mjesečeve mjene).

Biološku ritmiku karakterizira valovitost ponavljanja procesa. *Ciklus* je period između istih stanja, a sadrži *maksimum* i *minimum*. *Amplituda* je razlika između *maksimuma* i *minimuma*, a *frekvencija* je broj perioda u jedinici vremena.

Biološka ritmika rezultat je promjene čimbenika vanjske sredine: temperature, osvjetljenosti, relativne vlažnosti itd., a s obzirom na ovisnost o tim promjenama, biološki ritmovi se dijele na *egzogene* (potpuna ovisnost o vanjskim faktorima) i *endogene* (stalni optimalni uvjeti vanjske sredine uz učestalost 2 000 ciklusa s^{-1} do 1 ciklus god^{-1}). Prve endogene ritmove kod biljaka ustanovio je *De Meran* prije 200-tinjak godina.

Biološki sat zapravo funkcionira u svakoj stanici, ali mehanizam rada i čvrsta povezanost s fiziološkim procesima još nije potpuno jasna. Naime, biljke nemaju centralni upravljački mehanizam bioritmike pa npr. istom promjenom osvjetljenja induciraju se različiti ritmovi dva susjedna lista. Pretpostavlja se da je mehanizam biološkog sata unutarstanični, a njegovo djelovanje pokušava se objasniti fizikalno, kemijski i biološki. U prilog fizikalnom objašnjenju govori periodična izmjena stanja makromolekula. Brzina biokemijske enzimatske reakcije također je periodično promjenljiva, ali se princip rada biološkog sata ne može svesti na to jer frekvencija ritma vrlo malo ovisi o temperaturi pa se stoga smatra da je mehanizam bioloških ritmova fizikalne osnove, dok neki autori smatraju da je mehanizam ritmike isključivo biološke prirode.

Rad bioloških satova u biljnim organizmima mogli bi kontrolirati i biokemijski procesi u stanici, jer su subcelularna i makromolekularna struktura prilagođene međumolekularnom i unutar-molekularnom prijenosu energije, a na smanjivanje energije reaguju snižavanjem metabolizma i općenito slabijom aktivnošću. Također, neki autori navode da u mehanizmu bioloških satova sudjeluju nukleinske kiseline. U novijim istraživanjima proces dnevne periodičnosti objašnjava se odnosom između difuzije produkata metabolizma i procesa njihove biosinteze. Kao nositelji procesa navode se proteini, ali i fitokromi.

7.8. Pokreti biljaka

Pokreti biljaka mogu biti *inducirani* ili *paratonični* (rezultat su utjecaja vanjske sredine) i *autonomni* ili *spontani* (pokreti koji su posljedica procesa unutar biljke). Smjer gibanja biljaka može biti pozitivan (usmjeren prema izvoru podražaja) ili negativan (usmjeren suprotno od izvora podražaja).

Inducirani pokreti sastoje se iz povezanih reakcija:

- *suscepcija* – primanje podražaja iz vanjske sredine
- *percepcija* – promjene u protoplazmi koja postaje podražena
- *reakcija* – pokreti.

Vrijeme između *suscepcije* i *reakcije* je *reakcijsko vrijeme* (nekoliko minuta do nekoliko sati). *Prezentacijsko vrijeme* je minimalno trajanje podražaja da bi došlo do reakcije (npr. kod *geotropizma* 2 - 3 minute).

Inducirani pokreti dijele se na *tropizme*, *nastije* i *taksije* (lokomotorni pokreti kod nižih jednostaničnih biljaka).

Tropizmi su pojava izmjene pravca rasta organa u prostoru, tj. pokreti uvjetovani pravcem podražaja. Tropizmi mogu biti reakcija na svjetlosni podražaj (fototropizam), gravitaciju (geotropizam), mehanički podražaj (tigmotropizam) i kemijski podražaj (kemotropizam).

Geotropizam (*gravitropizam*) označava pokrete biljaka izazvane utjecajem gravitacije, a reakcije biljke mogu biti pozitivne (u pravcu gravitacije) i negativne (u suprotnom pravcu). *Lateralna geotropna reakcija* je kada pravac kretanja organa biljke zatvara određeni kut s pravcem gravitacije. Organi s geotropnom reakcijom mogu biti: *ortogeotropni* (*paralelotropni*) kada je os organa paralelna s gravitacijom, odnosno, u pravilu, stabljika je *negativno ortogeotropna*, a korijen *pozitivno*; *platogetropni* (*plagiotropni*) kada je os organa pod određenim kutom (pozitivan plagiotropizam je 0 - 90 °, a negativan za 90 - 180 °); *diageotropni* kad su organi pod kutom od 90 °.

Na sposobnost geotropnih reakcija utječe anatomsko-morfološka struktura organa, stoga je glavni korijen *ortogeotropan* (radijalno simetričan), a plagiotropna reakcija obično je povezana s *dorzoventralnom strukturom organa* (leđno/trbušni izgled organa). Geotropno neaktivni organi (cvati, plodovi, grane) zauzimaju položaj pod utjecajem vlastite težine.

Geotropni pokret ostvaruje se nejednakim porastom suprotnih strana organa. Postoje dvije hipoteze za primanje podražaja gravitacijske sile. To su *teorija električnih reakcija* u stanici i *teorija „statolita“* koja se zasniva na taloženju škrobnih zrnaca (*amiloplasti*) u najnižim dijelovima pojedinih stanica (*stanice-statocisti*) (Slika 78.).

Fototropizam (heliotropizam) označava rast biljaka prema izvoru svjetlosti (*pozitivan fototropizam*) ili od izvora svjetlosti (*negativan fototropizam*). Fototropski pokreti rezultat su nejednakog rasta suprotnih strana biljke u odnosu na izvor svjetlosti. Prijem svjetlosnog nadražaja obavljaju različiti organi (lisne peteljke, vrhovi koleoptile gdje je najosjetljivija vršna zona 0,25 mm i dr.). Ukoliko svjetlost iste jačine dolazi s dvije ili više strana, biljka neće reagirati.

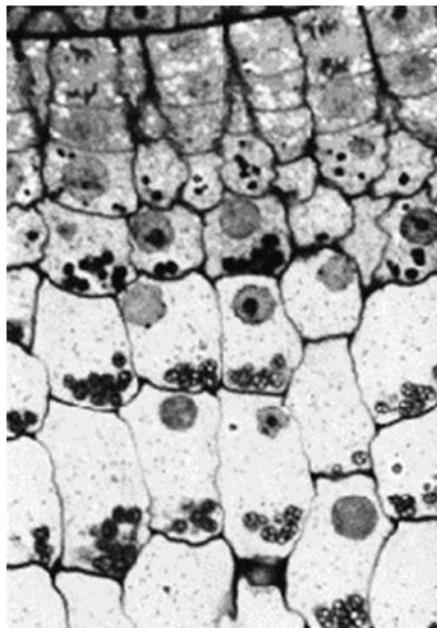
Kemotropizam označava pokrete izazvane utjecajem kemijskih spojeva na biljke i može biti pozitivan ili negativan. *Kemotropne reakcije* pokazuje klijanje polena, rast polenove cjevčice, rast korijena. *Hidrotropizam* je uvjetovan razlikama u vlažnosti, a odnosi se posebice na korijen. *Haptotropizam* je uvjetovan dodiranjem, a *haptotropnu reakciju* pokazuju lisne peteljke, zračno korijenje, stabljike, cvati i posebice vitice.

Tigmotropizmi su gibanja potaknuta mehaničkim podražajima, odnosno dodiranjem. Neke klice, posebice ukoliko su etiolirane, reagiraju na dodir savijajući se u stranu koja je dodirnutu. Ova vrsta gibanja stabljike prisutna je kod slaka, dragoljuba, graška.

Magnotropizam je rast korijena u pravcu južnog pola Zemlje (na sjevernoj hemisferi) ili umjetnog magneta. Pri povredama biljaka dolazi do *traumotropizma* (električna struja izaziva *elektrotropizam*).

Nastije su pokreti biljaka izazvani promjenama intenziteta različitih vanjskih čimbenika.

Termonastije su izazvane promjenom temperature, npr. cvjetovi reagiraju zatvaranjem ili otvaranjem (šafiran, tulipan).



Slika 78. Izgled i smještaj amiloplasta kao statolita

Fotonastije su pokreti uvjetovani promjenom intenziteta svjetlosti. U većini slučajeva jača svjetlost otvara cvjetove, a slabija ih zatvara.

Niktinastije su pokreti organa biljke vezani za ritmičnost dana i noći (posebice reagiraju listovi leguminoza).

Haptonastije i *kemonastije* su pokreti izazvani dodiranjem ili kemijskim sredstvima.

Seizmonastije su pokreti izazvani mehaničkim podražajem, ali se reakcija ostvaruje varijacijom turgora (mimoza). Ustanovljena je izuzetno visoka aktivnost ATP-aze kod mimoza i stabljike zobi tijekom pokreta biljke te se ovi pokreti povezuju s transformacijom ATP-a.

Taksije su pokreti uzrokovani podražajima okolišnih čimbenika (svjetlosni podražaj – *fototaksije*, kemijski podražaj – *kemotaksije*, mehanički podražaj – *tigmotaksije*, podražaj izazvan gravitacijom – *geotaksije*, temperaturni podražaj – *termotaksije*).

Autonomni pokreti ili nutacije nastaju uslijed nejednakog rasta različitih strana organa biljke, pri čemu je uzrok u biljci, a ne u vanjskoj sredini. Kružni pokreti vršnih dijelova nekih organa (vitice) nazivaju se *circumnutacije*, a izvode ih povijuše koje se obavijaju uglavnom ulijevo, a rjeđe udesno (hmelj). U autonomne pokrete ubrajaju se još *varijacijski pokreti* čiji je uzrok promjena turgora. To su često najbrži i najuočljiviji pokreti.

7.9. Fiziološki aktivne tvari

Fiziološki aktivnima smatraju se sve tvari koje u određenim uvjetima stimulacijski ili inhibicijski djeluju na fiziološko-biokemijske procese u biljci što rezultira prvo metaboličkim promjenama, a zatim i morfološkim. Prema djelovanju, fiziološki aktivne tvari mogu biti *hormoni rasta* (*regulatori* ili *stimulatori rasta*) koji ubrzavaju procese rasta, *inhibitori rasta* koji zadržavaju proces rasta, *defolijanti* koji izazivaju otpadanje lišća, *desikanti* (izazivaju sušenje biljaka), *herbicidi* (uništavaju korove) itd. Endogene fiziološki aktivne tvari neophodne su za život biljke (*heteroauksin*, *vitamin*), ali to mogu biti i sintetske tvari (egzogene) koje utječu na promjene metabolizma.

Ovisno o koncentraciji, količini i drugim uvjetima neke tvari mogu biti *stimulatori* ili *inhibitori*. Mehanizam djelovanja fiziološki aktivnih tvari objašnjava se kroz promjene enzimatske aktivnosti, disanja, fotosinteze, te usvajanja, kretanja i transformacije asimilata i drugih tvari.

Biljni hormoni (fitohormoni) su male organske molekule sintetizirane u biljci (premda mogu biti primijenjeni i kao egzogene tvari), djeluju u malim koncentracijama ($< 10^{-6}$ M) i potpomažu ili inhibiraju rast i razvitak.

Stimulacija fiziološki aktivnim tvarima može ponekad narušavati normalne fiziološko-biokemijske procese u biljci, pri čemu je pojačan metabolizam reakcija biljke usmjerena k neutralizaciji djelovanja toksičnih tvari i povratku na normalan metabolizam. U povećanim dozama te tvari više ne djeluju na opisan stimulacijski način, već dolazi do znatnijeg narušavanja metabolizma, odnosno *inhibicije* koja se neutralizira samo padom koncentracije toksične tvari.

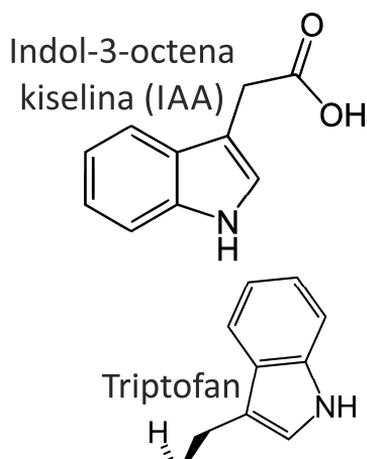
Fitohormoni su, dakle, regulatori procesa rasta i razvitka, a dijele se u 5 grupa: *auksini*, *giberelini*, *citokinini*, *apscizinska kiselina (ABA)* i *etilen*. Za razliku od životinjskih hormona (čiji je broj znatno veći), kod fitohormona se mjesto sinteze i djelovanja ne može uvijek jasno razlikovati. Biljni hormoni imaju relativno malu specifičnost jer veliki broj djeluje slično, a to ovisi o vrsti i koncentraciji hormona, fiziološkom stanju biljnog tkiva i uvjetima vanjske sredine.

Sintetičke fiziološki aktivne tvari koje djeluju slično, ali su različite kemijske strukture, najčešće se nazivaju *biljni regulatori rasta*.

7.9.1. Auksini

Auksini su hormoni koji djeluju stimulacijski na rast i razvitak biljaka. Prekursor auksina je aminokiselina triptofan, a najznačajniji auksin je *indol-3-octena kiselina (IAA)* (slika 79.). Ostali indolni auksini koji mogu stimulirati rast biljaka su *indol-3-mliječna kiselina*, *indol-3-pirogroždana kiselina*, *indol-3-etanol* itd. U nezrelom sjemenu graha pronađen je auksin *4-klorindol-3-octena kiselina*, a neindolni auksini su *feniloctena kiselina* (suncokret, duhan), *sitosterol* (klica zrna pšenice) itd. Novija istraživanja pokazuju da steroli imaju ulogu u otpornosti biljaka na više različitih stresova (suša, soli, toplina, hladnoća, hipoksija, pesticidi, teški metali).

Sintetizirani auksini su indol-3-propionska kiselina, naftiloctena kiselina, 2,4-diklorfenoksiocetena kiselina (2,4-D), 2,4,5-triklorfenoksiocetena kiselina (2,4,5-T) itd. 2,4-D, 2,4,5-T i α -naftalenocetena kiselina (NAA) imaju



Slika 79. Kemijska struktura auksina

izraženo djelovanje na dvosupnice, pa se u većim dozama koriste i kao herbicidi.

Najveća koncentracija auksina je u vrhovima rasta (apeksima) gdje se i sintetiziraju, a ima ih i u zametku. Auksini se iz vrhova rasta transpotiraju *bazipetalno* (prema dolje), a smatra se da je taj transport aktivan (uz pomoć *permeaza* u protoniranom obliku IAAH) jer je brži od obične difuzije i odvija se nasuprot gradijentu koncentracije. Transport auksina blokira *NPA* (*naftilalamična kiselina*), *TIBA* (*trijod benzojeva kiselina*) i *flavonoidi*.

Uloga auksina zapaža se u:

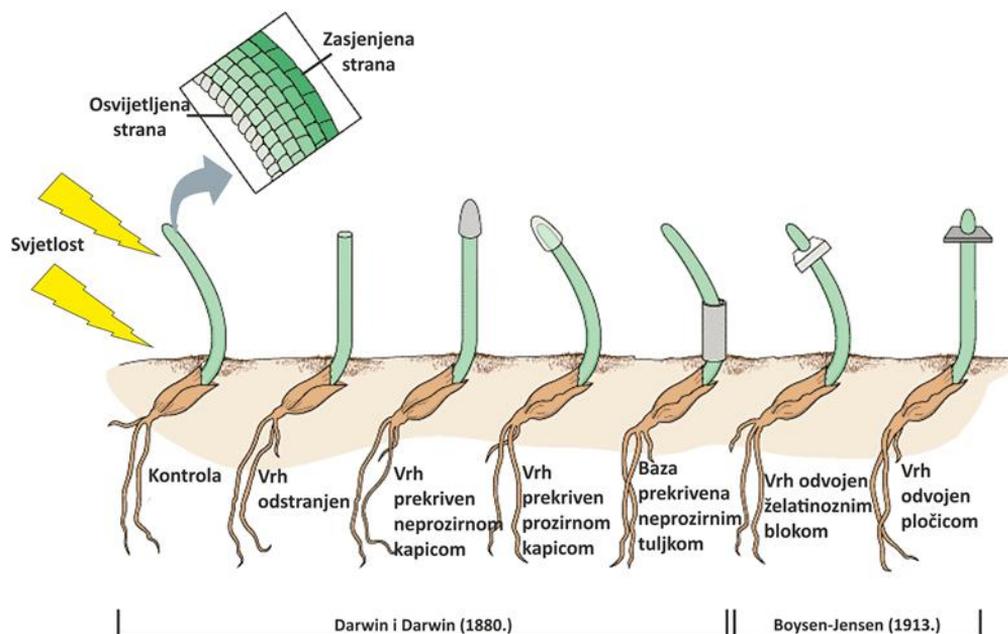
- izduživanju stanica i diferencijaciji (posebno stanica ksilema i floema)
- *diobi stanica* (npr. proljetna sinteza auksina regulira diobu kambija, odnosno sekundarni rast u debljinu)
- *apikalnoj* (vršnoj) *dominaciji* - auksini koji se proizvode u vršnom pupu sprječavaju razvoj bočnih izdanaka. Odstranjivanjem vršnog pupa, prestanak auksinske inhibicije omogućuje jednom bočnom pupu početak rasta i sintezu auksina koji inhibiraju rast ostalih bočnih pupova
- stimulaciji cvjetanja (npr. Bromeliaceae)
- stimulaciji formiranja adventivnog korijenja i partenokarpiji (zametanje plodova bez sjemena)
- inhibiciji rasta glavnog korijena
- sinhronizaciji sazrijevanja i otpadanja plodova (preko stimulacije sinteze etilena)
- *tropizmima* (pokreti biljaka), npr. *geotropizam* (*gravitropizam*), *fototropizam*.

Simbiotske bakterije iz roda *Rhizobium* nakon stvaranja kvržica sintetiziraju auksine i druge hormone koji utječu na biljku domaćina, a tu sposobnost imaju i neke mikorizne gljive.

Istraživajući pojavu fototropizma, Charles Darwin uočio je kako ne dolazi do savijanja koleoptile ukoliko se ukloni vrh koleoptile ili ukoliko je koleoptila pokrivena neprozirnom kapicom, dok će do savijanja koleoptile doći ukoliko je pokrivena prozirnou kapicom. Boysen Jensen je, nekoliko desetaka godina poslije, zaključio kako je savijanje koleoptile rezultat neproporcionalnog produžnog rasta (rast u sjeni je jači). Postavljajući želatinozne blokove i neprozirne pregrade od pločica liskuna, zaključio je da tvar koja potiče rast može proći kroz želatinozni blok, ali ne može proći kroz nepropusnu pločicu liskuna (Slika 80.).

Regulacija viška sadržaja auksina provodi se njihovom inaktivacijom procesa *razgradnje* (*auksinoksidaza* - ireverzibilno), *vezivanja* (*konjugacija*) s *aminokiselinama* (asparaginska) i *šećerima* (glukoza) te *vezanja s makromolekulama*. Vezivanje auksina

je reverzibilno i nakon hidrolize odvaja se iznova aktivan auksin. Koncentracija auksina ovisi o vrsti tkiva biljke, a kreće se od 10^{-4} do 10^{-8} mola.

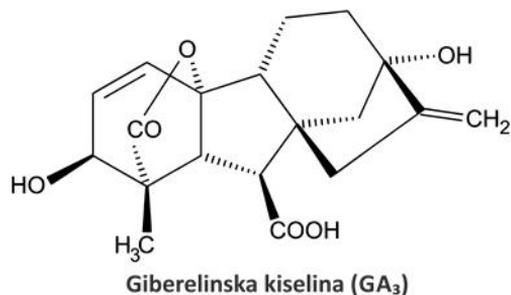


Slika 80. Fototropne reakcije koleoptila na svjetlost

7.9.2. Giberelini

Giberelini su otkriveni 1926. god. (*Kurosava*) u Japanu kao tvari koje izdužuju stabljiku riže (*bakanaebyo*, odnosno „*glupe sadnice*“) zaražene askomicetom *Giberella fujikuroi* (*Fusarium moniliforme*) te je novootkrivena grupa aktivnih tvari nazvana *giberelini*. Tek 1954. otkriveni su giberelini i u višim zdravim biljkama u nezrelom sjemenju i plodovima.

Po kemijskom sastavu giberelini (Slika 81.) su *diterpenoidi*, prekursor im je *mevalonska kiselina*, a sastoje se od četiri *izoprenska ostatka* koji tvore prstenove A, B, C i D. Giberelini se međusobno razlikuju po nezasićenim vezama u *A prstenu*, po rasporedu hidroksilnih i broju karboksilnih grupa te po broju C-atoma (19 ili 20). Razgradnja prstena A ili B inaktivira giberelin. Gibereline (danas ih je poznato više od



Slika 81. Kemijska struktura giberelina

50) i njima slične tvari mogu sintetizirati i mikroorganizmi (gljive, alge, bakterije), a najviše giberelina sadrže mladi listovi i plodovi te meristemi.

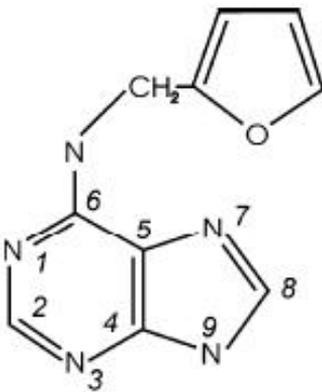
Najvažniji fiziološki efekti giberelina ogledaju se u:

- izduživanju biljaka
- neutralizaciji potrebe za dugim danom ili niskom temperaturom u cvjetanju
- kontroli aktivnosti mitoze meristema
- sintezi α -amilaze i aktivnosti pojedinih enzima pri klijanju
- razvitku ploda i partenokarpiji (posebno GA_4 i GA_7)
- utjecaju na izgled, broj i morfologiju listova
- ubrzanju rasta korijena i stabljike (kod nekih biljaka i cvjetanje i donošenje ploda)
- sekundarno utječu na biokemijske procese (slabija aktivnost auksinoksidaze, enzimatska aktivnost u aleuronu, više vodotopivog a manje proteinskog N itd.).

7.9.3. Citokinini

Citokini su tvari koje stimuliraju *citokinezu*, tj. diobu stanica i kontroliraju sintezu proteina. To je vjerojatno razlog što mogu odgoditi starost klorofila i odgoditi sazrijevanje biljaka. Praktično se koriste zajedno s auksinima za inicijaciju vršne

dominantnosti, prekid dormantnosti i razvoj bočnih ogranaka. Citokini djeluju u vrlo niskim koncentracijama $< 4 \mu M$.

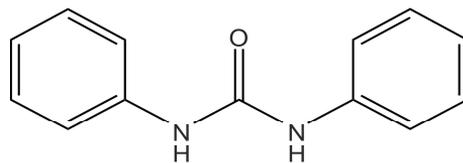


Slika 82. Kemijska struktura kinetina

Najpoznatiji je *kinetin* (Slika 82.), premda ih je danas poznato 40-ak. U citokinine spadaju derivati *purina*, *pirimidina* i *adenina*, stoga se mogu smatrati modificiranim bazama RNA. Poznati citokinini su *zeatin*, *metiltiozeatin*, *kinetin*, *benziladenin*, *difenilurea* (Slika 83.). Citokinini su otkriveni tek 1956. god. (*Skoog i Miller*).

U kemijskom pogledu citokinini su produkti *6-aminopurina* gdje je šesti C-atom zamijenjen purinskim prstenom. Citokini, kao derivati *purina*, mogu se sintetizirati iz serina, tirozina ili adenina. Grade neaktivne *konjugate* sa šećerima (*glukoza*, *riboza*) i aminokiselinama (*alanin*).

Neki derivati uree imaju svojstva citokinina (npr. difenilurea, tidiazuron (TDZ)), ali postoje i kemijski spojevi koji su antagonisti citokinina (npr. 8-azaguanin, 4-cyclopentylaminopterin), koji se mogu i praktično rabiti u blokadi citokinina. Također, kombinacija auksina i citokinina otvara mogućnost bolje regulacije diobe i diferencijacije stanica, odnosno aktivnost meristema, posebice korijena.



Slika 83. Kemijska struktura difeniluree

Najvažnija fiziološka uloga citokinina je:

- stimuliraju klijanje sjemena
- stimuliraju diobu stanica
- sudjeluju u diferenciranju meristemskih (*totipotetnih*) stanica i formiranju organa pri čemu je važan omjer između auksina i citokinina
- reguliraju promet tvari organa koji više ne rastu (sprečavaju gubitak klorofila)
- reguliraju rast i dotok asimilata u plodove i lišće
- utječu na rast vrha korijena
- utječu na sintezu RNA u stanicama
- povećavaju otpornost biljaka na visoke i niske temperature, na gljivična oboljenja i intenziviraju transpiraciju
- produljuju vegetaciju (odlaganje starenja)
- utječu na proliferaciju stanica u kulturi tkiva.

Visoka koncentracija citokinina je u sjemenu (npr. endosperm kukuruza) i plodovima (duhan, grah, rajčica), sintetiziraju se u vrhu korijena te mladim izdancima, a premještaju se *akropetalno* ksilemom (postoji i *bazipetalno* premještanje floemom). Citokinini sjemena i plodova slabo su pokretljivi.

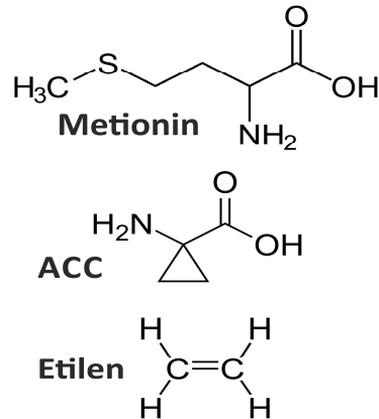
7.9.4. Etilen

Etilen (C₂H₄) (Slika 84.) se također smatra univerzalnim regulatorom jer utječe na rast i razvitak biljaka. Vrlo rano je pronađen u plodovima u fazi sazrijevanja, a kasnije i u vegetativnim organima. Etilen je produkt biljnog metabolizma (samo kod viših biljaka i gljiva) i djeluje kao hormon, uglavnom na mjestu sinteze. Polazne tvari za sintezu etilena mogu biti *metionin*, *alanin*, *etionin* i *linoleinska kiselina*, a sintezu stimuliraju auksini.

Fiziološka uloga etilena je:

- može usporiti brzinu rasta
- inhibira izduživanje, a stimulira debljanje stabljike
- sprječava asimetrični transport auksina i tako narušava fototropizam i geotropizam
- kontrolira procese otpadanja listova, cvjetova i plodova, te sazrijevanje plodova (razvojem ploda raste koncentracija etilena).

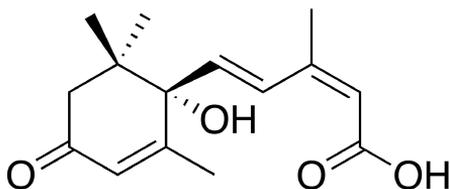
Istraživanja su pokazala da etilen ima važnu ekološku ulogu i da tvorba etilena u biljkama brzo raste kada je biljka izložena otrovnim kemikalijama, temperaturnim ekstremima, suši, anaerobiozi, napadu patogena ili biljojeda i drugim stresovima. Povećana proizvodnja etilena može ubrzati gubitak lišća i plodova oštećenih različitim stresnim situacijama i djelovati kao signal napada biljojeda ili bolesti i tako aktivirati obrambene mehanizme, uključujući proizvodnju molekula toksičnih za štetnika. Etilen se komercijalno upotrebljava za sinhronizaciju cvjetanja i oplodnje ananasa, za ubrzavanje otpadanja cvjetova i plodova, za ubrzavanje dozrijevanja plodova rajčice i jabuke, itd.



Slika 84. Prekursori etilena i njegova kemijska struktura

7.9.5. Prirodni inhibitori

Prirodni inhibitori su biljne tvari koje inhibiraju procese rasta, a uglavnom su to *fenolni* i *terpenoidni* spojevi. Nalaze se u organima u mirovanju, ali i u onima koji rastu. Najpoznatiji biljni hormon inhibitor je *apscizinska kiselina* (*apscizin*, *dormin*, *ABA*). Otkrivena je relativno kasno (Bennet-Clark i Kefford, 1953.), a struktura ABA-e poznata je od 1965. godine ($C_{15}H_{20}O_4$, *seskviterpen* iz 3 *izoprenske jedinice*, Slika 85.). Biosintetiza apscizinske kiseline odvija se u kloroplastima lista na dva moguća načina: direktno iz *mevalonske kiseline* ili raspadom *karotenoida* (*violaksantina*).



Slika 85. Kemijska struktura ABA

ABA se u biljci može razgraditi do *fazeolinske kiseline* ili inaktivirati *trans-izomerizacijom*, odnosno s glukozom tvori inaktivan ester (*konjugacija*). Za pravilan rast i razvoj važna je ravnoteža stimulatora i inhibitora rasta u

relativnom odnosu koji odgovara određenim fazama razvitka.

Fiziološka uloga ABA-e je:

- ubrzava otpadanje plodova i listova (apscizija)
- inducira i produžava mirovanje gomolja i izdanaka
- inhibira klijanje produženim mirovanjem sjemena (dormantnost sjemena)
- inhibira cvjetanje dugodnevnih biljaka u uvjetima kratkog dana
- sinteza ABA-e poboljšava vodni režim biljke snižavanjem transpiracije i povećanjem propustljivosti korijena za vodu
- povećana razina ABA-e dovodi do ubrzavanja starenja lišća i do zakržljalosti mladog ploda i pupoljaka
- mirovanje nekih embriona posljedica je inhibirajuće količine ABA-e.

Fiziološki mehanizam djelovanja ABA-e funkcionira preko promjene propustljivosti plazmatičnih membrana, inhibicije sinteze proteina i regulacije gena (transkripcija). Apscizinska kiselina vjerojatno potiče tvorbu zimskih pupoljaka i uspavane pupoljke zaustavlja u rastu tijekom zime, blokira učinke giberelina (koji potiču rast i istežanje pupoljaka), potiče starenje (suprotno auksinima) i ima važnu ulogu u dormantnosti sjemena (antagonizam s giberelinima). Također, ABA je važna za kontrolu otvaranja i zatvaranja puči.

7.9.6. Retardanti

Retardanti su tvari koje utječu na rast biljaka, klijanje i fiziološko-biokemijske procese uopće, a dobivaju se uglavnom sintetskim putem. Veći utjecaj imaju na dvosupnice.

Osnovna fiziološka uloga retardanata je:

- usporavaju diobu i rast stanica
- smanjuju izduživanje nadzemnog dijela
- inhibiraju rast korijena
- utječu na formiranje i veličinu cvijeta i vrijeme cvjetanja
- smanjuju količinu suhe tvari biljke, ali i merkantilni prinos
- povećavaju otpornost na visoke i niske temperature, promjenu pH-vrijednosti i koncentraciju soli
- utječu na aktivnost enzima, sintezu organske tvari itd.

Važniji retardanti su *klorkolinklorid* ili *cikocel* (CCC) koji se naziva i *antigiberelin* jer inhibira stimulacijsko djelovanje giberelina. CCC skraćuje stabljiku i povećava njenu mehaničku otpornost te se rabi za sprječavanje polijeganja strnih žita (taj efekt antagonistički može poništiti i manja koncentracija *giberelina* ili *indolactene kiseline*), kod vinove loze skraćuje internodije i povećava urod, ali je kvaliteta vina i grožđa lošija.

7.9.7. Ostale fiziološki aktivne tvari

Na fiziološke procese utječu i različite organske kiseline i njihovi derivati koji mogu stimulirati rast, inhibirati klijanje ili čak djelovati kao totalni herbicidi. Fiziološki su aktivni: *monokloroctena kiselina*, *trikloroctena kiselina*, *benzoeva kiselina*, *fenilalilkarbonska kiselina*, *jantarna*, *adipinska*, *glutaminska kiselina* i dr. Tretiranjem sjemena ovim aktivnim tvarima može se u nekim slučajevima povećati prinos i njegova kvaliteta.

Također, poznato je herbicidno djelovanje nekih aldehida i ketona (*heksakloraceton*, *hidrokinini*, *oktani*). Neki *amini* mogu biti selektivni herbicidi; *alkaloidi* i *glikozidi* mogu biti inhibitori, ali i stimulatori; plinovi *propilen*, *butilen*, *acetilen* i *ugljkov monoksid* i dr. mogu djelovati na ubrzano sazrijevanje plodova i na pojačano disanje.

Brasinosteroidi imaju fiziološke učinke kao istežanje, mitoza, savijanje stabljike, razvitak vaskularnih tkiva, odgođeno starenje, polarizacija membrana i dr. Različiti ekološki signali mogu izazvati akciju brasinosteroida.

Biljne stanice sadrže brojne složene ugljikohidrate, npr. oligosaharide koji, kao komponente stanične stijenke, djeluju poput signalnih molekula i nazivaju se *oligosaharini*. Kod napada patogena, stanične stijenke otpuštaju oligosaharine koji signaliziraju njihov napad i dovode do obrane. Drugi oligosaharini inhibiraju auksine i utječu na organogenezu i formiranje korijena u kulturi tkiva.

7.10. Alelopatija

Međusobni odnosi između biljnih vrsta uspostavljaju se putem specifičnih kemijskih supstanci, većinom *sekundarnih metabolita*, koje biljke sintetiziraju i izlučuju u okolinu. Ta pojava, koja se naziva *alelopatija*, javlja se između različitih vrsta „divljih“ i „kulturnih“ biljaka, ali postoji i u odnosu prema mikroorganizmima. Djelovanje spomenutih kemijskih supstanci mijenja karakter i intenzitet fiziološko-biokemijskih procesa u biljkama, kao što su klijanje, rast, mineralna ishrana, fotosinteza i disanje.

Alelokemikalije su sekundarni metaboliti s više funkcija koji štite biljke od različitih biotskih i abiotskih stresova okoliša. Na produkciju i transport alelopatičkih tvari jako utječu okolišni uvjeti, posebice temperatura, svjetlost, vlažnost tla ili status ishranjenosti biljke.

Unazad nekoliko godina uspješno se provode eksperimenti s alelopatskim tvarima dobivenim ekstrakcijom iz različitih biljaka, uglavnom lišća, npr. suncokreta (*Helianthus annuus*), sirka (*Sorghum bicolor*), raži (*Secale cereale*), pšenice (*Triticum aestivum*), ječma (*Hordeum vulgare*), zobi (*Avena sativa*), riže (*Oryza sativa*) i dr.

Značaj *alelopatije* može se promatrati sa stanovišta kruženja fiziološki aktivnih tvari u prirodi. U tom kruženju uočavaju se tri faze:

- sinteza specifičnih kemijskih supstanci u biljci i izlučivanje u vanjsku sredinu korijenom ili drugim biljnim organima (biljke također mogu izlučivati određene intermedijere, odnosno prekursore za određene aktivne tvari čija se sinteza odvija u vanjskoj sredini)
- nakupljanje, transformacija i kemijska reakcija izlučenih supstanci s različitim komponentama u vanjskoj sredini u što se ubrajaju metaboliti mikroorganizama kao i heterotrofnih organizama
- usvajanje izlučenih ili nastalih aktivnih tvari od strane istih ili drugih biljaka i njihovo fiziološko djelovanje.

Kemijske strukture nekih izlučevina su utvrđene, dok se za velik broj još ne zna kakve su prirode. Iz *mucilaga* (korijenske izlučevine) izoliran je *lepidomoid* (*Na₂-O-ramnopiranozil-4-deoksi-treo-heks-4-enopiranoziduronat*) koji pospješuje klijanje i rast hipokotila *Amaranthus caudatus* L. Također, poznato je da djelovanje auksina poništava *6-metoksi-2-benzoksazolinon*, a alelopatski inhibitorski efekt pokazuje više različitih tvari, npr. *trans-cinamična kiselina*, *benzojeva kiselina*, derivati *apscozinske kiseline*, *kumarin*, *kafeinska kiselina*, *ferulična kiselina* itd. Još uvijek je nedovoljno poznat mehanizam sinteze i djelovanja tih tvari, kao i mogućnosti praktičnog korištenja ove pojave. Ovi nusproizvodi metabolizma uglavnom pripadaju organskim kiselinama, aminokiselinama, alkoholima, fenolnim spojevima, nukleotidima, terpenima, steroidima, kumarinima i dr. Izlučuju se u obliku para, plinova i vodotopljivih komponenti iz korijena i nadzemnih dijelova, a osim na biljke i mikroorganizme, djeluju i na životinje i čovjeka.

Poznato je puno primjera alelopatskih odnosa. Tako orah izlučuje *juglon* koji inhibira rast lucerne, rajčice i krumpira, a u korijenu zobi sintetizira se *skopoletin*, inhibitor fotosinteze suncokreta, duhana i drugih biljaka. Kod krizanteme (*Chrysanthemum*) uočeno je izlučivanje fenolnog spoja koji u tlu ometa rast iste biljne vrste.

Klasifikacija kemijskih tvari koje sudjeluju u alelopatskim odnosima:

- *antibiotici* - inhibitori u međuo odnosima mikroorganizama
- *fitonци* - izlučevine viših biljaka koje djeluju na mikroorganizme
- *marazmini* - izdvajaju ih mikroorganizmi i djeluju na više biljke

- *kolini* - kemijski inhibitori viših biljaka koji djeluju na više biljke.

Na alelopatske odnose između donora i akceptora ovih tvari utječe niz biotskih i abiotskih čimbenika koji reguliraju način i intenzitet njihovog djelovanja. Međusobni utjecaj biljaka putem izlučivanja navedenih tvari može biti izražen kroz stimulaciju, inhibiciju, pa čak i letalno djelovanje.

7.11. Razvitak biljaka i etape organogeneze

Pod razvitkom biljaka podrazumijeva se generativni rast koji obuhvaća tvorbu generativnih organa, oplodnju i razvitak ploda. Prema duljini životnog ciklusa biljke se dijele na:

1. jednogodišnje
 - a. efemere (4 - 6 tjedana) stepske biljke
 - b. jednogodišnje jare (vegetacija od proljeća do jeseni)
 - c. jednogodišnje ozime (vegetacija kraća od 1 godine, ali počinje u jednoj i završava u drugoj godini)
2. dvogodišnje (koje u prvoj godini stvaraju vegetativne, a u drugoj generativne organe)
3. višegodišnje.

Jednogodišnje, dvogodišnje i neke višegodišnje biljke (agava) spadaju u *monokarpne biljke* (jednom u životu daju sjeme ili plod), a u grupu *polikarpnih biljaka* dolaze višegodišnje biljke koje mogu dati plod u 1. (trave), 2. (lucerna), 3. (neko voće) godini ili tek nakon 10 - 30 godina. *Monokarpne* vrste cvjetaju jednom i zatim umiru, a *polikarpne* vrste cvjetaju, vraćaju se u vegetativnu fazu i rastu te ponovo cvjetaju više puta prije umiranja. U određenim uvjetima *monokarpne* biljke mogu postati *polikarpne* ili mogu produljiti život nekoliko godina, ali više ne donose plod. Donošenje ploda ovisi o uvjetima uzgoja.

Smatra se da biljke ne umiru zbog fiziološke starosti, već zbog narušenih funkcija organa prelaskom u generativni stadij razvitka.

Veličina nekih biljnih organa je konačna, tj. određena (npr. organi *zatvorene organizacije* su list, cvjetovi, plodovi), a veličina drugih organa nije konačna i oni rastu stalnom aktivnošću meristema (npr. organi *otvorene organizacije* su korijen, stabljika).

Tijekom razvitka biljka prolazi kroz *stadije* (*etape razvitka*) koji su neophodni za prijelaz iz *vegetativnog rasta* u *generativnu fazu života*, a za to su potrebni posebni uvjeti, npr. određeni temperaturni i svjetlosni režim (stadij jarovizacije i svjetlosni stadij).

7.11.1. Stadij jarovizacije

Jarovizacija je razvojni stadij u kome biljke izložene utjecaju niske ili točnije određene temperature pretrpe promjene koje im u kasnijim razdobljima života omogućuju prijelaz iz vegetativne u generativnu fazu razvitka.

Duljina jarovizacije nije ista za sve biljne vrste, ali ni za sve sorte jedne biljne vrste. Uglavnom se smatra da je dulji period jarovizacije pokazatelj veće otpornosti na niske temperature, ali duga jarovizacija ne znači nužno i veliku otpornost na niske temperature (mada su biljke s kratkim periodom jarovizacije u pravilu neotpornije). Duljina jarovizacije ovisi o temperaturi, sadržaju vlage u sjemenu, veličini endosperma itd., a efikasnost niskih temperatura je veća uz viši sadržaj vode u sjemenu.

Kao mjesto jarovizacije kod pšenice i raži utvrđen je *apikalni meristem*, a potencijalno to mogu biti i sve stanice koje se dijele u listu i korijenu. Za jarovizaciju je karakterističan specifičan metabolizam s kvantitavnim promjenama nukleinskih kiselina i nekih proteina. Neka istraživanja su pokazala da se jarovizacija podudara s biosintezom i nakupljanjem *fitokroma* u vrhu konusa rasta, ali ne postoji općeprihvaćena teorija fiziologije jarovizacije.

Zbog različitosti vrsta i njihovih kultivara, kao i uvjeta vanjske sredine, ne mogu se precizno navesti optimalne i ograničavajuće temperature jarovizacije. Ipak, ozima žita najbrže prolaze jarovizaciju na temperaturi 0 - 2°C, jara žita 5 - 12°C, lupina 8°C, kukuruz 20°C, šećerna repa 0 - 12°C itd. Postoje razlike u temperaturnim zahtjevima ovisno i o organu biljke pa je tako donja granica za jarovizaciju sjemena pšenice -4 do -6°C, a temperature čak do +17°C još su uvijek učinkovite za jarovizaciju zelene biljke. Stadij jarovizacije biljka može proći u fazi sjemena i u fazi klijanaca, a moguća je i jarovizacija sjemena još na majčinskoj biljci (dokaz za to su *proraslice* kod šećerne repe u prvoj godini vegetacije u hladnom proljeću).

Prema nekim autorima, nakon završetka stadija jarovizacije, visoke temperature mogu izvršiti *dejarovizaciju* (kod pšenice iznad 20°C) i to vjerojatno odumiranjem jaroviziranih točaka. Nakon nekog perioda mogućnost dejarovizacije nestaje.

Jarovizacijski efekt niskih temperatura pokušava se zamijeniti djelovanjem nekih fiziološki aktivnih tvari, no one uglavnom dovode samo do ubrzanja jarovizacije.

Učinkovit je *egzogeni giberelin* koji može ubrzati jarovizaciju u uvjetima dugog dana, ali kod ozimih žita bez niskih temperatura razvijaju se samo začeci klasa, ali ne dolazi i do klasanja. Proces jarovizacije i povećana sinteza *giberelina* mogu se dovesti u vezu kod jarih i ozimih žita u uvjetima dugog dana, ali se u uvjetima kratkog dana giberelini ne sintetiziraju.

Proces jarovizacije može se s fiziološkog aspekta objasniti sljedećom hipotezom:

$$\text{niske temperature} \Rightarrow \text{termoindukcija} \Rightarrow \text{vernalina} \Rightarrow \text{florigen} \quad (42)$$

Naime, u procesu jarovizacije dolazi do sinteze *vernalina*, hormona koji se transformira u hormon cvjetanja *florigen* (za koji se misli da je kompleks *giberelina* i *antezina*) u odgovarajućim uvjetima osvjetljenosti. Otuda se proces jarovizacije naziva često i *vernalizacija*, dok se taj proces proveden u hladnim komorama s naklijalim sjemenom naziva *stratifikacija*.

Nakon jarovizacije neke biljke ulaze u *svjetlosni stadij*, gdje je glavni čimbenik duljina dana i noći.

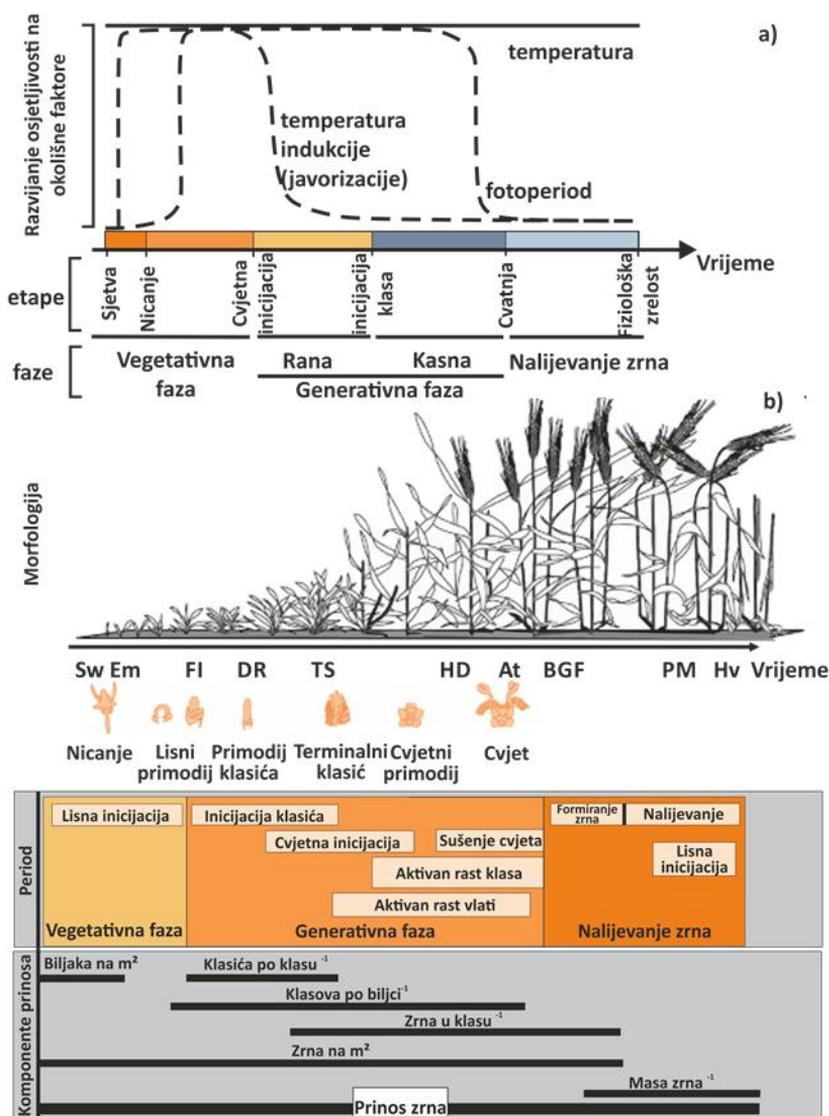
7.11.2. Etape organogeneze

Morfološke promjene biljaka tijekom rasta i razvitka označavaju se fenološkim fazama (fenofaze). Fenofaze strnih žita su: 1. klijanje, 2. nicanje, 3. pojava trećeg lista, 4. busanje, 5. vlatanje, 6. klasanje, 7. cvjetanje, 8. mliječna zrioba, 9. voštana zrioba i 10. puna zrioba.

Fenofaze jednogodišnjih zeljastih biljaka (suncokret, konoplja) su: 1. klijanje, 2. nicanje, 3. pojava prvog para listova, 4. pojava stabljike, 5. grananje stabljike, 6. cvjetanje, 7. tvorba sjemena i plodova (zelena zrioba) i 8. puna zrioba. Fenofaze su morfološka manifestacija promjena metabolizma koje uzrokuju razvitak biljaka, odnosno sukcesija etapa razvoja (Slika 86.):

- 1) *Izduljivanje i segmentacija konusa rasta* (osi cvati); zametanje i diferenciranje osi cvati. Ova etapa protječe u svjetlosnom stadiju razvitka. Ako su povoljni uvjeti i svjetlosni stadij dulje traje, dulja je i ova etapa te se diferencira više segmenata cvati i budući klas će biti dulji.
- 2) *Formiranje bočnih izraštaja cvati*, tj. kod žitarica začetaka klasića. Ovisno o vrsti, bočni izraštaji se ne razdvajaju (kod pšenice) ili se razdvajaju (kukuruz, ječam) stvarajući jedan ili više klasića. Ova etapa određuje veličinu cvati, a protječe u fenofazi busanja i početku vlatanja. Ako ova etapa protječe brzo ili su uvjeti nepovoljni (suša, nedovoljno hraniva, visoke temperature), smanjuje se broj plodonosnih organa (kod pšenice broj klasića).

- 3) *Formiranje cvjetova*; određuje se broj cvjetova u svakom klasiću, a zatim slijedi diferencijacija čašice i krunice i budućih prašnika i tučkova. U povoljnim uvjetima može se formirati 4 - 5 cvjetova u klasiću pšenice (obično 2) i ako se razviju kvalitetna zrna, prinos može biti i 50 % veći. Prevelik broj cvjetova može u nepovoljnim uvjetima rezultirati sterilnošću cvjetova ili većim brojem šturih zrna što znači opadanje prinosa.
- 4) *Formiranje prašnika, tučka i majčinskih stanica polena*. Neophodna je dobra opskrbljenost biljke vodom, dušikom i fosforom. Nepovoljni uvjeti i brz prolaz ove etape smanjuju fertilitnost polena i cvjetova što smanjuje prinos.



Slika 86. Organogenezu i fenofaze ozime pšenice

- a) veliki događaji koji se javljaju u svakoj fazi i relativna osjetljivost na temperaturu jarovizacije, svijetlo i temperaturu
 - b) organogeneza pšenice: sjetva (SW), nicanje (Em), cvjetna inicijacija (FI), vidljivi redovi (DR), inicijacija klasa (TS), klananje (HD), cvjetanja (At), nalijevanje zrna (BGF), fiziološka zrelost (PM) i žetva (HV) (Slafer i Rawson, 1994a)
- 5) *Završetak formiranja polena*. Izduživanje cvati.
 - 6) *Metličanje i klananje* (podudara se sa 6. fenofazom). Pojavljuje se boja listića krunice.
 - 7) *Cvjetanje, oplodnja i stvaranje zigota*.
 - 8) *Formiranje plodova i sjemenki* koji dostižu konačnu veličinu.
 - 9) *Nakupljanje hranjivih tvari u plodovima i zrnu* (fenofaza mliječne zriobe).

Transformacija nakupljenih tvari u rezervne tvari zrna (fenofaze voštane i pune zriobe).

7.12. Interakcija između organizama

7.12.1. Simbioza

Pod *simbiozom* se podrazumijeva koegzistencija dva organizma. Ona uključuje različite odnose ili koristi za pojedine organizme te se može podijeliti na *komensalizam*, *mutualizam* i *parazitizam*. Budući da je s *predacijom* često povezana *koevolucija*, potrebno je prvo razjasniti tu pojavu.

Koevolucija je *evolucija* dvije ili više vrsta adaptiranih na međusobnu egzistenciju, npr. mnogi odnosi između biljaka i insekata uključuju relaciju: *biljka – polinator*, *biljka – herbivor* (*biljojed*), *gnjezdo – obrana od herbivora* itd. Također, većina odnosa *domaćin – parazit*, *predator* (*grabežljivac*) – *plijen*, *čistač – domaćin*, imaju djelomično elemente *koevolucije*. Za biljke je vrlo važan odnos prema *polinatoru* (oprašivaču), pa i kad su to *samooplodne vrste*, jer prenošenjem polena s drugih biljaka omogućen je *out-crossing* (transfer gena s drugih jedinki).

7.12.2. Interakcija domaćin – parazit

Parazitizam podrazumijeva odnos između vrsta u kojem jedna strana ima koristi (*parazit*), a druga štete (*domaćin*). Odnos parazita prema domaćinu može biti agresivan („ratnički“, npr. kod većeg broja virulentnih parazita) i „razborit“ (postupan razvoj parazita pri čemu domaćin ostaje na životu). Paraziti se dijele na *endoparazite* i

ektoparazite. Rjeđe se odnos *biljka – biljojed* smatra parazitizmom, premda i u tom odnosu često dolazi do visoke specijalizacije parazita i njegove ovisnosti o domaćinu. Takva adaptacija parazita podrazumijeva širok spektar specijalizacije:

- *morfološku* (izgled, veličina, građa)
- *bihavioralnu* (ponašanje)
- *višerazinsku* (npr. komarac zahtijeva blizinu domaćina i lokacije za razvoj larvi i povoljnu temperaturu)
- *biokemijsko-molekularnu*.

7.12.3. Komensalizam i mutualizam

Komensalizam je odnos u kojem jedan sudionik ima koristi, a drugi ne trpi štetu, dok u *mutualizmu* obje jedinke imaju korist.

7.13. Biljna kompeticija

Kompeticija se kod biljaka javlja kad više biljaka iste vrste (*intraspecifična*) ili kad biljke različite vrste (*interspecifična*) koriste iste resurse, odnosno prostor (vanjski ili ekološki faktori) koji su većinom ograničeni pa dolazi do natjecanja. Biljke se najčešće „natječu“ za sljedeće:

- svjetlost
- CO₂
- vodu
- kisik
- mineralne tvari
- supstrat (prostor za korijen u tlu).

Kompeticija nema uvijek negativne posljedice jer utječe na formiranje veličine populacije i njenu distribuciju. Također, izbjegavajući kompeticiju, biljke se prilagođuju drukčijim životnim uvjetima (npr. klimatski) što uzrokuje *zonaciju* ili na istom ograničenom prostoru pronalaze životni prostor na različitoj visini (*stratifikacija*).

8. Fiziologija otpornosti na stres

U suvremenoj poljoprivredi abiotski stresovi su vjerojatno najveći faktor ograničenja proizvodnje hrane. Stoga je poznavanje fiziologije stresa, mogućnost odgovora biljaka, kao i provođenje preventivnih agrotehničkih mjera, važna za veću učinkovitost uzgoja bilja.

Svi su organizmi i objekti u interakciji s njihovim fizičkim okruženjem kroz razmjenu energije. Primjerice, za fotosintetske enzime optimalna temperatura je $\sim 30^{\circ}\text{C}$, a ako se list zagrije na 34°C , fotosintetski enzimi mogu početi denaturirati i sprječavati list u fotosintetskoj aktivnosti. Stoga će biljke pokušati održati optimalnu temperaturu lista tako da uravnoteže energetske potrebe i dotok energije, odnosno da količina energije Sunčevog zračenja i ambijentalna toplina bude jednaka onoj koju list gubi kao toplinu, reflektira ili gubi transpiracijom. Dakle, jednadžba energije na površinu lista može se izraziti:

$$a \times \cos(i) \times S_{\text{direktno}} + a \times S_{\text{difuzno}} + \epsilon \times R = \epsilon \times \delta \times (T_l)^4 + h_c \times (T_l - T_a) + \frac{L \times (e_l - e_a)}{r_{\text{tot}}} \quad (44)$$

abiotski čimbenici:

S_{direktno} = incidentno direktno Sunčevo zračenje na list (300 - 4 000 nm; W m^{-2})

S_{difuzno} = incidentno difuzno Sunčevo zračenje na list (300 - 4 000 nm; W m^{-2})

R = kopneno infracrveno zračenje (uključujući Sunce i tlo; 4 000 - 100 000 nm; W m^{-2})

T_a = temperatura zraka (K)

T_l = temperatura lista (K)

e = koncentracija vodene pare iznad lista (l) i u zraku (a) (g m^{-3})

konstante:

σ = Stephan-Boltzmanova konstanta (konstanta zračenja crnog tijela; $\text{W m}^{-2} \text{K}^{-4}$)

L = latentna tolina isparavanja vode (J g^{-1})

parametri lista:

$\cos(i)$ = kosinus nagiba lišća (otklon od horizontalnog prema zračenju Sunca)

a = koeficijent apsorpcije Sunčevog zračenja (300 - 4 000 nm)

ϵ = koeficijent apsorpcije infracrvene radijacije (4 000 - 100 000 nm) - emisija

h_c = koeficijent konvekcije (strujanja zraka) ($\text{W m}^{-2} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$)

r_{tot} = ukupna otpornost lista (stomatalna i površinska) (s m^{-1})

Kopnene biljke stare su ~ 400 milijuna godina i kroz taj period prilagodile su se vrlo različitim uvjetima života. Kao sesilni organizmi razvile su mehanizme specijaliziranog rasta i razmnožavanja pod stresnim uvjetima, posebice prema velikoj temperaturnoj amplitudi na Zemlji, visokoj koncentraciji soli u tlu, teškim metalima ili ekstremnom nedostatku vode u pustinjama i aridnim predjelima.

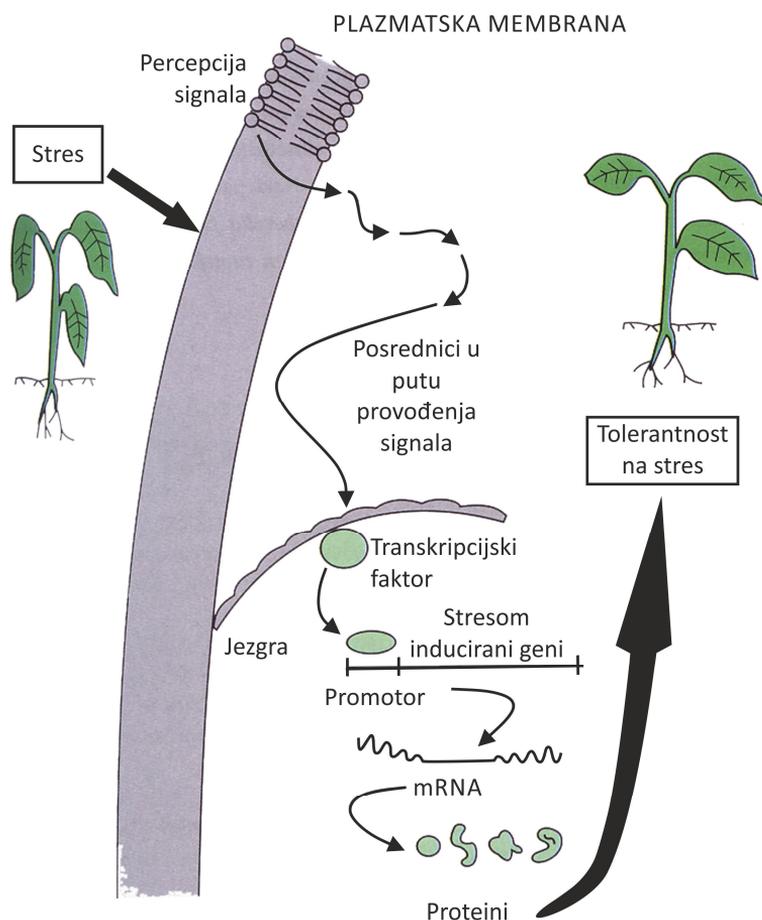
U gotovo 50 godina istraživanja molekularne biologije stanica u uvjetima stresa, otkriven je i opći sustav reakcije biljaka na stres temeljen na promjenama proteinske homeostaze, odnosno ravnoteži između nove sinteze, intracelularnim promjenama, posebice bioloških funkcija i degradacije proteina. Složenost fizioloških reakcija biljaka na stresove korelira s pojavom niza proteina koji reguliraju transkripciju, odnosno rekombinaciju gena.

Tolerantnost biljaka na ekstremne uvjete vanjske sredine podržana je vrlo složenim biokemijsko-fiziološkim mehanizmima koje reguliraju vjerojatno više od nekoliko stotina gena preko odgovarajućih enzimatski upravljanih reakcija. Međutim, koliko god se stresni čimbenici međusobno razlikovali, oni slično utječu na biljke. Najčešće nastaju štete na membranskim sustavima što dovodi do ozbiljnih poremećaja metabolizma. Najveću štetu prouzrokuje ubrzana proizvodnja reaktivnog kisika (ROS; *Reactive oxygen species*) koji se pojavljuje kod nedostatka vode, suviška soli u tlu, visoke temperature, nedovoljnog ili suvišnog intenziteta svjetlosti, manjka ili suviška hraniva, onečišćenja tla teškim metalima i drugim polutantima, pri čemu antioksidacijski sustavi zaštite (enzimatski i neenzimatski) imaju vrlo značajnu ulogu u sprječavanju oksidativnog oštećenja. Međutim, produkcija i učinkovitost antioksidacijskih sustava značajno ovisi o biljnoj vrsti i kultivaru. Osim šteta na membranskim sustavima, abiotski stres utječe na fotosintezu, disanje, usvajanje hranjivih tvari, sintezu proteina i druge procese. Stoga, kao reakciju na stres, biljke razvijaju neke zajedničke, nespecifične ili specifične, mehanizme tolerancije kako bi lakše prevladali stresne uvjete.

Mehanizmi otpornosti, odnosno tolerancije na stres, započinju s *percepcijom*, slijedi *aktivacija gena* za proizvodnju specifičnih tvari koje se uključuju u zaštitu i popravak staničnih struktura, odnosno funkcija (Slika 87.). Prepoznavanje signala stresa ključno je u indukciji tolerancije bilja na abiotski stres. Nažalost, biljke koje su dulje vrijeme izložene stresu, odnosno nepovoljnim ili čak ekstremnim uvjetima vanjske sredine, uvijek postižu niži prinos, kao posljedicu fiziološkog mehanizma adaptacije.

Svi živi organizmi reagiraju na promjene u okolišu pri čemu se pojedine vrste značajno razlikuju, ali je reakcija najčešće slaba ili često neuspješna. Međutim, unutar prirodne populacije, odgovor na *stresni faktor* često je uspješan jer to omogućuje velika *genotipska raznolikost* jedinki. Naime, pod različitim uvjetima (osvijetljenost, raspoloživost vode i sl.) dolazi do radikalnih *fenotipskih razlika* unutar istog genotipa (*fenotipska plastičnost*), pri čemu treba znati da fenotipske razlike nisu nasljedne. *Genotipska varijabilnost*, ma kako to bile male razlike između jedinki, zbog nasljednog karaktera omogućuje *genetsku adaptaciju* kao reakciju na promijenjene uvjete okoliša.

Genetskim adaptacijama bavi se populacijska genetika u kojoj se adaptacija definira kao porast kondicije organizama, odnosno porast broja potomaka, i to posebno pogodnog genotipa. Adaptacija se zapaža kao perdicija (npr. retardacija lišća pustinskih biljaka), koloracija (promjena boje lista ili cvijeta) ili morfoza (promjena izgleda pojedinih organa i cijele biljke). Genetska, za razliku od fiziološkog mehanizma adaptacije, je proces koji vodi genetskoj promjeni jedinke, potom mikroevolucija uzrokuje genetske promjene na razini populacije, a kasnije se javljaju procesi specijacije i makroevolucije uz pojavu novih, bolje adaptiranih vrsta.



Slika 87. Opća shema mehanizma biljne tolerantnosti na stres

Fiziološki mehanizmi tolerancije ili otpornosti biljaka reakcija su na ekstremne uvjete sredine, stoga je vrlo zanimljivo pitanje kako biljke primaju signale iz vanjske sredine, kako ih prenose i kako reagiraju na njih. *Receptori* su manje više poznati (svjetlost, hormoni, dodir, hladnoća, gljivice, vodik peroksid itd.), ali budući da biljke nemaju nervni sustav, prijenos signala (*transdukcija*) je bitno drukčiji nego kod životinja.

Značajna uloga u prijenosu signala pripisuje se kalciju, a prema najnovijim istraživanjima korištenje *Ca-fotoproteina (ekvorin)* ukazuje na 9 različitih signala kod biljaka (dodir, hladnoća, vjetar, gljivični napad, salinitet, etilen, ozljeda, oksidativni stres i cirkadijalni ritam).

Novija istraživanja pokazuju da se u stresnim uvjetima biljke često brane *alelopatijom*, odnosno ispuštaju alelopatičke supstancije (npr. kiseline, cinamičku i hidroksicinamičnu kiselinu, salicilnu kiselinu, terpene, fenole, amine, kumarine, juglone, leptospermon) iz različitih dijelova (korijenje, stabljike, lišće, sjemenke i dr.). Naravno, razlog je spriječiti susjedne biljke da koriste resurse ekosustava (svjetlost, voda, hraniva) i tako povećaju preživljavanje nepovoljnih uvjeta.

U razumijevanju biljnih stresova važno je akceptirati i ubrzane klimatske promjene kao posljedicu antropogenih djelovanja. Za ilustraciju, razina atmosferskog CO₂ povećana je s 270 μL L⁻¹ u 18. stoljeću do sadašnjih ~ 400 μL L⁻¹, a projekcije do kraja ovog vijeka idu i do 700 μL L⁻¹. Zbog povećanja koncentracije CO₂ i drugih *stakleničkih plinova* u atmosferi zagrijavanje će biti sve izraženije, posebice tijekom noći i očekuje se da u sljedećih 100 godina ona poraste za 1,4 - 5,8°C. Također, očekuje se sve više jakih oborina, s pojavom dugih ljetnih suša i veća učestalost klimatskih ekstrema.

Pojedina biljna staništa odlikuje specifična kombinacija vremenskih i prostornih varijabli, što se unutar šireg klimatskog područja označava kao *mikroklima*. Takvi uvjeti mogu biti vrlo značajni, npr. u uzgoju vinove loze, posebice kad se objedine lokacijska specifičnost i tradicija. Francuzi su nazvali ovu interakciju između kulturne prakse, lokacije/pozicije i vinove loze *terroir* (teroar). Premda će uvijek postojati dvojbe oko značaja *terroir-a* na proizvodnju kvalitetnih vina, mudar i iskusan vinogradar svakako razumije interakciju terena i kakvoće grožđa, a napose vina.

Stoga je proučavanje prostornih i vremenskih varijabli, naročito onih koji predstavljaju opasnost ili rizik za rast vinove loze i kakvoću grožđa, često predmet istraživanja. Pritom se sve više primjenjuju tehnike prostornih informacijskih sustava. Za uzgoj vinove loze neobično su važni lokalni agroekološki čimbenici, prvenstveno klima i tlo. Mezoklima je pod utjecajem topografije, ekspozicije (aspekta) i nagiba, jer može doći do stvaranja barijera strujanju zraka (mrazni džepovi). U manjoj mjeri je pod utjecajem zemljišnog pokrivača (golo tlo, trava), tipa tla i sadržaja vlage u tlu. Stoga su svi navedeni indikatori značajni u procjeni pogodnosti zemljišta za zasnivanje vinograda. Također, zbog izloženosti Suncu, temperaturi zraka unutar vinograda, brzine vjetra i vlažnosti, potrebno je uzeti u obzir i mikroklimatske značajke koje su ovisne o tipu nasada, sklopu i međusobnom rasporedu čokota, bujnosti loze i orezivanju (Wolf, Boyer, 2003.). Isti

autori razmatraju i potrebnu duljinu vegetacije (od zadnjeg do prvog mraza) te naglašavaju da lokacija za vinograd u Virginiji mora imati najmanje 180 dana bez mraza. Razlog je što štete od niskih temperatura mogu nastati na vinovoj lozi tijekom zime ili u proljeće kod „kretanja“ vegetacije.

Reakcija biljaka na uvjete okoliša događa se na svim razinama njene organizacije. Stanični odgovor na stres uključuje promjene u membranskim sustavima, modifikacije stanične stijenke te promjene u staničnom ciklusu i diobi stanica. Zapravo, biljke mijenjaju metabolizam na različite načine, uključujući proizvodnju *kompatibilnih otopljenih tvari* (npr. *prolin*, *rafinozu*, *glicin betaina*) koji su u stanju stabilizirati proteine i staničnu strukturu i/ili održavati osmotsku vrijednost protoplazme, odnosno turgora u granicama funkcioniranja metabolizma, reaktivnih kisikovih radikala i ponovno uspostaviti ravnotežu staničnog redokspotencijala. Također, sinteza poliamina (PA, male alifatske, pozitivno nabijene molekule, najčešće putrescin, odnosno njegov derivat spermidin) umanjuju negativne efekte suše, saliniteta tla i hladnoće pa je visoka razina PA u pozitivnoj korelaciji s tolerancijom na stres. Kao zaštitne molekule javlja se još niz različitih spojeva, npr. *glicin betain* (GB; kvartenerni amonijev spoj) za koji se smatra da štiti FS II, različiti *ugljikohidrati*, posebice *fruktani*, *disaharidi*, *škrob*, *trehaloza* i *rafinoza*, zatim *polioli* (*manitol* i *sorbitol*), dehidrini i dr.

Nakon stresa, na molekularnoj razini, mijenja se ekspresija gena pri čemu epigenetska regulacija ima važnu ulogu u regulaciji gena. Poticanje gena stresom inicira sintezu osmoprotektanata i detoksikaciju enzima (npr. geni koji kodiraju regulacijske proteine, odnosno transkripcijske faktore *protein kinaze* i *fosfataze*).

Dakle, reakcije biljaka na faktore stresa temelje se na:

- sintezi posebnih molekula kao reakciji na štetu od stresa
- mehanizmu otpornosti i tolerancije
- utjecaju uvjeta sredine na gensku ekspresiju
- strukturalnim promjenama na razini biljke
- tvorbi zaštitnih kemijskih komponenata
- alternativnim izoenzimima
- mehanizmu popravke štete i adaptaciji na pojedini stres ili veći broj stresnih faktora.

8.1. Otpornost biljaka na niske temperature

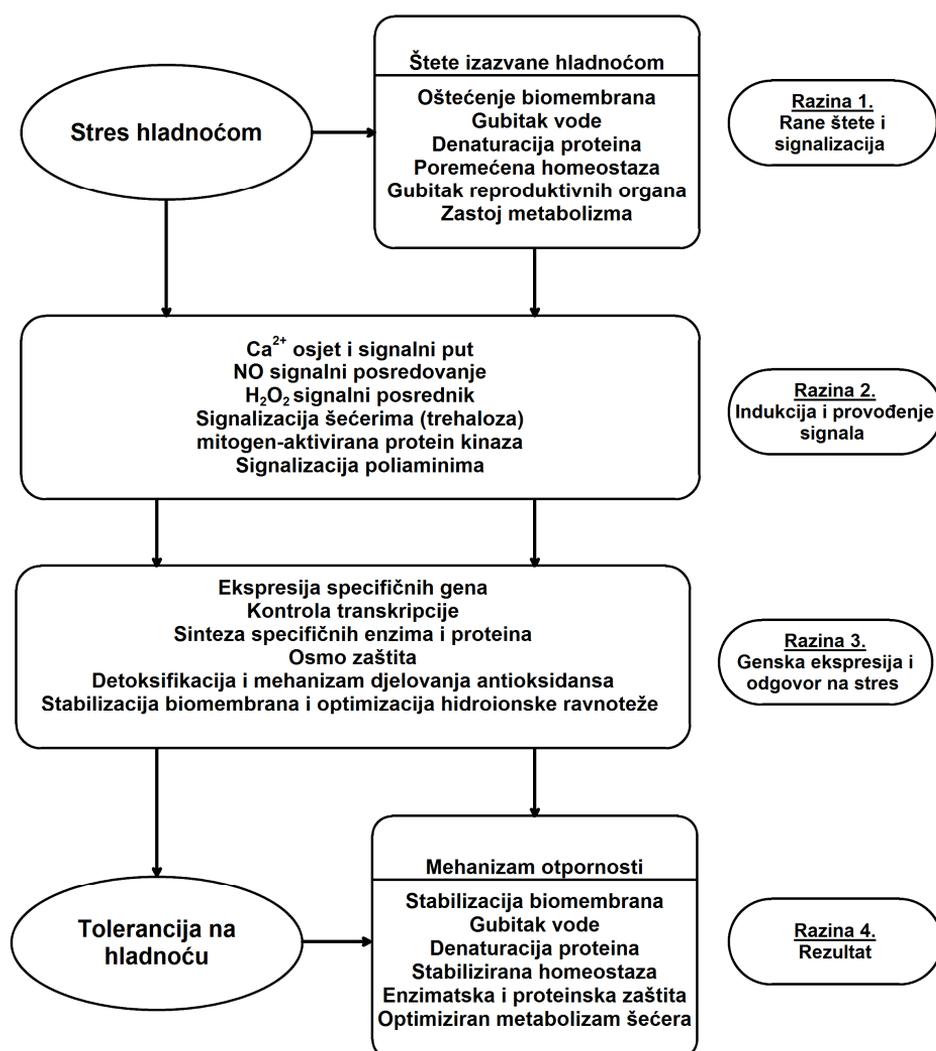
Oko 2/3 kopna na Zemlji podvrgnuto je tijekom godine temperaturama ispod nule, 1/2 od te površine i temperaturama ispod -20°C . Stoga ne čudi da se utjecaj niske temperature na biljke opsežno istražuje kako bi se povećala otpornost biljaka. Međutim, pokušaj da se oplemenjivanjem poveća otpornost biljaka na hladnoću nije polučio vidan napredak, s obzirom na činjenicu da je ta vrsta otpornosti regulirana s više gena koji kontroliraju veći broj različitih svojstava stanične biologije kao što su fluidnost biomembrana, sinteza i nakupljanja spojeva male i velike molekularne mase (tzv. *molekule antifrizi*), povećanje potencijala za borbu s oksidativnim stresom i dr. Sindrom je još složeniji, jer se različita biljna tkiva različito odupiru smrzavanju, pri čemu meristemske stanice općenito manje stradaju od niskih temperatura u odnosu na zrela, potpuno diferencirana tkiva. Također, biljke izložene niskoj temperaturi izvan zimske sezone lako nastradaju, premda zimi mogu izdržati vrlo niske temperature bez posljedica.

Adaptacija na nisku temperaturu različita je za pojedina tkiva. Primjerice, konus rasta ozimih žita otporniji je na smrzavanje u odnosu na korijen. Također, svi klijanci ozimih žita nemaju istu otpornost na niske temperature, premda su uzgojeni u jednakim uvjetima. Naime, njihova tkiva su genetski identična, ali su morfološki i anatomski različita što uvjetuje razliku u otpornosti na smrzavanje. Općenito, biljke koje imaju malu površinu lišća i širi omjer korijena i izdanka, bolje podnose niske temperature.

U proizvodnim uvjetima biljke su tijekom klijanja, rasta i razvitka neprestano izložene promjenama u temperaturi. Dnevna promjena temperature može iznositi 10 do 15°C , ili čak i više. Međutim, vrlo je rijetko da se velike razlike u temperaturi pojave samo u nekoliko minuta, posebice ne u rizosferi. Stoga, kod izmjene niske noćne i visoke dnevne temperature, aklimatizacija biljaka je odložena, čak može doći i do gubitka stečene otpornosti kad se nakon hladnog perioda temperature podignu iznad temperature potrebne za indukciju mehanizma otpornosti.

Reakcija i prilagodba biljaka na niske temperature, posebice one ispod 0°C je iznimno složen fiziološki mehanizam (Slika 88.). Naime, to je dinamičan proces koji se odvija u više dana, ili čak tjedana, do postizanja maksimalne adaptacije. Također, stupanj aklimatizacije na niske temperature, osim što ovisi o temperaturi, pod utjecajem je intenziteta svjetla, duljine dana, agrotehničke prakse te drugih abiotičkih stresova kao što su suša i salinitet. Prilagodba na niske temperature inicirana je kombinacijom skraćivanja fotoperioda i temperaturama nižim od 10°C što rezultira prestankom rasta.

Tolerancija na smrzavanje izražava se najčešće kao LT_{50} , odnosno to je niska temperatura koju preživi 50 % biljaka, a način na koji se definira LT_{50} varira među istraživačima. Neke biljne vrste su osjetljivije na indukciju mehanizma otpornosti na niske temperature. Primjerice., ozima raž reagira već na 10°C, dok aklimatizacija ozime pšenice započinje pri 7°C, a jare pri 4°C. Dakle, očito je da između biljnih vrsta i kultivara postoji jasna razlika u signalizaciji potrebe za adaptacijom na niske temperature. Također, izlaganja drugim abiotским stresovima (suša, UVB zračenje, vjetar) mogu povećati smrzavanja, pa tako ozima raž uzgajana u polju na 25°C može tolerirati temperaturu do -9°C, međutim raž uzgojena u stakleniku, također na 25°C, može izdržati nisku temperaturu samo do -3°C.



Slika 88. Shema mehanizma reakcije biljaka na niske temperature

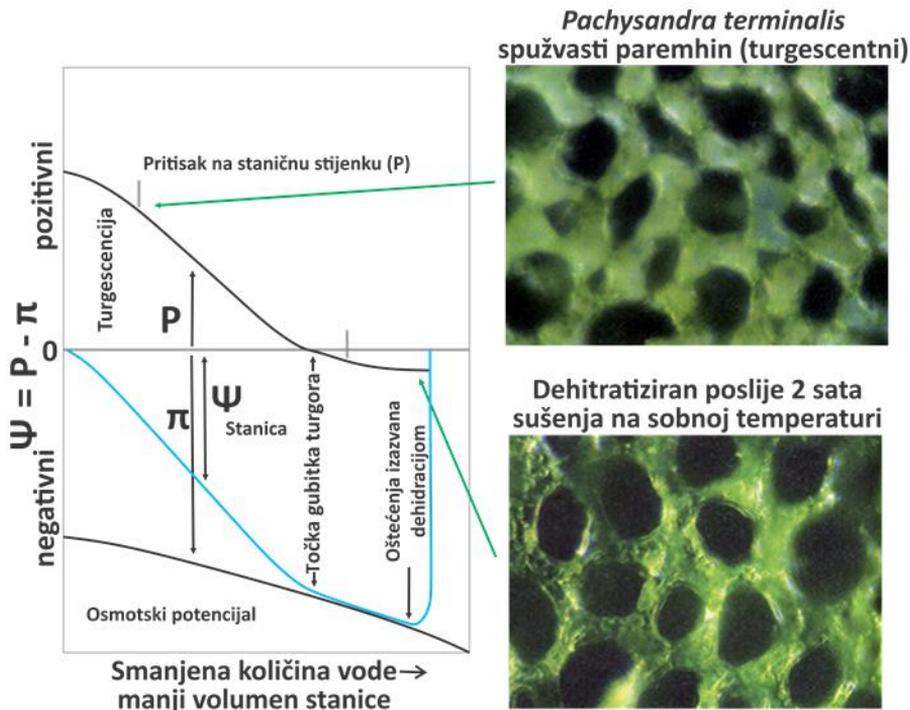
Biljke mogu koristiti više signalnih puteva koji pokreću mehanizam otpornosti na niske temperature što rezultira njihovom prilagodbom. Smatra se da su dva signalna puta prisutna kod indukcije aklimatizacije na niske temperature: promjene u fluidnosti membrane, odnosno konformacijske promjene proteina i pad vodnog potencijala stanica što izaziva ABA (*apskizinska kiselina*). Sekundarni signali, kao što su ABA i drugi glasnici, mogu pokrenuti kaskadu događaja koja se može razlikovati od one koja je pokrenuta kritičnim primarnim signalom. Poznato je da kacij djeluje kao *sekundarni glasnik* pri pojavi niske temperature.

Budući da je ABA antagonist auksinima, giberelinima i citokininima, a sinergistički djeluje s jasmoničnom kiselinom (JA), ABA inhibira rast i inducira mehanizam aklimatizacije na niske temperature kod velikog broja biljaka, ali vjerojatno na različite načine.

Kada tolerancija na jedan stres povećava toleranciju prema drugim stresovima, to se naziva *unakrsna prilagodba*, premda biljke na taj način neće postići istu razinu tolerancije na smrzavanje kakvu razviju izlaganjem niskoj temperaturi. Stoga se smatra da su posebni geni zaduženi za adaptaciju na nisku temperaturu, premda ih u regulaciji mehanizma otpornosti sudjeluje znatno više. Međutim, lokacija percepcije hladnoće kod biljaka još uvijek nije poznata, ali ima mišljenja da je signal niske temperature vezan uz promjenu turgora stanica koji rezultira promjenama u pričuvni (*pool*) unutarstaničnog kalcija. Očekuje se da će suvremena istraživanja u okviru *sistemske biologije*, koja trenutno obuhvaća *transkriptomiku* (skup svih RNA molekula unutar stanice ili populacije stanica, uključujući i mRNA, rRNA, tRNA i drugih nekodirajućih RNA), *proteomiku* (znanstvena disciplina koja izučava strukturu i funkciju proteina) i *metabolomiku* (sustavno proučavanje metabolita koji nastaju u specifičnim staničnim procesima), otkriti i razjasniti fiziološke mehanizme otpornosti na stres. *Funkcionalna genomika* integrira proteomske, transkriptomične i metabolomične informacije s ciljem potpunije slike živih organizama, a za uvid u razinu ekspresije gena pojedinog genotipa primjenjuje se moćna *DNA microarray* analiza (poznata kao *DNA čip* ili *biočip*).

Signalna kaskada započinje s više pojedinih signala: Ca^{2+} , poliamini (važni osmoprotektanti) djeluju kao signal stimuliranja sinteze ABA; povećana biosinteza ABA povećava influks Ca^{2+} i biosinteze dušikovog oksida (NO) koji pokreće signalnu kaskadu proizvodnje fosfatidne kiseline (PtdOH) koja komunicira s Ca^{2+} (? = nepoznato mjesto); H_2O_2 i NO međusobno reagiraju na signalnu mrežu biljaka izloženih niskoj temperaturi; centar različitih signalnih putova je CBF/DREB1 (CBF i DREB1 = transkripcijski faktori sinteze proteina) koji je potisnut od strane MYB33; ekspresija gena na kraju dovodi do aklimatizacije na nisku temperaturu (Slika 89.).

Pod otpornošću biljaka na niske temperature smatra se najčešće njihova tolerantnost na temperature ispod 0°C, ali isto tako moguć je i negativan utjecaj na biljke *pozitivnih niskih temperatura* (npr. granica otpornosti duhana je 2,5 do 5°C). Prvi simptom oštećenja biljaka niskim temperaturama je *simptom venjenja* što je rezultat narušenog vodnog režima pri čemu su sintetski procesi usporeni, a biološke oksidacije pojačane uz narušavanje pigmentno-proteinske strukture u lišću. Stoga, niske pozitivne temperature mogu rezultirati odumiranjem biljke zbog promjena u metabolizmu, dok negativne temperature, pored toga, mogu i mehanički oštetiti biljku, odnosno finu protoplazmatsku strukturu tkiva, pojavom kristalića leda.



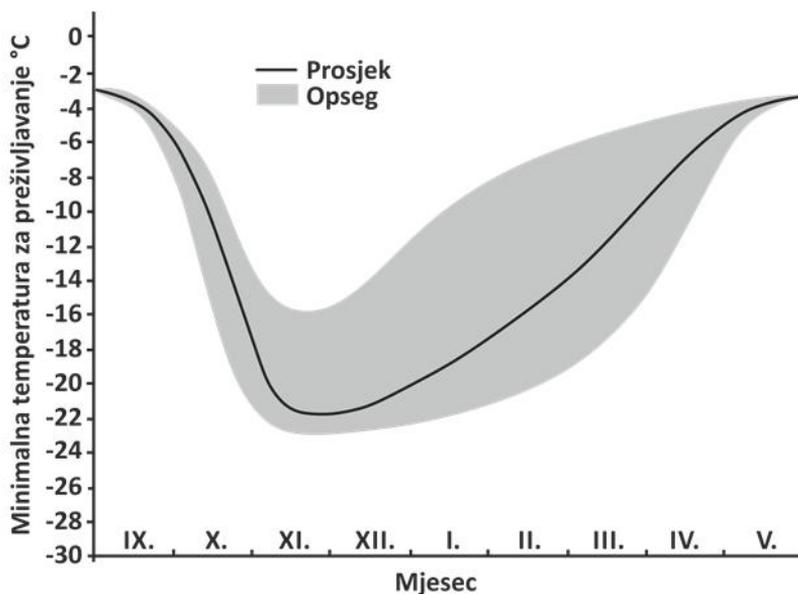
Slika 90. Dijagram potencijala vode kod prijelaza od turgescentnog lišća k dehidriranom

Kao uzrok pojave stresa na niskim temperaturama navodi se:

- promjena vodnog režima biljke (Slika 90.)
- povećana koncentracija pojedinih kemijskih tvari
- promjena enzimatskih reakcija
- usporen rasta i razvoja.

Navedeni uzroci stresa međusobno se ne isključuju, a na sposobnost biljaka prema podnošenju niskih temperatura značajno utječe dinamika odvijanja procesa rasta i

razvitka biljaka. Primjerice, kada je biljka normalno razvijena do nastupa hladnog perioda ona se bolje *kali* (priprema na hladnoću) i nakon *kaljenja* bolje podnosi niske temperature (Slika 91.). Biljke koje zbog nepovoljnih uvjeta ili, primjerice, kasne sjetve ozimih usjeva, ne dostignu potreban stupanj razvitka, lošije se kale i slabije podnose niske temperature. Značajnu ulogu u kaljenju ima povećan sadržaj biljnih hormona *auksina* koji intenziviraju rast.



Slika 91. Podnošenje niskih temperatura kod pšenice tijekom vegetacije

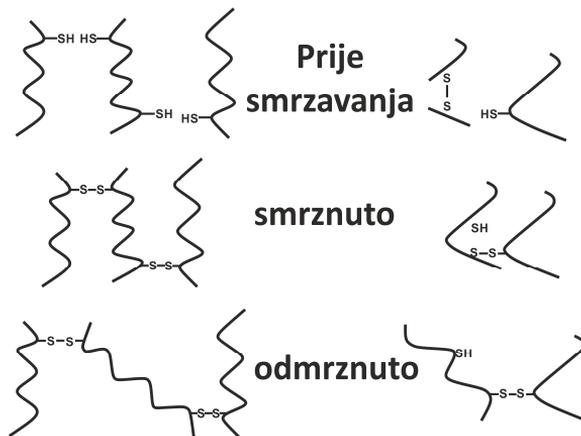
Kaljenje je složen fiziološko-biokemijski proces koji rezultira staničnim promjenama, a odvija se samo kada je smanjen intenzitet rasta, odnosno ako je nastupio period mirovanja. Proces kaljenja odvija se u dvije faze, a prva se odvija pri $\sim 0^{\circ}\text{C}$ u uvjetima osvjetljenosti uz nakupljanje šećera fotosintezom. Šećeri povećavaju osmotski tlak biljnih stanica što snižava ledište protoplazme, a njihovo nakupljanje moguće je i u mraku kao rezultat hidrolize škroba. Druga faza kaljenja još uvijek nije detaljno istražena zbog metodoloških problema uslijed pojave leda u biljkama. Nakon kaljenja biljke sadrže više vezane, a manje ukupne vode, posjeduju veći osmotski tlak staničnog soka i veću viskoznost protoplazme.

Naglim zahlađenjem i padom temperature led se pojavljuje unutar protoplasta i tada izumiru čak i dobro zakaljane biljke. Međutim, postupnim hlađenjem biljaka prvo se javlja led u međustaničnim prostorima što smanjuje veličinu protoplasta uz postupni gubitak vode (i uz porast osmotske vrijednosti). Pritom voda izlazi u međustanične prostore i tamo se leđi pa ovakva pojava leda ne izaziva *letalno oštećenje biljke*. Treći

način pojave leda je prvo u međustaničnim prostorima, a neposredno zatim i u protoplazmi što konačno rezultira odumiranjem stanica. Dakle, što je više slobodne vode u stanicama biljka je manje otporna na niske temperature.

Odumiranje stanica nije rezultat samo mehaničkih oštećenja kristaliciima leda, već je prvenstveno rezultat *koagulacije protoplazme dehidratacijom* i *denaturacijom* (nepovratnom koagulacijom) koloida protoplazme.

Navedene teorije ne mogu objasniti oštećenje biljaka pod utjecajem pozitivnih niskih temperatura kada uopće ne dolazi do pojave leda, pa se to pokušava objasniti *sulfhidril - disulfidnom hipotezom* (SH-SS) po kojoj odumiranje stanica uzrokuje denaturacija proteina (Slika 92.). Naime, pod utjecajem niskih pozitivnih temperatura u biomembranama nastaju međumolekularne S-S veze koje su znatno stabilnije od S-H veza i vodikovih mostova pa to nepovratno mijenja proteinsku konformaciju i svojstva plazmatičnih membrana. Također, gubitak vode iz citoplazme povećava mogućnost stvaranja S-S grupa unutar *tercijarne* i *kvarterne strukture proteina*. Otuda *stabilizatori proteina* (npr. *vitamin C, cistein, monojodacetat, Na*) omogućavaju raskidanje nastalih S-S veza. Oštećenje plazmatske strukture membrana ili protoplazme koje nastaje gubitkom S-H veza važno je za normalno odvijanje fizioloških procesa. Stoga se opravdano smatra da biljke kaljenjem postižu veću otpornost na oksidaciju S-H grupa u proteinima uz povećanu topljivost proteina zbog raskidanja S-S veza pa to uzrokuje promjenu strukture i površinskog napona citoplazme, a dobro zakaljane biljke su i otpornije na dehidrataciju jer imaju više vezane vode uslijed povećanog broja hidrofilnih S-H veza.



Slika 92. Sulfhidril-disulfidna hipoteza nastanka štete uslijed niske temperature

Pojedini dijelovi stanice su različito osjetljivi na niske temperature, npr. nukleinske kiseline i ugljikohidrati su otporniji, a vodotopljivi enzimi se lako inaktiviraju, ali se ipak

ne denaturiraju. Enzimi membrana koji su važni za sintezu ATP-a osjetljivi su na niske temperature te membrane kloroplasta i mitohondrija na niskim temperaturama brzo gube sposobnost fosforilacije, a njihovim zamrzavanjem u prisutnosti elektrolita inaktivira se i transport elektrona što rezultira nedostatkom ATP i, konačno, prekidom metabolizma.

Formiranje leda u intercelularnim prostorima dehidrira stanicu uz porast koncentracije topljivih tvari: anorganskih soli, šećera, organskih kiselina i aminokiselina. Visoka koncentracija elektrolita dovodi *do ireverzibilne inaktivacije membrana* i iznad 0°C, a jednako toksične mogu biti i visoke koncentracije aminokiselina, kao i soli organskih kiselina.

Koncentracija šećera i njihovih derivata može povećati otpornost stanica na niske temperature, ali je pritom značajna i raspodjela zaštitnih tvari unutar stanice. Toksične komponente (npr. anorganske soli) mogu smanjiti ili neutralizirati *zaštitni efekt šećera*.

Funkcionalnost membrana mogu očuvati na niskim temperaturama i *zaštitni proteini* (tzv. *antifriz proteini*) koji su 1 000 - 2 500 puta efikasniji od šećera. Ovi proteini su također u interferentnom odnosu s anorganskim solima. Neke aminokiseline (*prolin, treonin, alanin*) i soli (*acetat*) u određenim koncentracijama mogu zaštititi membrane od smrzavanja. Navedene aminokiseline djeluju kao osmoliti, ali i ROS skupljači te molekularni nadglednici stabilizacije strukture proteina, čime štite stanice od oštećenja izazvanih različitim stresovima.

Mehanizam djelovanja zaštitnih tvari (*krioprotektanata*) je sljedeći:

1. sprječavaju nespecifičnu toksičnost otopine prema membranama pri smrzavanju do neke kritične granice inaktivacije membrane
2. specifično djeluju na osjetljive membrane.

Novija istraživanja otpornosti pšenice na niske temperature omogućila su izoliranje gena odgovornih za sintezu *wcor* i *WCS proteina* (wheat cold responsive; wheat cold specific) koji su povezani s tolerancijom pšenice na niske temperature. I kod drugih biljaka otkriveni su specifični proteini. Zaštitni proteini akumuliraju se uz plazmatske membrane i štite ih od smrzavanja i isušivanja.

Druga skupina proteina, koji se induciraju kao odgovor biljaka na niske temperature, neutraliziraju reaktivne kisikove spojeve proizvedene u reakciji na stres okoliša i tako sprječavaju inaktivaciju antioksidacijskih enzima čiji je to primarni zadatak. Primjeri ove vrste enzima su superoksidismutaza (SOD), askorbat peroksidaza (APX) i glutation

reduktaza. Također, otkriveno je više proteina u apoplastu (intercelularnim prostorima) koji imaju *antifriz svojstva*.

Smrzavanje ne mora uvijek biti smrtonosno za biljku. To ovisi o niskoj temperaturi i dužini njenog trajanja, o količini vode i leda, ali i o biljnoj vrsti i fazi u kojoj je niska temperatura nastupila. Otpornost pojedinih organa iste biljke nije ista, a i biljke su zimi, nakon kaljenja, nekoliko puta otpornije nego u proljeće.

Vitrifikacija (pretvaranje vode u staklasto nekristalno stanje) smanjuje pokretljivost vode, a do nje dolazi ako se ne stvori centar kristalizacije te se spriječi rast kristala leda (kod brzog snižavanja temperature). *Vitrifikaciju* pospješuje prisustvo glicerina, šećera i nekih aminokiselina i ona može doprinijeti otpornosti biljaka na niske temperature.

Proletni usjevi često stradaju od kasnog mraza ili od niskih temperatura. Npr. sjeme kukuruza 3 dana nakon sjetve (inicirano klijanje) neće izniknuti ako se sljedećih 7 dana temperature tla spuste na 4°C. Međutim, ako se prethodno obavi *preemergentna aklimatizacija sjemena* na nisku temperaturu (aktivacija *katalaze – oksidativna stres indukcija*) sjeme kukuruza će vjerojatno preživjeti. Nakon nicanja kukuruz može izdržati nekoliko dana bez trajne štete na temperaturi od 5°C, premda će metabolizam biti gotovo zaustavljen.

U posljednje vrijeme komercijalno se primjenjuju posebni raspšivači protiv smrzavanja (kao i isušivanja visokim temperaturama ili vjetrom) koji grade tanku, biorazgradljivu (30 - 60 dana) elastičnu semipermeabilnu membranu na lišću biljaka. Membrana je transparentna za svjetlost i ne smanjuje intenzitet fotosinteze, ali snižava transpiraciju za ~ 35 %.

Svaka kultura može biti zaštićena od smrzavanja ukoliko je to ekonomski opravdano, a izbor načina zaštite od mraza je prvenstveno pitanje ekonomije. Najbolji i najskuplji sustavi zaštite od hladnoće su zaštićeni prostori, staklenici i plastenici s grijanjem, ali se oni ne mogu primijeniti na veće površine, npr. voćnjake i vinograde. Stoga pitanje gdje, kada i kako zaštititi biljke od hladnoće mora rješavati svaki uzgajivač nakon razmatranja vrijednost usjeva, troškova i tipa zaštite. Ne postoji savršena metoda za zaštitu poljskih usjeva protiv hladnoće, ali je često korisna kombinacija više metoda. Zapravo, najbolja tehnika zaštite od smrzavanja je selekcija i uzgoj tolerantnih bijnih vrsta i kultivara. Također, dobro osmišljen i kalibriran monitoring mraza može puno pomoći (termometri i alarmi).

Cilj zaštite usjeva od smrzavanja je zadržati biljke iznad njihove *kritične temperature* (temperatura pri kojoj se tkiva trajno oštete smrzavanjem) koja znatno varira te je zimi mnogo niža negoli u proljeće nakon kretanja vegetacije (Tablica 6.). Biljke aklimatizirane

na hladnoću (*kaljenje*) postupnim snižavanjem temperature tijekom više dana, bolje će podnijeti oštar mraz. Stoga, poznavanje trenutne kritične temperature te dobra prognoza temperature zraka i rosišta vrlo je važna jer će poslužiti za dobru procjenu potrebe grijanja zaštićenih prostora. Zaštitu od advektivnog smrzavanja (potpomognutog vjetrom, odnosno horizontalnim strujanjem hladnog zraka) mnogo je teže postići, negoli zaštitu od smrzavanja zbog zračenja.

Tablica 6. Raspon kritičnih temperatura (°C) nekih usjeva (FAO)

Vrsta usjeva	Temperatura (°C)		
	Minimum	Maksimum	Optimum
Riža (<i>Orza sativa</i>)	10	45	20 - 35
Pšenica (<i>Triticum aestivum</i>)	20	40	25 - 30
Kukuruz (<i>Zea mays</i>)	10	40	25 - 30
Soja (<i>Glycine max</i>)	10	35	25 - 30
Rajčica (<i>Solanum lycopersicum</i>)	11	30	15 - 27
Krastavac (<i>Cucumis sativus</i>)	18	30	25 - 30
Patlidžan (<i>Solanum melongena</i>)	15	33	20 - 25
Paprika (<i>Capsicum spp.</i>)	15	35	20 - 30
Tikvice (<i>Cucurbita moschata</i>)	15	40	20 - 25
Dinja (<i>Cucumis melo</i>)	15	35	25 - 30
Salata (<i>Lactuca sativa</i>)	4	25	15 - 20
Mrkva (<i>Daucus carota</i>)	11	30	15 - 25
Kupus (<i>Brassica oleracea var. capitata</i>)	8	35	15 - 30
Špinat (<i>Spinacia oleracea</i>)	5	30	15 - 20

Ne ulazeći u detalje agrotehnike zaštite biljaka od hladnoće, jer to nije predmet ekofiziologije, važno je naglasiti da sve metode zaštite od smrzavanja biljaka moraju uvažavati sljedeća načela:

1. dobar izbor mjesta objekta za uzgoj u zaštićenom prostoru (staklenika, plastenika i dr.) uz adekvatnu odvodnju hladnog zraka i pravilnim razmještajem objekata, vjetrobrana i ograda u prostoru kako bi se osigurala dobra „zračna drenaža“
2. korištenje topline pohranjene u atmosferi pomoću miješanja različitih slojeva hladnog zraka (npr. ventilatori, helikopteri)

3. izravno konvektivno zagrijavanje zraka (npr. grijači, plamenici, topla voda)
4. izravno radijacijsko grijanje biljaka (npr. grijači, međuredne prskalice)
5. korištenje latentne topline vode (npr. zamrzavanje vode na međurednim prskalicama ili na površini ispod krošnji voćnih vrsta)
6. korištenje latentne topline kondenzacije vode (npr. ovlaživanje, zamagljivanje, prskanje vodom)
7. sprječavanje gubitka topline zračenjem (prekrivanje biljaka, zamagljivanje)
8. korištenje topline tla (npr. golo tlo)
9. korištenje toplinske izolacije (npr. pokrivajuće pjene, sprejevi, plastenici)
10. sprječavanje preranog kretanja vegetacije (npr. međuredne prskalice u voćnjacima, vapnjenje stabala)
11. sadnja tolerantnih vrsta ili onih koje kasnije cvjetaju
12. razvoj sorti otpornih na hladnoću (oplemenjivanje, GMO).

8.2. Otpornost biljaka prema visokim temperaturama

Biljke su izložene čestim promjenama temperature, a za razliku od životinja koje imaju izvrsne mehanizme regulacije, njihova je temperatura ovisna o okolišu. Kako je trenutačno Zemlja u fazi globalnog zatopljenja, mogu se očekivati sve veće štete od visokih temperatura. Procjene pada prinosa s povećanjem temperature kreću se do 17 % za svaki 1°C.

Prema najvišoj temperaturi koju podnose, biljke se dijele na psihrofilne, poikilotermne, mezofilne (većina usjeva), termofilne i poikilohidro-regenerativne (Tablica 7.).

Temperatura biljaka najviše ovisi o vanjskoj temperaturi zraka, a jak utjecaj ima i Sunčevo zračenje te strujanje zraka (i topline). Za dobro razumijevanje toplinskog stresa potrebno je analizirati energetske bilancu, odnosno poznavati ravnotežu između dotoka toplinske energije i njenog gubitka (prijem ili zagrijavanje, gubitak ili hlađenje i latentna toplota – npr. hlađenje transpiracijom).

Smanjena sposobnost biljaka za isijavanje suvišne topline najčešće je uzrok toplinskom stresu. Naime, biljke su optimizirane za fotosintezu, odnosno apsorpciju Sunčevog zračenja, ali će se lišće izloženo direktnom sunčevom zračenju brzo i zagrijavati. Budući

da Sunčevo zračenje čini 45 % fotosintetski aktivna radijacija (FAR), 53 % je IC (infracrveno) zračenje (toplina) i 2 % UV (ultraljubičasto zračenje) biljke apsorbiraju u suvišku veliku količinu toplinske energije.

Mnogi listovi su vrlo tanki, dobro prilagođeni apsorpciji FAR, malog toplinskog kapaciteta te lako gube suvišak toplinske energije uz brze temperaturne promjene fotosintetskog aparata. Međutim, kad je temperatura okoline ista kao i temperatura lista, nema gubitka toplinske energije.

Tablica 7. Podjela biljaka prema zahtjevu za toplinom

Grupa	Obilježja	Gornja temperaturna granica (°C)
Psihrofile	– uspijevaju na niskim temperaturama (0 - 20 °C) – tolerantne na smrzavanje	15 - 20
Poikiloterme	– biljke snižavaju temperaturu svog okoliša	15 - 20
Mezofile	– biljke postižu maksimalni razvoj pri umjerenim temperaturama (10 - 30°C)	35 - 45
Termofile	razvoj na visokim temperaturama:	
	1. slab	
	a) mahovine	50
	b) vaskularne biljke	45
	2. umjeren	
a) alge	55 - 60	
b) gljive	60 - 62	
3. vrlo uspješan		
a) plavozelene alge	70 - 73	
b) fotosintetke bakterije	70 - 75	
4. kemotrofne bakterije		
5. heterotrofne bakterije	> 100	
poikilohidre / regenerirajuće biljke	– protoplazmatska otpornost na oštećenja izazvana dehidracijom – u relativno kratkom vremenu uspostavljaju metaboličku aktivnost rehidracije	0 - 100

Isparavanje vode s površine lista (transpiracija) može trošiti veliku količinu toplinske energije (latetna toplina) i tako hladiti list. Naravno, za najveću moguću transpiraciju potrebno je dovoljno raspoložive vode u tlu, a i transpiracija različitih biljnih vrsta jako se razlikuje efektom hlađenja (npr. lišće pamuka može transpiracijom sniziti

temperaturu više od 5°C). Stoga je gubitak latentne topline važna komponenta u energetske bilanci lišća, ali toplinski stres može biti i posljedica suše kad biljke nemaju mogućnost najveće moguće transpiracije.

Listovi su općenito najtopliji dijelovi biljaka što (već iznad 30°C) može negativno utjecati na fotosintezu, a da pritom rast biljaka bude veći. Također, na niskim temperaturama rast biljaka često više ovisi o temperaturi, a manje o fotosintezi. Dakle, niske temperature ograničavaju rast, a visoke fotosintezu pa su učinci toplinskog stresa izraženi najviše smanjivanjem intenziteta fotosinteze.

Živi organizmi nalaze se u vrlo velikom rasponu temperature. Primjerice, u toplim izvorima na dnu oceana organizmi žive na temperaturama > 110°C, mnogi preživljavaju na temperaturama nižim od -40°C, a mnogi su biološki aktivni na nižim od 0°C. Biološki sustavi temelje se na hidrofobnim reakcijama i vodikovim vezama unutar i među makromolekulama života. Hidrofobne interakcije, na sobnoj temperaturi, povećavaju entropiju koja je posljedica miješanja hidrofilnih i hidrofobnih tvari. Budući da je entropija živog sustava temperaturno ovisna, temperatura značajno utječe na *Gibbsovu slobodnu energiju* ($\Delta G = \Delta H + T\Delta S$). Kako su žive membrane građene iz *amfipatskih lipida* i *amfipatskih proteina* (jedan kraj je hidrofilan, a drugi hidrofoban), njihova svojstva ovise jako o temperaturi što ograničava raspon temperature njihove biološke aktivnosti.

Proteini, koji su temelj građe protoplazme, vrlo su osjetljivi na visoku temperaturu i u takvim uvjetima lako podliježu denaturaciji. Za očuvanje njihove strukture, odnosno vitalne sposobnosti, biljke su razvile više tzv. zaštitnih proteina, odnosno *proteina toplinskoga šoka* (HSP - *heat shock proteins*), jer im sinteza naglo raste u uvjetima izloženosti biljaka visokoj temperaturi, ali i osmotskom te oksidativnom stresu. HSP su podijeljeni u grupe temeljem njihove molekularne mase (npr. HSP70, HSP90, HSP100 i dr.). Neki od tih zaštitnih proteina su konstitutivni, a neki inducibilni, odnosno proizvedeni nakon indukcije gena visokom ili niskom temperaturom. U posljednje vrijeme intenzivno se proučava uloga *HSP70* (~ 15 - 30 kDa) koji je značajan zbog uloge *transkripcijskog faktora* (preko mRNA) i otuda je važan za obnovu proteina oštećenih visokom temperaturom (prisutnih kod biljaka i životinja). Zaštitni proteini toplinskoga šoka male molekularne mase smješteni su u organelama (kloroplasti, endoplazmatski retikulum, mitohondrije), a neki se nalaze i u citosolu. Smatra se da HSP male molekularne mase reguliraju toleranciju biljaka na ekstremne temperature.

Općenito, toplinski stres utječe na funkciju bioloških membrana, denaturaciju i desikaciju proteina uz pojačano stanično disanje. Temperatura od oko 50°C izaziva

koagulaciju proteina, a već pri 35 - 40°C biljke mogu odumirati zbog narušavanja fiziološko-biokemijskih procesa u pravcu sinteze otrovnih tvari. Otpornost na visoke temperature specifična je u uvjetima „vlažne suše“, odnosno situacijama kad u tlu ima dovoljno vode, ali provodni sustav biljaka zbog velike evapotranspiracije ne uspijeva nadoknaditi gubitak vode iz lišća (npr. *spavanje šećerne repe* za vrijeme toplih ljetnih dana).

Dva biljna procesa posebno su osjetljiva na toplinski stres, razvoj polena i fotosinteza, a ostali procesi, uključujući i disanje, znatno su otporniji na ekstremne temperature. Utjecaj toplinskog stresa na prinos ovisi o vremenskom rasporedu toplinskog stresa. Npr. ako je pojava stresa kod voćaka bila tijekom cvjetanja, doći će do znatnih gubitaka i pada prinosa. S druge strane, toplinski stres u bilo kojem trenutku rasta usjeva može imati veoma negativne posljedice na prinos usjeva.

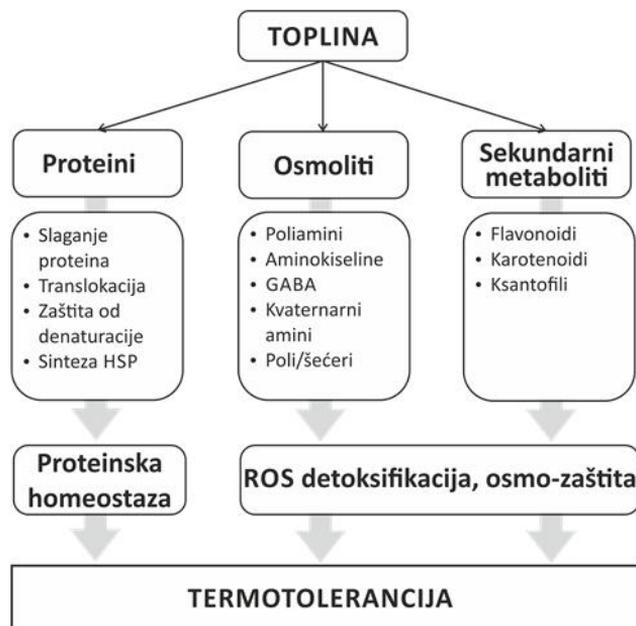
Razvoj polena posebno je osjetljiv na visoke temperature i toplinski stres. Primjerice, istraživanja su pokazala da se kod samooplodne rajčice pri temperaturi oplodnje od 29°C formira tek 10 % mase ploda u odnosu na oprašivanje kod 25°C. Međutim, ako se rajčica oprašuju na 29°C s polenom formiranim na 25°C, masa plodova je 73 %. Ovakvi rezultati jasno pokazuju da je *mikrosporogeneza* znatno osjetljivija na visoku temperaturu od razvoja plodova. Također, povišenjem koncentracije CO₂ polen formiran kod viših temperatura ima veću vijabilnost, pretpostavlja se zbog većeg sadržaja ugljikohidrata.

Osim dnevnih, vrlo su važne i noćne temperature. Povećanje noćne temperature s 20°C na 30°C kod graha, dovodi do prestanka funkcionalnosti reproduktivnog sustava. U istraživanjima provedenima na riži uzgajanoj na područjima s visokim dnevnim i noćnim temperaturama (gdje temperatura tla može prelaziti i 50°C), utvrđeno je kako dolazi do zatvaranja puči, slabijeg hlađenja biljaka transpiracijom i niske asimilacije CO₂.

Mnoga istraživanja pokazuju da je optimalna dnevna temperatura za kukuruz između 25 i 32°C, a noćna između 16 do 23°C, premda kukuruz može kratkotrajno izdržati visoku temperaturu, čak do 44°C, ali se već na 37°C zapažaju oštećenja lišća. Tako visoke temperature sve su češće zbog klimatskih promjena (zatopljenja) te maksimalne temperature za lipanj, srpanj, kolovoz i rujanj koje često prelaze 37°C (mjere se u hladu meteorološke kućice te je na suncu temperatura znatno viša). Istovremeno, u tlu se nalazi dovoljno vode, ali se biljke ne mogu dovoljno ohladiti transpiracijom, kao što i navodnjavanje može samo kratkotrajno sniziti temperaturu lišća. Također, kad je u tlu dovoljno vlage, temperatura ispod 36,5°C neće značajno utjecati na visinu prinosa kukuruza, ali će temperatura zraka viša od 34,5°C, naročito kad je relativna vlažnost

zraka niska, smanjiti vijabilnost polena (sposobnost oprašivanja) i otežati oprašivanje. Važno je naglasiti kako i visoke noćne temperature (iznad 22°C) intenziviraju procese disanja što može značajno smanjiti prinos kukuruza zbog ubrzanog sazrijevanja uz slab intenzitet nalijevanja zrna.

Visoke temperature dobro podnose *kserofite* koje su otpornije od *mezofita*, a od poljoprivrednih biljnih vrsta najotpornije su *termofilne vrste*: sirak, riža, pamuk itd. Kod djelovanja visokih temperatura na biljku, protoplazma poprima zrnatu strukturu lipoidnog karaktera, postaje viskozija, ali ponekad je konzistencija više tekuća. Također, raste propustljivost protoplazme za elektrolite i neelektrolite. Destrukcijom komponenti stanice kod visokih temperatura oslobađaju se različite fiziološki aktivne tvari, vitamini prelaze u slobodno stanje, dolazi do razgradnje klorofila i aktivacije enzima (posebice *oksidaza* koje su termostabilne 70 - 75°C). Porastom temperature značajno raste aktivnost *peroksidaza* i *citokromoksidaza* pa ukupno prevladavaju procesi oksidacije uz visok intenzitet disanja. U lišću dolazi do nakupljanja *amonijaka* kao posljedice *proteolize proteina*, koji se transportira u korijen, čija je sposobnost sinteze kod visokih temperatura narušena, pa visoke koncentracije amonijaka u lišću djeluju toksično na cijelu biljku.



Slika 93. Shema mehanizma otpornosti biljka na toplinski stres

Mehanizam otpornosti na visoke temperature (Slika 93.) sastoji se u:

- malom nakupljanju amonijaka zbog brze *reparacije proteina*

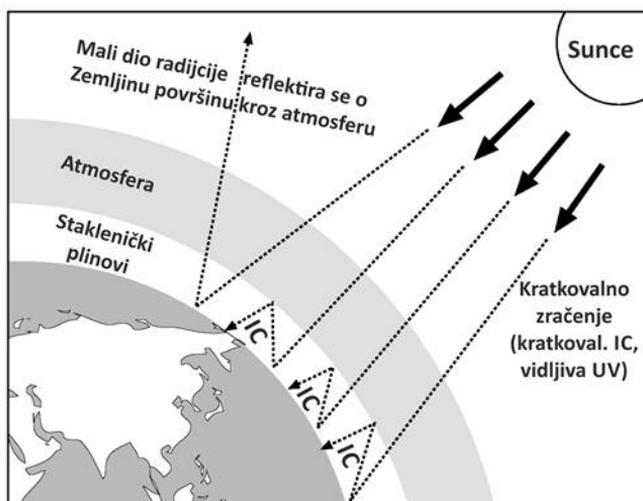
- smanjivanju koeficijenta disanja što rezultira nakupljanjem organskih kiselina koje neutraliziraju amonijak tvorbom amonijevih soli i sintezom amida
- pojačanoj transpiraciji potpomognutoj razvijenim korijenskim sustavom što snižava temperaturu lišća (za ~ 5°C)
- povećanoj viskoznosti protoplazme koja sadrži više vezane vode te je temperaturni prag koagulacije koloida znatno viši
- prema hipotezi o zaštitnoj ulozi šećera dolazi do konzerviranja strukture mitohondrija koji tako zadržavaju funkciju disanja i oksidativne fosforilacije
- pojavi pod imenom *efekat alanina*, odnosno pri višoj temperaturi ugljik se ugrađuje u *oligosaharide* (za *polisaharide* je neophodna energija ATP-a). Budući da nedostaje ATP, *fosfoglicerinska kiselina* se transformira u pravcu *fosfoenolpirogroždane kiseline*, a ova aminacijom u *alanin* koji se nagomilava štiteći biljku od samotrovanja amonijakom.
- pojačanoj sintezi *HSP* (zaštitnih proteina) i ubrzanoj obnovi oštećenih proteina.

Klimatske promjene na globalnoj razini pojačavaju tzv. *efekt staklenika* (Slika 94.) proces koji zapravo omogućuje život na Zemlji. Naime, radijaciju Sunca apsorbiraju različiti objekti ili sama površina Zemlje uz porast *temperature* (*temperatura je kvalitativna mjera, a toplina kvantitativna mjera toplinske energije*). Jedan dio te topline zatim se reemitira u svim smjerovima. Dio tog isijavanja topline s površine Zemlje reflektira se od atmosfere u kojoj tzv. staklenički plinovi (CO₂, CH₄; metan, N₂O, dušikov oksid, HFC i PFC; fluorougljici SF₆; sumporheksafluorid) ne dopuštaju gubitak topline isijavanjem u svemir.

Prijenos topline odvija se na tri načina: *kondukcija* (tok energije kroz medij, od molekule do molekule), *konvekcija* (kretanje mase, npr. zraka) i *radijacija* (elektromagnetsko zračenje). *Reemisija* (*reradijacija*) od površine i objekata je u području IC dijela spektra koji CO₂ atmosfere dobro apsorbira, a njegova koncentracija ima tendenciju porasta zbog sve većeg sagorijevanja fosilnih goriva (od 2004. godine prosječni godišnji porast je 2,1 μL L⁻¹ te trenutačno iznosi 400 μL L⁻¹).

Pojačana otpornost biljaka prema visokim temperaturama može se postići primjenom *adenina*, *kinetina*, *Zn* i *vitamina B-kompleksa* koji utječu na metabolizam nukleinskih kiselina, aminokiselina i proteina. Realno, najznačajnije agrotehničke mjere za povećanje otpornosti na visoke temperature i sušu svode se na adekvatnu gnojidbu (nepovoljan je nedostatak, ali i suvišak N) uz dobru opskrbljenost biogenim elementima, čuvanje zimske vlage konzervacijskom obradom, obradom koja omogućava prodiranje korijena u dublje slojeve tla s više vode i navodnjavanje,

odnosno opskrba biljaka vodom kako bi bile u mogućnosti transpiracijom sniziti temperaturu lišća ispod kritične granice (Slika 95.). Granične visoke temperature nekih usjeva pokazuje Tablica 8.



Slika 94. Efekt „staklenika“

Tablica 8. Granične visoke temperature nekih poljoprivrednih vrsta

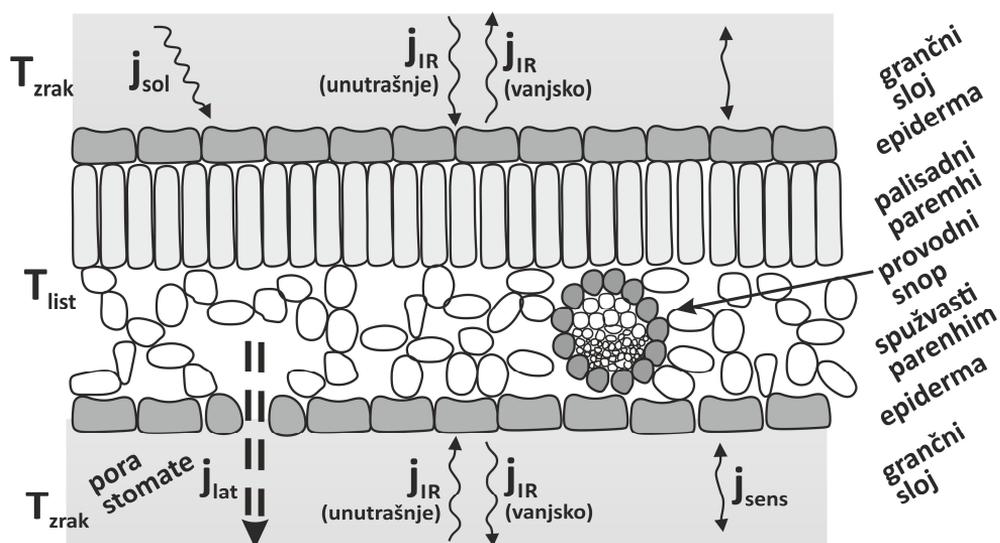
Usjev	Granična temperatura (°C)	Stadij
pšenica	26	cvjetanje
kukuruz	38	punjenje zrna
pamuk	45	cvjetanje
proso	35	mlada biljka
krumpir	30	klijanje
kupus	29	cvjetanje
kikiriki	34	prašenje
riža	34	zrioba

Latentna toplina je energija koja se oslobađa ili apsorbira u termodinamičkom sustavu tijekom procesa sa stalnom temperaturom. Tipičan primjer je promjena agregatnog stanja vode te se isparavanjem 1 g vode na 25°C troši 2 454 J toplinske energije, odnosno 35 - 50 % neto gubitka topline usjeva (i do 70 % u šumama). Stoga je disipacija topline s površine lišća direktno proporcionalna intenzitetu transpiracije (Slika 95.).

Pogrešno je mišljenje kako navodnjavanje usjeva može efikasno sniziti temperaturu lista kako bi se izbjegle štete od visokih temperatura. Zapravo, temperatura lišća pada, ali samo za vrijeme navodnjavanja, dok je produžni efekt zbog veće raspoloživosti vode

i pojačane transpiracije u uvjetima kritično visoke temperature zanemariv. Naime, transpiracijski tok vode kroz biljku nije u stanju dovoljno „rashladiti“ biljku, odnosno list na temperaturi koja je iznad kritične granice (Tablica 8.), a permanentno navodnjavanje ima previsoku cijenu (npr. smatra se kako je optimalna temperatura za početak navodnjavanja kukuruza između 28 i 30°C, a soje 27 - 29°C), ali i uzgredne štete zbog anaerobioze, ispiranja hraniva, veće osjetljivosti na patogene i dr.

Hlađenje isparavanjem vode može u voćnjacima umanjiti učinke toplinskog stresa spuštanjem temperature biljaka. Učinkovitost sustava ovisit će o relativnoj vlažnosti, brzini vjetrova i sustavu raspršivanja vode. Primjerice, kod jabuka, ovisno o sorti, temperature iznad 30°C mogu izazvati Sunčeve ožegline, a izravna Sunčeva svjetlost može podići temperaturu površine plodova iznad 50°C, premda je temperatura zraka znatno niža. Sustav za rashlađivanje treba uključiti kad temperatura plodova i/ili lišća dosegne 2°C ispod kritične temperature. Kontrola rada sustava za rashlađivanje treba biti senzorska, odnosno automatska, kako bi se izbjegli nepotrebni troškovi i izbjegao rizik kasnog pokretanja, a u voćnjaku se mora osigurati dobra drenaža i otjecanje suvišne vode. Sustav se mora primjenjivati tijekom cijelog razdoblja visokih temperatura, jer hlađeni usjev nije aklimatiziran i adekvatno zaštićen od bolesti.



Slika 95. Shematski prikaz tokova topline u listu

($j_{net} = j_{lat} + j_{sens} + j_{IR} + j_{sol}$; gustoća toka latentne topline = j_{lat} ; gustoća toka osjetne topline = j_{sens} ; gustoća toka topline dugovalnog zračenja = j_{IR} ; gustoća toka topline kratkovalnog zračenja = j_{sol}).

8.3. Otpornost biljaka prema suši

Koliko su veliki zahtjevi biljaka za vodom najbolje pokazuje činjenica da biljke C-3 tipa fotosinteze zahtijevaju 1 kg vode za sintezu 1,3 do 2,0 g ST, dok su C-4 biljke dvostruko efikasnije. U SAD-u, 40-godišnja istraživanja šteta nastalih uslijed različitih stresova pokazuju da je na prvom mjestu suša (40,8 %), drugom suvišak vode (16,4 %), trećem niska temperatura (13,8 %), četvrtom tuča (11,3 %) itd. Dakle, nepredvidljiva suša može se smatrati najvećim problemom u proizvodnji hrane.

Učinak nedostatka vode obično se zapaža smanjenim rastom što je povezano s padom intenziteta fotosinteze i poremećajem metabolizma dušika i ugljika. Reakcija biljaka na sušu je složena jer je taj stres najčešće povezan s problemima usvajanja biogenih elemenata i transportom, kako hraniva tako i asimilata, što se odražava na cjelokupan metabolizam. U proizvodnim uvjetima reakcija na nedostatak vode kombinirana je (antagonistički ili sinergistički) s drugim tipovima stresa te često može biti i „maskirana“ jer manjak vode odražava se na više načina. Naime, manji nedostatak vode utječe na povećanje vezane i pad slobodne vode u biljci što se vrlo brzo odražava na pad intenziteta fotosinteze. Jači nedostatak vode rezultira „isušivanjem“ biljaka i pojavom tzv. *točke uvenuća* koja, ovisno o nedostatku vode i svojstvima biljne vrste, odnosno kultivara, nakon nekog vremena kulminira trajnim uvenućem, tj. biljka se neće moći oporaviti ni nakon dodavanja vode. Manji nedostatak vode u duljem periodu rezultira adaptacijom biljaka na sušu (*kaljenje*), ovisno o biljnoj vrsti, odnosno njenim inherentnim odlikama tolerantnosti na nedostatak vode, prvenstveno stabilnosti tilakoidnog membranskog sustava u kloroplastima.

Vodni stres rezultira zatvaranjem puči i smanjenjem intenziteta transpiracije, padom vodnog potencijala biljnih tkiva, smanjenjem fotosinteze i, konačno, inhibicijom rasta. U biljkama se nagomilava apscizinska kiselina (ABA), prolin, manitol, sorbitol, formiraju se „spojevi hvatači“ slobodnih radikala, odnosno antioksidansi kao što su askorbat, glutation, α -tokoferol i dr., a povećava se sinteza proteina i mRNA. Također, dolazi do promjene lipida membrana i narušavanja membranske regulacije transporta tvari i vode. Ove fiziološke promjene konačno rezultiraju i morfološkim promjenama.

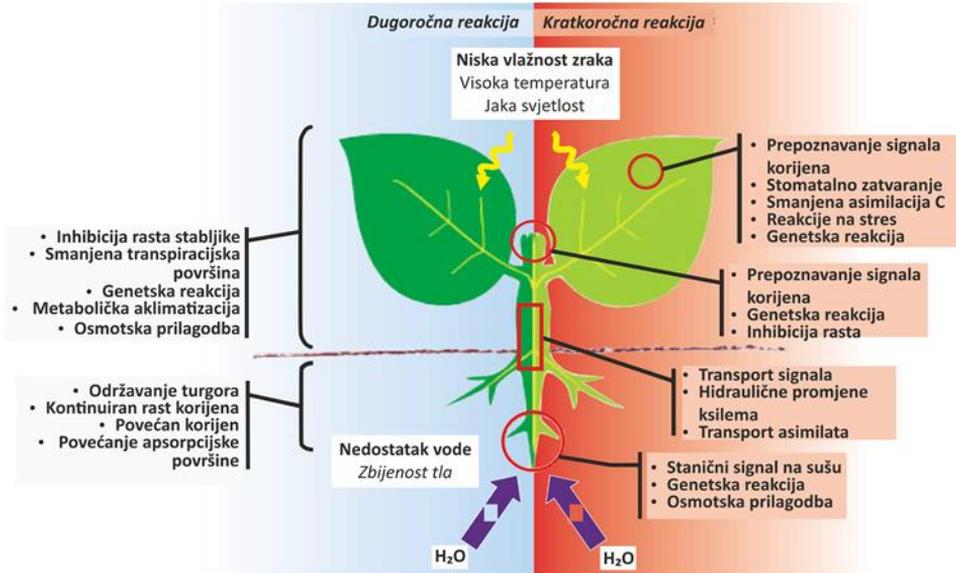
Značajnu ulogu u otpornosti na sušu i na niske temperature ima hormon *apscizinska kiselina* (ABA, *seskviterpenoid*, 15 C atoma, Slika 85.) koja se sintetizira iz karotenoida (*zeaksantina*), a čija je glavna uloga u otpadanju suviška plodova (*apscizija*) i generalno ima funkciju hormona inhibitora. Kod nedostatka vode, odnosno dehidracije biljnih tkiva, raste sinteza *apscizinske kiseline* u lišću što dovodi do zatvaranja puči i smanjene

transpiracije, smanjuje se rast izdanaka (ali ne i korijena), inducira se akumulacija rezervnih proteina u sjemenu, a zrelo sjeme prevodi u dormantno stanje.

Reakcija biljaka na sušu započinje zatvaranjem puči kako bi se spriječilo isušivanje lista i smanjila potrošnja vode (Slika 96.). Međutim, mnoge biljke gube vodu kroz puči jer one ostaju otvorene, a i velik se dio vode gubi preko epiderme kroz kutikulu, posebice ukoliko je kutikula tanka. Biljke otpornije na sušu u pravilu imaju debele kutikule slabo propusne za vodu. Gubitkom vode iz lista turgor pada i biljke počinju venuti (neke uvijaju lišće da smanje gubitak vode). Venjenje ili kovrčanje lišća ima funkciju zaštite fotosintetskog aparata od izravne sunčeve radijacije. Zatvaranjem puči stopa iskorištenosti elektrona u fotosintetskoj redukciji ugljika i fotorespiracijskoj oksidaciji ugljika se smanjuje, a povećava se ATP/ADP omjer. U FS II zeaksantin blokira prijenos elektrona te se suvišna energija emitira uglavnom kao toplina, a dijelom kao fluorescentno svjetlo (nefotokemijsko gašenje). Povećanje nefotokemijskog gašenja, kad je energija fotona veća od potrebe RuBisCO (enzim Ribuloza-1,5 - difosfat karboksilaza oksigenaza), zapaženo je u uvjetima suše, fotooksidativnog stresa i solnog udara uz degradaciju D₁ proteina FS II, dok je ciklični prijenos elektrona u FS I tek malo smanjen. Treba naglasiti da su fotosustav II (FS II) i tamna faza fotosinteze (Calvinov ciklus) otporni na nedostatak vode, ali zato raste intenzitet fotorespiracije uz porast enzimske aktivnosti SOD (superoksid dismutaze).

Biljke koje su tolerantnije na sušu posjeduju sposobnost regulacije otvaranja i zatvaranja puči čime se smanjuje potrošnja vode, ali i usvajanje CO₂. Zanimljivo je kako primjena citokinina može umanjiti efekte suše jer dolazi do formiranja posebnog tipa kloroplasta („sunčani“ tip).

Mehanizam adaptacije na nedostatak vode je višeslojan (Slika 96.). Na staničnoj razini biljke pokušavaju ublažiti vodni stres promjenom metabolizma. Naime, mnogi dijelovi biljke mogu preživjeti dehidraciju, ali u različitoj mjeri. Kritična razina vode je 0,3 g H₂O g⁻¹ ST. Daljnju dehidraciju biljne vrste različito podnose. Zatim, nakupljanje tvari koje povećavaju osmotsku vrijednost protoplazme je gotovo univerzalni mehanizam tolerancije biljaka na nedostatak vode. Također, jedan od mehanizama je i nefotokemijska apsorpcija svjetlosti klorofilom (*nefotokemijska fluorescencija gašenja*) koja se emitira kao toplina. Osim disipacije topline, „rasipanje“ viška energije pri zatvorenim pučima može biti preko ATP i NADPH. U procesu očuvanja strukture životno važnih membrana uključena je i ABA, šećeri (za koje se smatra da nakon gubitka vode očuvaju proteinsku konformaciju zamjenjujući izgubljene molekule vode), različiti proteini, posebice niske molekularne mase (HSP).



Slika 96. Opća shema mehanizma otpornosti biljaka na sušu

Otpornost (tolerantnost) prema suši sastoji se iz otpornosti na visoke temperature i otpornosti na nedostatak vode. Otpornost biljaka prema suši razvija se tijekom *filogeneze*, ali je i vrlo važna adaptacija tijekom *ontogeneze*. Veliki značaj u otpornosti prema suši imaju koloidno-kemijska svojstva protoplazme kao što su viskoznost, elastičnost i količina vezane vode. Izloženost biljaka suši najtočnije se procjenjuje iz odnosa stvarne (T = izmjerena ili relativna transpiracija) i maksimalno moguće transpiracije (T_p):

$$\frac{T}{T_p} = 1 - CWSI \quad (45)$$

gdje je: $CWSI$ = indeks vodnog stresa (*crop water stress indeks*) koji se kreće između 0 i 1; kad je veći od 0,15 biljke već trpe zbog nedostatka vode.

U nedostatku vode smanjuje se sintetska sposobnost biljaka, dolazi do povećane *hidrolize* proteina, veća je aktivnost *oksidaza* uz porast intenziteta disanja te se konačno smanjuje fotosintetska aktivnost. Također, usporava se fosforilacija šećera što smanjuje količinu *organofosfornih spojeva*, smanjen je sadržaj ATP, a povećava se sadržaj nekih šećera (glukoza i fruktoza), manja je količina organskih kiselina *Krebsovog ciklusa* i aminokiselina, dok se CO₂ više uključuje u *jabučnu*, a manje u *asparaginsku kiselinu* uz usporen transport asimilata.

Otpornost biljaka na sušu ogleda se u sposobnosti neutralizacije nepovoljnih promjena metabolizma, tj. u održavanju visoke sintetske sposobnosti, a za ovu otpornost od

posebnog je značaja razvijenost korijenskog sustava, anatomska struktura biljnih tkiva i stadij razvitka. Visok sadržaj osmotski aktivnih tvari u stanicama, posebice K^+ , ali i drugih iona, osigurava bolju *hidratiziranost* i veću *retenciju* vode u biljkama preko regulacije membranskog transporta i mehanizma rada puči.

U uvjetima suše biljke sintetiziraju u svojim stanicama niz različitih spojeva poznatih kao *kompatibilne otopljene tvari* (ili *osmoprotektanti*) koje im pomažu u prevladavanju stresa izazvanog nedostatkom vode i/ili visoke koncentracije soli. Općenito, osmoprotektanti su dobro topljivi i ne djeluju inhibitorno na druge komponente stanice. U kompatibilne otopljene tvari pripadaju aminokiseline (najčešće *prolin* i *citruilin*), *onium ioni* (npr. *glicin-betain* i *3-dimetilsulfonopropionat*), *monosaharidi* (*fruktoza*), alkoholi (*manitol* i *pinitol*), di- i oligosaharidi (*saharoza*, *trehaloza* i *fruktan*).

Sve više ima dokaza da akumulacija kompatibilnih otopljenih tvari u biljkama povećava toleranciju biljaka na različite vrste stresova, kao što su suša, visoke temperature i visoka koncentracija soli u tlu. Zapravo te tvari djeluju kao osmoregulatori jer njihova visoka topljivost u vodi djeluje kao zamjena za molekule vode otpuštene iz lišća transpiracijom. U nekim slučajevima kompatibilne otopljene tvari uklanjaju kisik ili djeluju kao termostabilizatori. Visoke koncentracije kompatibilnih otopljenih tvari povećavaju osmotski tlak unutar stanica, a njihova visoka hidrofilnost pomaže u održavanju turgora te štite biljke od gubitka vode iz lišća u uvjetima suše.

Kompatibilne otopljene tvari, zbog svojih iznimnih hidrofilnih svojstava, mogu zamijeniti molekule vode oko nukleinskih kiselina, proteina i staničnih membrana za vrijeme suše. Također, uz nedostatak vode raste koncentracija iona unutar stanica što može destabilizirati makromolekularnu strukturu protoplazme te osmoprotektivne tvari tada mogu spriječiti interakciju između tih iona i staničnih komponenti. Primjerice, poznato je da glicin-betain i prolin stabiliziraju aktivnost RuBisCO pri visokim koncentracijama NaCl. Također, glicin-betain stabiliziraju FS II superkompleks pri visokim koncentracijama NaCl.

Suša čini štete i na staničnim membranama promjenom njihove ion selektivne propustljivosti pri čemu fruktozani (i druge kompatibilne otopljene tvari) imaju sposobnost stabilizacije fosfatidilkolina liposoma pri niskim temperaturama.

Zatvaranjem puči u uvjetima suše kako bi se izbjegao velik gubitak vode transpiracijom zaustavlja usvajanje CO_2 što prekida korištenje Sunčeve energije za potrebe fotosinteze, a njen suvišak troši se na formiranje molekula aktivnog kisika u kloroplastima. Za razgradnju superoksida i vodikovog peroksida zaduženi su specifični enzimi. Međutim, biljke ne posjeduju enzime za razgradnju hidroksilnih radikala te su to najopasniji od

svih oblika aktivnog kisika. Ipak, neke kompatibilne otopljene tvari, npr. prolin i citrulin, funkcioniraju kao čistači hidroksilnih radikala.

Korijen može prepoznati nedostatak vlage u tlu i tada raste u smjeru s više vode (*hidrotropizam*) te signalizira biljci opasnost od suše. Mehanizam prepoznavanja nedostatka vlage još uvijek nije jasan. Pretpostavlja se da korijen raspolaže osmosenzorima (npr. histidin kinaza) koji stimuliraju sintezu kompatibilnog glicerola, a ulogu glavnog signala manjka vode iz korijena ima abscizinska kiselina (ABA). Nakon što korijen prepozna nedostatak vode u tlu, sintetizira se ABA pod utjecajem ekspresije gena za sintezu 9-cis-epoksikarotenoid dioksigenazu kao ključnog enzima ABA sinteze.

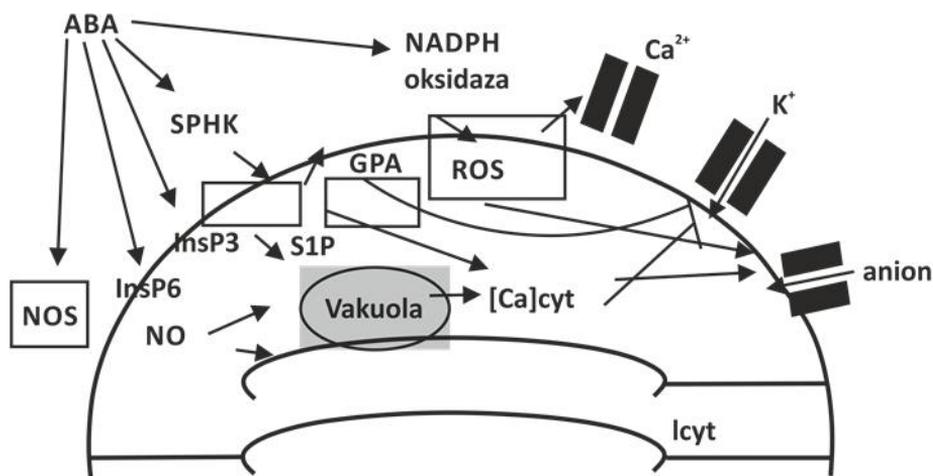
ABA se prenosi do lišća vaskularnim tkivima, veže se na površine plazmatskih membrana (proteinski receptor), povećava njihovu propustljivost i tako djeluje na zatvaranje puči. Naime, ABA inducira „odljev“ K^+ iz stanica zapornica, ali i aniona, pada koncentracija saharoze i malata što smanjuje otvor puči i sprječava gubitak vode transpiracijom (Slika 97.). Zapravo, stanice zapornice integriraju vanjske i unutarnje informacije, npr. intenzitet i kakvoću osvjetljenja, razinu CO_2 , vlagu zraka i deficit difuznog tlaka (DDP) između lista i atmosfere.

Ioni kalcija (Ca^{2+}), *dušikov oksid* i *inozitol* (slika 97.) imaju ulogu „drugog glasnika“. Dušikov oksid (NO) je plinoviti slobodni radikal, u odnosu na druge slobodne radikale dugog vremena poluraspada. To je najmanja diatomna molekula velike sposobnosti difuzije te lako migrira kroz lipidni matiks bioloških membrana. Lako reagira s kisikom (O_2) gradeći NO_2^* , N_2O_3 i N_2O_4 , te lako s O_2^* gradi nestabilni peroksinitrit ($ONOO^-$) koji u reakciji s tiolnim grupama proteina i polunezasićenim ostacima masnih kiselina radi ozbiljnu štetu biostrukture stanica. *Inozitol* $C_6H_{12}O_6$ ili $(-CHOH)_6$ je ugljikohidrat premda nije klasični šećer i ima važnu ulogu kao sekundarnih glasnika u eukariotskim stanicama. Također, inozitol je važna strukturna baza u tvorbi *inozitol fosfata*, fosfatidilinozitol (PI) i fosfatidilinozitol fosfat lipida (PIP). U biljkama heksafosfati inozitola (fitinska kiselina i fitati) ima važnu ulogu kao rezerva fosfora.

Premještanje kalcijevih iona iz vakuole u citosol i intercelularne prostore pod utjecajem ABA vrlo brzo povećava njihovu koncentraciju (u nekoliko minuta), pri čemu oni potiskuju kalijeve ione i aktiviraju anionske kanale.

Kompleksan i višestruk način signalizacije opasnosti od suše i složen kemizam reakcije biljaka podržan je većim brojem gena za sintezu potrebnih komponenti mehanizma otpornosti na sušu. Prema osjetljivosti gena na ABA indukciju, dijele se u dvije grupe: ABA ovisni i ABA neovisni geni.

Na temelju potrebe za vodom biljke se dijele u tri grupe: hidrofite, mezofite (većina usjeva, voća i povrća) i kserofite od kojih neke imaju jedinstvene mehanizme i visoku otpornost na sušu te će svakako biti predmet budućih istraživanja.



Slika 97. ABA signalizacija u stanicama zapornicama

(ABA = abscizinska kiselina, NOS = dušik oksidaza-sintaza, NO = dušikov oksid; InsP6 = mioinozitol heksakisfosfat, InsP3 = inozitol 1,4,5-trisfosfat, SPHK = sfingozin kinaza, S1P = sfingozin-1-fosfat, GPA = heterotrimetrični G protein (α podjedinica), $[Ca^{2+}]_{cyt}$ = Ca^{2+} u citosolu.

U sprječavanju rizika od štetnih posljedica *poljoprivredne suše* (kratkoročnog manjka vode u površinskom sloju tla koji se događa u kritično vrijeme za razvitak biljaka), koja se ne podudara uvijek s pojavom *meteorološke*, *hidrološke* i *sociološko-ekonomske suše* (Slika 98.), primjenjuje se niz različitih metoda prevencije koje moraju biti planirane i pripremljene unaprijed. Meteorološka suša je prirodni događaj, posljedica klimatskih uzroka koje su različite po pojedinim regijama. Naime, nestašica vode označava manjak vode u odnosu na potrebe, dok je suša privremeno smanjenje prosječne raspoloživosti vode. Suša je prirodni dio klime i javlja se u gotovo svim klimatskim zonama, ali njezini štetni učinci nisu svugdje jednaki. Suša se kategorizira kao hidrometeorološka opasnost, odnosno opasan fenomen koji snažno utječe na zdravlje ljudi, izaziva materijalnu štetu, osiromašuje stanovništvo, izaziva socijalni i gospodarski poremećaj i čini štetu okolišu.

Zeoliti su povećana grupa prirodnih, superporoznih minerala (~ 250), poznatih kao „molekularna sita“, iz grupe *hidratiziranih alumosilikata*, odnosno *tektosilikata*, a najčešće se primjenjuje *klinoptilolit* $[(Na_3K_3)(Al_6Si_{30}O_{72}) \times 24H_2O]$. Zbog velike unutarnje apsorpcijske površine (400 - 600 $m^2 g^{-1}$) i znatnog negativnog naboja (~ 2,25 mekv g^{-1}), zadržavaju katione u zoni korijena u izmjenjivom (lakousvojim obliku) uz sprječavanje

gubitaka amonijskog dušika, kalija i većine mikroelemenata. Također, zadržavaju i pesticide uz njihovu veću učinkovitost. Smatra se da zeoliti:

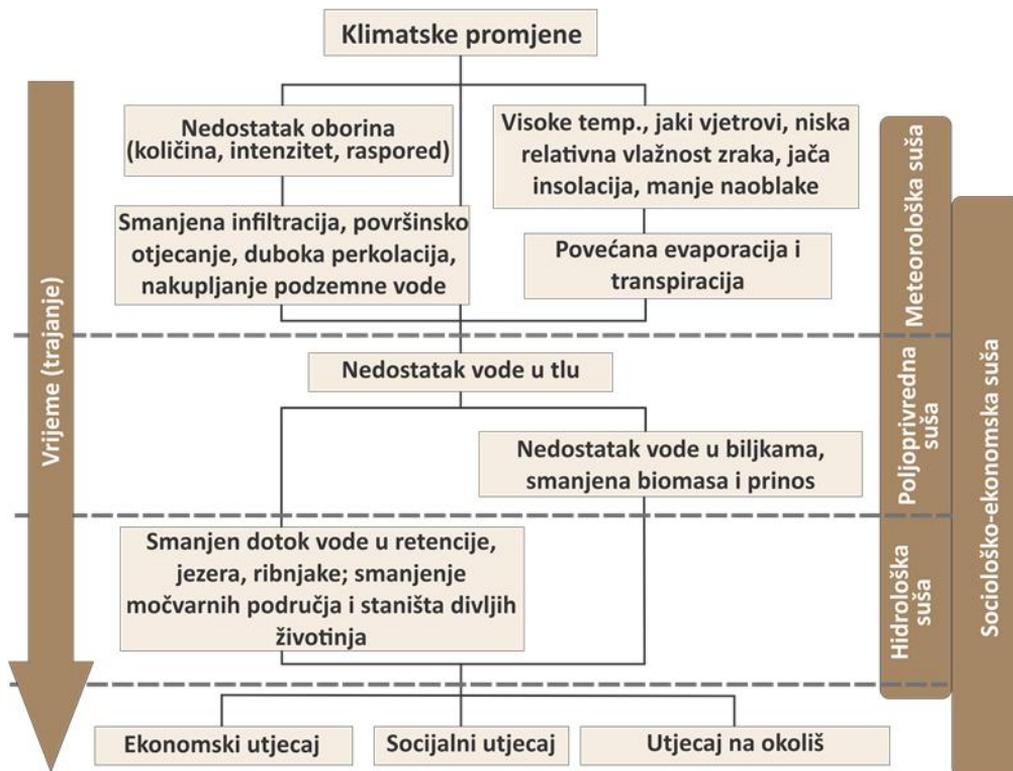
- omogućuju bolji rast biljaka
- poboljšavaju učinkovitost i vrijednost gnojiva
- poboljšavaju infiltraciju i zadržavanje vode u tlu
- povećavaju prinos
- zadržavaju hranjive tvari u stajskom gnoju
- dugoročno povećavaju sorptivna svojstva tla i smanjuju gubitke hranjivih tvari u tlu.

Smjesa gnojiva i zeolita može dati isti prinos uz primjenu manje doze gnojiva zbog smanjenih gubitaka amonijskog dušika *volatizacijom* (hlapljenjem) i ispiranjem. Osim toga, zeoliti zadržavaju i vodu i hraniva u zoni korijena, što je naročito povoljno kod primjene fertirigacije sustavima *kap po kap*. Zeoliti se primjenjuju u količini 2 do 10 kg po stablu kod zasnivanja trajnih nasada, a uspješno se koriste u uzgoju različitih kultura, uključujući žitarice, povrće i dr.

Zeoliti nemaju čudotvoran učinak niti imaju magična svojstva. Naime, oni mogu zadržavati vodu, prosječno 55 g vode na 100 g (~ 60 % svoje težine), zbog porozne kristalne strukture i tako osiguravaju dugotrajnu vlagu u zoni korijena tijekom sušnog razdoblja. Da bi primjena zeolita imala očekivani učinak, trebalo bi ih primjenjivati u meliorativnoj dozi, npr. 10 t ha⁻¹, pa i tada to odgovara količini od svega ~ 5,5 mm oborina, što je zaista vrlo malo. Primjena od nekoliko stotina kg ha⁻¹ (čiji oranični sloj teži ~ 4 500 000 kg ha⁻¹) ne može dati primjetan učinak, svakako nesrazmjeran ulaganju (cijena mu je vani US \$ 50 - 400 po toni, ovisno o kakvoći i granulaciji).

Sprječavanje negativnog utjecaja suše bez navodnjavanja moguće je uz povećanje organske tvari, odnosno humusa u tlu (što baš i nije lako postići, ali je moguće): Povećanje sadržaja humusa u tlu puno je efikasnije od primjene zeolita, hidrogelnih kristala (koji mogu apsorbirati do 500 puta veću količinu vode od svoje mase) i drugih materijala koji povećavaju hidrofilnost tla jer može značajno umanjiti posljedice suše. Humus zadržava vodu u omjeru 1 : 2,6 do 1 : 6, te uz omjer 1 : 4 (najčešće je znatno veći) i uz sadržaj humusa u tlu od 2 % (~ 90 000 kg humusa po ha do dubine od 30 cm) veže ~ 360 000 kg vode ha⁻¹ (36 dm³ m⁻² ili 36 mm oborina). Ako bi se povećala koncentracija humusa u tlu s 2 na 3 % (što je moguće postići promjenom prakse, kao i održati tu razinu) dolazimo do 540 000 kg ha⁻¹ zadržane vode u tlu, odnosno ekvivalentu od 54 mm oborina (što je približno jedan do dva obroka navodnjavanja). Naravno, retencija vode u tlu ne ovisi samo o sadržaju humusa, već i o njegovoj strukturi (zapremini mikropora, odnosno kapilara) te je kapacitet humoznog tla daleko veći (u

prosijeku 5 - 10 puta) od navedene količine zadržane vode samo humusom. Dakle, porast sadržaja humusa u tlu značajno će umanjiti negativne efekte suše, ovisno o kemijsko-fizikalnim svojstvima tla, rasporedu oborina i potrebi usjeva za vodom u periodu suše.



Slika 98. Odnos između meteorološke, poljoprivredne, hidrološke i sociološko-ekonomske suše

Također, u posljednje vrijeme vrlo su žustre rasprave o potrebi navodnjavanja (ne natapanja jer je to samo vid navodnjavanja s površinskim dovođenjem i gravitacijskom raspodjelom vode po parceli). Koliko je štetno paušalno davati ocjene o potrebi navodnjavanja, pokazuje ovaj primjer:

Na području općine Belišće (Gat) izgrađen je sustav za navodnjavanje 500 ha poljoprivrednih površina i u funkciji je već 3 godine. To je stajalo gotovo 50 mil. kuna, odnosno 100 000 kn po hektaru, a jedan hektar zemljišta na tom području ima trostruko nižu cijenu od ulaganja u sustav za navodnjavanje po hektaru. Stoga, prije investicije u hidrotehničke zahvate treba stručno i odgovorno elaborirati opravdanost takvog ulaganja i razmotriti neke od jeftinijih, ali učinkovitih agrotehničkih mjera.

U sprječavanju štetnih efekata od suše pomaže dobra, pravovremena i adekvatna obrada tla (konzervacijska obrada, duboka zimska brazda uz njeno rano „zatvaranje“, podrivanje i sprječavanje zbijanja te formiranja nepropusnih slojeva za vodu, uređenje tla, npr. „gusta“ kanalska mreža s vodom u kanalima, terasiranje nagnutih terena, organska gnojidba, sideracija, rotacija usjeva, sjetva pokrovnih usjeva, malčiranje, ranija sjetva proljetnih usjeva, a kasnija ozimih i dr.). Primarna obrada tla iznimno povećava retencijski kapacitet tla za vodu, ali i omogućuje duboko prodiranje korijena do dubljih, vlažnijih slojeva tla, dok unos organske tvari poboljšava strukturu tla i omogućuje veći retencijski kapacitet tla za vodu.

Dobra praksa za očuvanje vode je obrada koja favorizira infiltraciju kiše u tlo, skladištenje vode u zoni korijena, sprječavanje površinskog otjecanja i kontrolu gubitaka evapotranspiracijom (iz tla i korovima). Međutim, rezultati agrotehnike ovise o fizikalno-kemijskim svojstvima tla, orografiji, klimi i vrsti oruđa koje se primjenjuje u obradi pa nema jedinstvene recepture kako očuvati vodu u tlu za period kad je biljkama najpotrebnija i postići dobar prinos i u „sušnim godinama“. Važno je naglasiti da se dobra agrotehnika u prevenciji zaštite od suše najčešće znatno razlikuje od uobičajene prakse lokalnih poljoprivrednika te su prethodna ispitivanja u tom pravcu važna i neophodna. Međutim, temeljna načela za očuvanje vode u tlu imaju opće značenje, bez obzira na veličinu farme, vuče oruđa za obradu ili lokanih agroekoloških uvjeta.

8.4. Otpornost biljaka na anaerobiozu (hipoksija i anoksija) I fizikalni stres

Cjelokupan metabolizam, kako energije tako i tvari, ovisi o atmosferskom kisiku s kojim organska tvar stupa u egzergone reakcije pri čemu nastaje ATP, glavni izvor energije koji je pogon za anaboličke aktivnosti izgradnje organske tvari i život. Oksidacija ugljikovih spojeva postiže se kroz kontrolirano enzimsko uklanjanje ugljikovog dioksida, protona i elektrona. Kod eukariota prijenosom elektrona niz gradijent njihovog potencijala, sve do kisika, u terminalnoj fazi nastaje voda uz aerobnu sintezu ATP-a. To vrijedi i za tvorbu NAD, glavnog pokretača kaskadnog kretanja elektrona nastalih oksidacijom ugljikovih spojeva.

Otpornost biljaka na nedostatak kisika (*anaerobioza – nedostatak kisika, anoksija – potpuni nedostatak kisika, hipoksija – podoptimalna dostupnost kisika*) ovisi o biljnoj vrsti i sorti, ontogenezi, temperaturi, trajanju anaerobioze te o otpornosti organa koji je u anaerobnim uvjetima. Neke bakterije mogu razgrađivati organsku tvar i bez

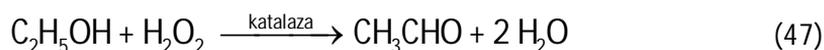
prisutnosti kisika, npr. redukcija sulfata, metanogene bakterije i dr. Međutim i niz viših biljka se kroz evoluciju prilagodio anaerobnim uvjetima (močvarne biljke, biljke tundri, riža i dr. koje su razvile aerenhim za dovođenje kisika iz atmosfere u korijen) u kojima, manje-više, dobro uspijevaju čitav životni ciklus ili samo epizodno (npr. kod poplava, ispod snijega, pokorice itd.). Općenito, tolerantne vrste na anaerobiozu sposobne su u kratkom vremenu promijeniti svoj metabolizam i dobro podnose manjak kisika. Čak i vrste koje su netolerantne na anaerobiozu posjeduju neku vrstu otpornosti na kraći, odnosno sezonski nedostatak kisika.

U anaerobnim tkivima, zbog nemogućnosti odvijanja Krebsovog ciklusa (oksidativne faze disanja), glikoliza, koja je fakultativno anaeroban proces, završava sintezom etanola, toksičnog za biljke, posebice fine membranske strukture. Stoga proizvedeni etanol biljke moraju neutralizirati *postanoksičnom* oksidacijom željeza:



($\text{O}_2^{\bullet -}$ = slobodni kisikov radikal; SOD = superoksid dismutaza)

Zatim etanol reagira s vodikovim peroksidom uz posredovanje katalaze te nastaje acetaldehid:



Mnoge se vrste pak oslanjaju na antioksidanse poput askorbinske kiseline, α -tokoferol i glutation. Askorbinska kiselina i glutation su česti biološki antioksidansi i njihova uloga u suzbijanju postanoksioze davno je dokazana. U uvjetima *anaerobnog stresa* (poplava, ledena kora, pokorica i sl.) zapaža se akumulacija *gama-aminobutirata* (GABA; neproteinska aminokiselina) izazvana pojačanom aktivnošću *glutamat dekarboksilaze* zbog acidifikacije citoplazme (pH ~ 5,8):



Smatra se da akumulacija *gamma-aminobutirata* aktivno doprinosi regulaciji pH protoplazme jer se transaminacijom može *prevesti piruvat* do *alanina* ili *alpha-ketoglutarat* do *glutamina* uz pomoć glutamat dehidrogenaze:

$\text{NH}_3 + \alpha\text{-ketoglutarat} + \text{NADH} \Leftrightarrow \text{glutamat} + \text{NAD}^+$) i dalje do sukcinata preko sukcinil semialdehida uz pomoć sukcinil semialdehid dehidrogenaze koja potječe iz mitohondrija i podiže pH-vrijednost sredine. GABA metabolizam predstavlja šant ili premosnicu u Krebsovom ciklusu (Slika 99.) koji se javlja kao alternativni put u

anaerobiozi. Acidifikacija protoplazme, kao posljedica anaerobioze, povećava količinu iona kalcija (Ca^{2+}) u citosolu i ubrzava njegovo premještanje u lišće što potpomaže aktivaciji većeg broja procesa kao odgovor na stres.

Šant (alternativni ili paralelni put metabolizma) GABA (Slika 99.) sastoji se od tri enzima: Glutamat dekarboksilazni enzim (GAP) u citosolu katalizira nepovratnu dekarboksilaciju glutamata za proizvodnju GABA pomoću Ca^{2+} -kalmodulin (CAM) kompleksa. GABA se zatim transportira u mitohondrije gdje se transformira u sukcinilsemialdehida GABA transaminazu koristeći ili α -ketoglutarat (GABA-TK) ili piruvat (GABA-TP) kao aminokiselinski akceptor. Sukcinilsemialdehida tada reducira sukcinilsemialdehid dehidrogenaze (SSADH) do sukcinatne kiseline koji ulazi u ciklus trikarboksilnih kiselina (TCA). ATP i NADH mogu inhibirati aktivnost enzima SSADH. Sukcinil-CoA ligaza i α -ketoglutarat dehidrogenaze (α -KGDH) zaobilaze GABA šant TCA i predstavljaju senzore oksidativnog stresa. Sukcinilsemialdehid može zamijeniti redukciju γ -hidroksimaslačne kiseline (GHB) preko sukcinilsemialdehida reduktaze (SSR), lokaliziranih u citosolu životinjskih stanica i biljaka. GHB se smatra neurotransmitterom, dok je njegova uloga u biljkama još nepoznata.

Biljke različito reagiraju na anaerobiozu, npr. korijen riže bolje se razvija u uvjetima poplavljenosti, topola podnosi stajaću vodu samo neko vrijeme, dok joj anaerobioza uz protjecanje vode ne šteti. Veliki broj biljnih vrsta odumire nakon 5 - 10 dana poplavljenosti. Sjeme različitih vrsta, sorata i hibrida različito podnosi potapanje u vodu što ovisi o kemijsko-strukturnim svojstvima sjemena.

Specifičnost fiziološko-biokemijskih procesa u periodu anoksije odnosi se prvenstveno na glikolitički i respiratorni mehanizam. Otpornost na anaerobiozu temelji se na adaptivnim procesima koji ograničavaju alkoholno vrenje. Hipoteza otpornosti biljaka na anaerobne uvjete može se ukratko ovako objasniti:

- U anaerobiozi, na posljednoj etapi glikolize, dio *fosfoenolpiruvata* se s CO_2 i *fosfoenolpiruvatkarboksilazom* transformira u *oksaloctenu kiselinu*, a ona se *malatdehidrogenazom* reducira u *malat*.
- Biljke neotporne na anaerobiozu imaju visoku aktivnost *malatnih enzima* i *alkoholdehidrogenaze* koja se inducira prisutnošću *acetaldehida* i ubrzava se glikoliza ($\text{malat} \Rightarrow \text{piruvat} \Rightarrow \text{acetaldehid} \Rightarrow \text{etanol}$).
- Dakle, neotporne biljke nakupljaju piruvat i etanol (toksičan), dok odporne nakupljaju netoksičan malat.
- Od usjeva najmanje su na hipoksiju tolerantni krumpir, ozime žitarice i leguminoze. Većina usjeva neće klijati kad u tlu nema dovoljno kisika, a riža je izuzetak i sposobna

je sintetizirati α -amilazu u uvjetima anoksije. Kod uzgoja krumpira, zbog njegove osjetljivosti na hipoksiju, tradicionalno se sadi plitko i zagrće u izdignute redove.

- Istraživanja su pokazala da ABA može imati važnu ulogu u poticanju kukuruza na otpornost prema anaerobiozi, vjerojatno utjecajem na povećanje aktivnosti enzima dehidrogenaze i to prije anoksičnog stresa.

Anaerobni uvjeti mogu nastati iz više razloga, kao pogreške u agrotehnici (zbijanje primjenom teških strojeva, posebice na vlažnom tlu teže teksture, formiranje tabana pluga ili tanjurače kod višekratne jednake dubine obrade i sl.), velikom količinom padalina i saturacijom tla vodom, posebice na neuređenim tlima bez dobre odvodnje, poplavama i ležanjem vode na dijelu proizvodne parcele, zbog plitkog nepropusnog horizonta kod nekih tipova hidromorfni tala, ispod pokorice i ledene pokorice na snijegu iznad ozimih usjeva, smrzavanjem kiše na usjevu itd.

Zbijanje tla može se definirati kao povećanje njegove gustoće (g cm^{-3}) i treba ga smatrati jednom od najvećih opasnosti za plodnost tla, a primjenom odgovarajuće agrotehnike može se pak znatno ublažiti ili čak izbjeći. Naime, zbijanje tla ovisi o više čimbenika od kojih su najvažniji: tip i tekstura tla, sadržaj organske tvari, klima, biljni pokrov, agrotehnika i topografija. Dakle, rizik pojave zbijenosti je funkcija tipa tla, teksture, režima vlage i agrotehnike, odnosno zbijanje je vjerojatnije kada se vlažno tlo „gazi“ teškim strojevima, a može biti plitko (npr. taban pluga i/ili tanjurače) i dubinsko na težim, glinovitim tlima (zbog prirodnog procesa migracije gline u dublje slojeve u kombinaciji s gaženjem i/ili neadekvatnom obradom).

Stupanj anaerobioze lako se utvrđuje elektrometrijskim mjerenjem oksidoredukcije u tlu (Eh), ali se problem manjka kisika može posredno utvrditi i mjerenjem volumne mase tla, zbijenosti tla – penetrometrom, poroziteta tla, sadržaja vode u tlu i na druge načine. Naime, kada je manje od 10 % pora tla ispunjeno zrakom, biljke već imaju probleme (*hipoksija*), a kad je popunjenost pora ≤ 4 %, nastupaju ozbiljni poremećaji metabolizma (*anoksija*). S povećanjem temperature raste opasnost od nedostatka kisika jer se kisik bolje otapa u vodi na nižim temperaturama ($1,6\% \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$).

Ovisno o oksido-redukcijskom potencijalu (Eh), zone oksido-redukcije u tlu su:

- redukcija kisika: $\text{Eh} \geq +300$ mV (*aerobna respiracija*)
- redukcija nitrata i Mn^{4+} : $\text{Eh} = +100$ do $+300$ mV (*fakultativna anaerobna respiracija*)
- redukcija Fe^{3+} : $\text{Eh} = -100$ do $+100$ mV (*fakultativna anaerobna respiracija*)
- redukcija sulfata: $\text{Eh} = -200$ do -100 mV (*anaerobna respiracija*)
- nastanak metana: $\text{Eh} \leq -200$ mV (*anaerobna respiracija*).

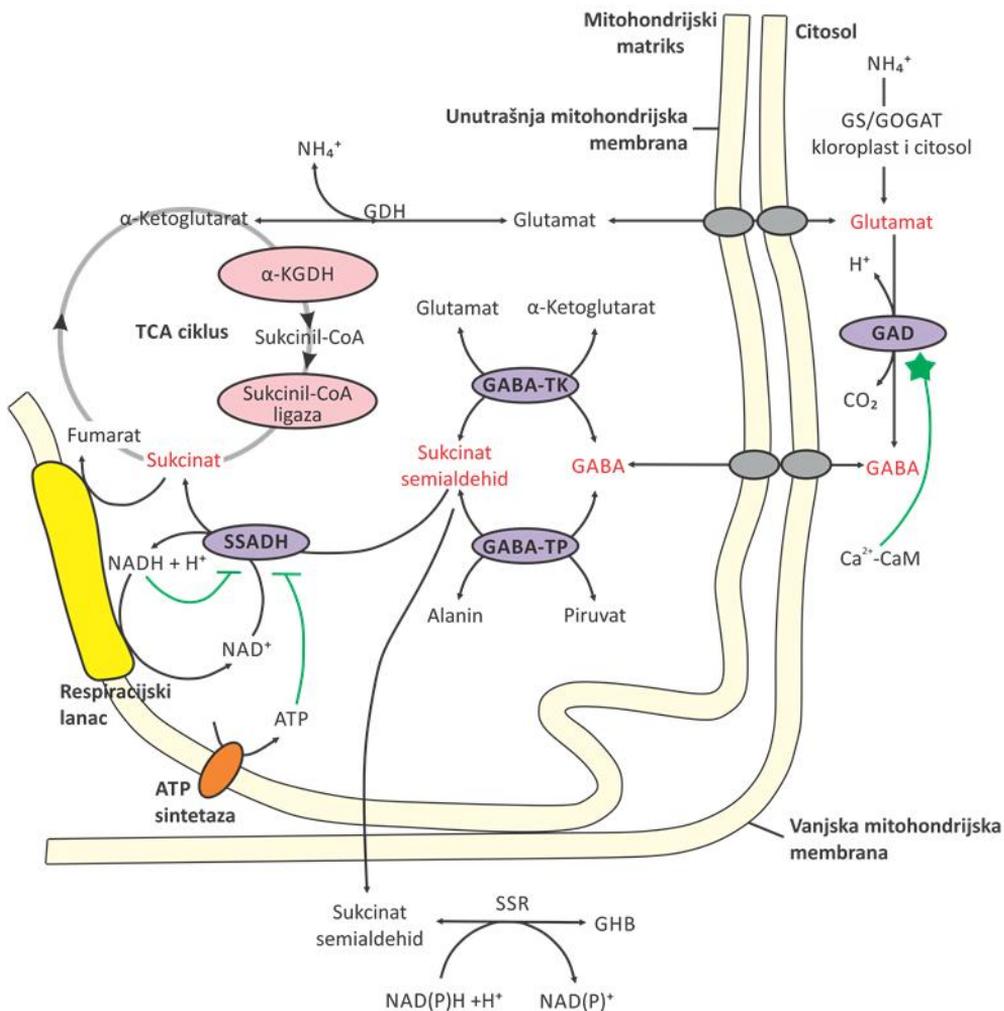
Ispiranjem kalcijevih iona u dublje slojeve izaziva kemijske i fizikalne promjene tla. Smatra se da ispiranje baza s adsorpcijskog kompleksa u tlu započinje kada je godišnja količina oborinskog taloga veća od 630 mm (u RH to je područje Osijeka). U tom slučaju na adsorpcijskom kompleksu tla dolazi do zamjene lužnatih iona vodikovim i kiselost tla postupno raste. Zakiseljavanje tla može izazvati i *industrijska polucija*, posebice kisele kiše u širem području velikih energetske postrojenja.

Proces zakiseljavanja je vrlo štetan (odmah iza erozije po globalnim efektima degradacije tala) jer uzrokuje niz problema u ishrani bilja. U kiselim tlima, odnosno redukcijским uvjetima, njegova mineralno-koloidna frakcija podvrgnuta je dugotrajnom ispiranju vodenom otopinom kiselina (huminska i druge) i postupno prelazi u *glinene kiseline* koje se lako premještaju u dublje slojeve tla. Nakupljanje gline na određenoj dubini dovodi do stvaranja vodonepropusne zone uz sve izraženije uvjete za daljnju redukciju. U takvim okolnostima ($\text{pH} < 5,5$) najčešće višak H^+ na adsorpcijskom kompleksu aktivira ione aluminija i željeza koji u većim količinama djeluju otrovno na biljke, blokiraju opskrbu fosforom i drugim elementima.

Tla zasićena vodom nisu nužno mokra cijelo vrijeme te se suvišak vode na poljoprivrednim površinama javlja tijekom određenih razdoblja u godini. Međutim, gotovo sva hidromorfna tla imaju tipičnu morfologiju koja je posljedica izmjeničnog vlaženja i sušenja. U kombinaciji s mikrobiološkom aktivnosti, zasićenje tla vodom ili poplava uzrokuje iscrpljivanje kisika što utječe na fizikalno-kemijske procese u tlu koji rezultiraju karakterističnom morfologijom (*redoksimorfološke značajke*). Indikatori su uglavnom akumulacije ili gubitak željeza, mangana, sumpora ili ugljičnih spojeva.

Anaerobioza je važan čimbenik u formiranju „*stakleničkih plinova*“ metana i dušikovog oksida (CH_4 i N_2O) koja se redovito javlja na hidromorfnim tipovima tala. Emisija metana daleko je veća u odnosu na CO_2 te je eliminacija saturiranosti tla vodom (hidromorfna tla i poplave) dobra strategija za sprječavanje nastanka CH_4 . Stoga se u posljednje vrijeme razmatraju i različite opcije u uzgoju riže (uzgoj u suhom ratarenju, smanjenje i ušteda vode u rižinom vegetacijskom razdoblju i dr.). Prirodne močvare imaju slične anaerobne uvjete, ali i manju emisiju metana zbog veće sekvencije CO_2 u tresetu.

Promjene u korištenju zemljišta također imaju važan utjecaj jer pokrov tla sprječava eroziju, a filtrirana voda u tlima pod vegetacijom ne sadržava veliku količinu zagađivača (teški metali, nitrati, fosfati itd.). Također, uređenje zemljišta (vanjska kanalska mreža), drenaža, rahljenje i/ili razbijanje vodonepropusnih slojeva, poboljšanje strukture tla (humizacija, kalcizacija, siderati i dr.) važne su meliorativne i agrotehničke mjere u sprječavanju anaerobioze.



Slika 99. Metabolički šant u Krebsovom ciklusu aminomaslačne kiseline (GABA) i mehanizam regulacije

8.4.1. Otpornost biljaka prema suvišku vode i poplavama

Poplave i suvišak vode u tlu rezultiraju najčešće velikim štetama u biljnoj proizvodnji. Procjenjuje se da je privremenim ili trajnim poplavama te suvišku vode, diljem svijeta izloženo ~ 72 % površine Zemlje. Budući je poznato da većina poljoprivrednih vrsta nisu prilagođene močvarnim uvjetima, poplave tla utječu na veliko smanjenje rasta i biljaka i tvorbe prinosa. Kad su tla tek privremeno potopljena, dolazi do velikih fizikalnih i kemijskih promjena koje mogu snažno djelovati na tlo te smanjiti prinos i kakvoću proizvoda.

Usljed suviška vode i/ili poplava javljaju se fiziološki poremećaji i oštećenja korijena biljaka, jer se nepotpuno oksidirani metabolički proizvodi akumuliraju do toksičnih razina, a korijen u tim uvjetima ne može biljku opskrbiti s dovoljno hranjivih tvari. Naravno, poplave i suvišak vode djeluju i na mikroorganizme tla, ispiranje hraniva i anaerobiozu. Ubrzo nakon što su poplavljene, biljke pokazuju sekvencijalne promjene u metabolizmu i fiziološkim procesima, smanjena je asimilacija CO₂ zbog zatvaranja puči što dovodi do manje rate neto fotosinteze i zastoja u rastu biljaka. Naknadne promjene uključuju smanjenu sposobnost usvajanja vode i hraniva korijenom, smanjen, ponekad i povećan, unos mineralnih elemenata, promjene u koncentraciji hormona rasta, pojave *epinastije* (uvijanje lišća prema dolje), kloroza i konačno, gubitak lišća.

Stres izazvan suviškom vode uzrokuje povećanje koncentracije abscizinske kiseline (ABA) i etilena u poplavljenom korijenju uz usporen ili zaustavljen rast. Također, dolazi do promjene pH citosola, poremećaja u metabolizmu Ca, odnosno regulaciji signala stresa.

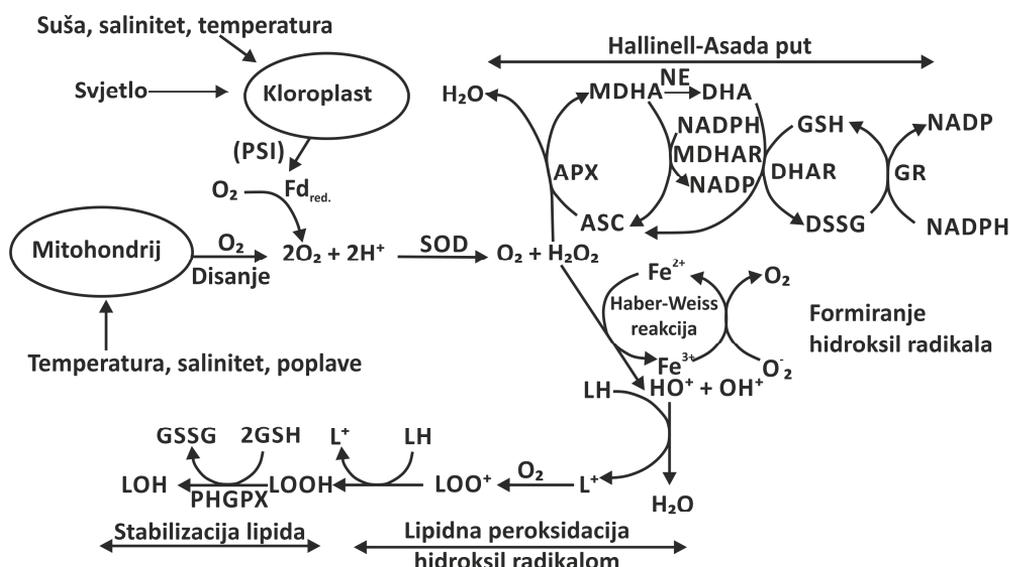
Mnogo dokaza upućuje na poremećaj usvajanja gotovo svih elemenata ishrane za vrijeme djelovanja suviška vode na biljke, uglavnom uzrokovanim nedostatkom O₂, odnosno poremećajem metabolizma energije. Naime, aerobni metabolizam razgradnjom molekule glukoze daje 36 molekula adenzin trifosfata (ATP), dok anaerobna razgradnja glukoze završava s toksičnim etanolom i daje svega 8 molekula ATP. Osim toga, gubitak N denitrifikacijom i ispiranjem može dovesti do većeg gubitka nitrata iz tla tako da biljke mogu patiti od simptoma nedostatka dušika. Budući da kisik nije dostupan za oksidaciju NH₄⁺ do NO₃⁻, u anoksičnom sloju tla pojačana je amonifikacija, a usporena ili čak zaustavljena nitrifikacija. Primjerice, kod kukuruza se već nakon 2 - 3 dana, u uvjetima suviška vode, javlja deficit dušika, a istraživanja pokazuju da sadržaj vlage u tlu od 20 do 50 % (w/w) rezultira značajnim padom usvajanja N sojom.

8.5. Otpornost biljaka na fotooksidacijski stres

Od abiotičkih faktora stresa neodgovarajuća osvjetljenost i temperatura značajno ograničavaju rast biljaka i tvorbu prinosa. Pod takvim nepovoljnim uvjetima za biljke javlja se tzv. *oksidacijski stres* u stanicama koji se manifestira nakupljanjem potencijalno štetnih spojeva kisika (ROS) u tkivima. Fotooksidacijski stres najčešće je posljedica apsorbacije viška svjetlosne energije što dovodi do jake redukcije u prijenosu elektrona (vidi svijetla faza fotosinteze). Premda visok intenzitet svjetlosti uzrokuje

fotooksidacijski stres, on se može dogoditi i kod niske apsorpcije svjetlosne energije, u suši i na slanim tlima. Naime, kod dobre osvjetljenosti biljaka, ali u uvjetima niske temperature, nedostatka vode ili slabe ishranjenosti biljaka, česta je pojava fotooksidacijskog stresa.

Svjetlo je izvor energije za fotosintezu, ali je istovremeno i uzrok fotooksidacijskog stresa. Manje od 1 % od $1,3 \text{ kW m}^{-2}$ Sunčeve energije u FAR području (fotosintetski aktivna radijacija) koja dopiye na Zemlju apsorbiraju biljke i koriste za sintezu energetski bogatih biomolekula. Procjenjuje se kako je godišnja globalna fotosintetska produkcija $3 \times 10^8 \text{ kJ}$ kemijske energije u vidu 2×10^{11} tona asimiliranog ugljika. Međutim, intenzitet fotosinteze po jedinici lisne površine znatno se razlikuje i specifičan je za različite biljne vrste i agroekološke, posebice klimatske, uvjete.



Slika 100. Shema proizvodnje i uklanjanja superoksid radikala i vodikovog peroksida

gdje je: askorbat peroksidaza (APX); askorbat (ASC); dehidroksi askorbat (DHA); dehidroksi askorbat reduktaza (DHAR); feredoksin (Fd); glutacion reduktaza (GR); glutacion reducirani (GSH); oksidirani glutacion (GSSG); hidroksi radikal (HO); lipid (LH); nestabilni lipid radikali i hidrosiperoksidaze (L, LOO, LOOH); stabilni lipid (masna kiselina) (LOH); monodehidro askorbat (MDHA); monodehidro askorbat reduktaza (MDHAR); ne-enzimatska reakcija (NE); fosfolipid hidroperoksid glutacion peroksidaza (PHGPX); superoksid dismutaza (SOD).

Većina biljaka ima fotosintetsku učinkovitost u rasponu od 0,1 % do 3 % i mogu se vrlo dobro adaptirati na širok raspon osvjetljenja. Biljke koje su zasjenjene (žive u hladu) razlikuju se morfološki i anatomski od biljaka koje su izravno osvjetljene. Naime, lišće biljka sjene sadrži više kloroplasta, manji broj puči, tanje je i nježnije u odnosu na biljke koje su prilagođene visokom intenzitetu svjetla. Ako biljku iz sjene prenesemo na sunce,

ona će vrlo brzo formirati veći broj puči, a kloroplasti će se pomjeriti dublje u stanicama parenhima lista, a vrlo često će zbog osmotskih promjena i promijeniti položaj lista prema Suncu (*paraheliotropizam*) kako bi se izbjeglo pretjerano izlaganje svjetlosti i toplini. Dakle, apsorpcija svjetlosti može se regulirati na razini tkiva i organela, ali i morfološkim, te anatomskim promjenama što najbolje pokazuju simetrični (*izobilateralna*) i dorziventralni listovi (različita „leđna“ od „trbušne“ strane), različita raspodjela fotosintetskih stanica, kao i gustoća i položaj kloroplasta u lišću.

Visoki, stresni intenzitet svjetlosti može izazvati *fotoinhibiciju*, *fotoaktivaciju*, *fotooštećenja* i *degradaciju fotosintetskih proteina* u biljnim stanicama.

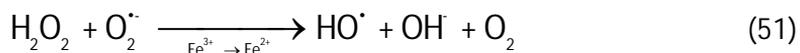
Fotooksidacijski stres karakterizira tvorba *aktivnog kisika* na što biljke imaju, u određenoj mjeri, spreman odgovor. Naime, tijekom životnog ciklusa biljke su redovito izložene različitim razinama osvjetljenja te su razvile nekoliko načina prilagodbe na promjenu intenziteta osvjetljenosti. To je prije svega fotosintetski aparat s regulatornim svojstvima i sposobnosti regeneracije koji može obavljati fotosintezu u različitim uvjetima osvjetljenosti. Ključnu ulogu u regeneraciji FS I (fotosustav I) pri visokom intenzitetu svjetla ima askorbinska kiselina (ASK) koja u uvjetima visoke osvjetljenosti, kad raste i intenzitet fotorespiracije, također isporučuje elektrone prenositeljima u FS I, ima fotoprotektivnu ulogu.

Višak elektrona pri intenzivnoj osvjetljenosti reagira s kisikom, što ne predstavlja veliki problem za biljke. Međutim, tvorba *nascentnog kisika* ($^1\text{O}_2$), vrlo reaktivnog i nestabilnog oblika, potencijalno je velik problem za biljke. Naime, $^1\text{O}_2$ burno reagira s proteinskim kompleksom klorofila i oštećuje D1 protein u FS II (fotosustav II, Slika 28.). Dakle, fotooksidacija je izvor slobodnih radikala u biljnim stanicama koji inhibiraju elektrotransport u FS II, a utječu na tvorbu vodikovog peroksida (H_2O_2) (Slika 100.) i hidroksilnog radikala (OH^\cdot).

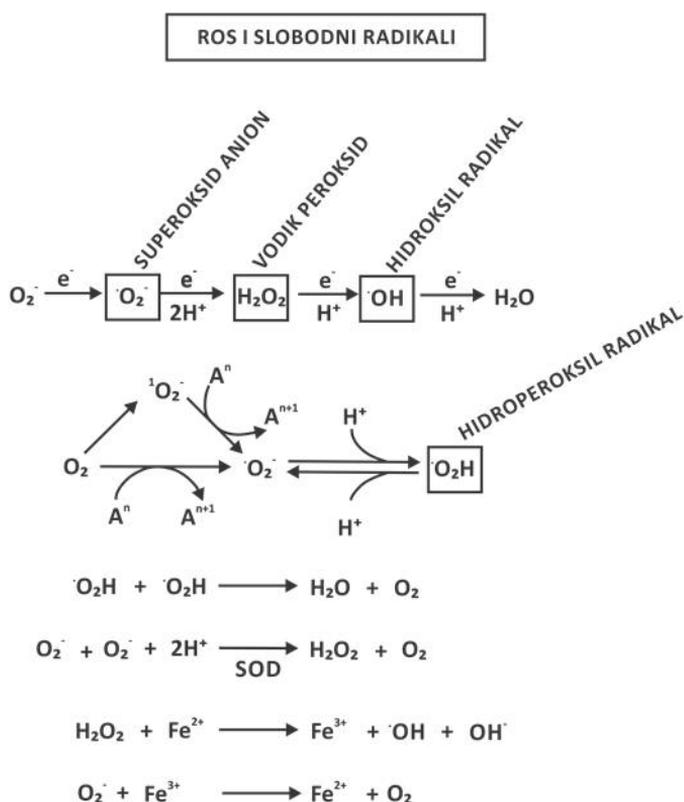
Također, ROS u dodiru s organskim molekulama može dobiti jedan elektron što ga čini sposobnim za umnožavanje te u lančanoj reakciji nastaju opasni peroksilni (ROO^\cdot) i aloksilni (RO^\cdot) radikali. Dodatak elektrona molekularnom kisiku u fotosintetskom prijenosu elektrona proizvodi O_2^{2-} (O_2^\cdot), a ta reakcija je nazvana *Mehlerova reakcija* (Mehler, 1951.). Superoksid je sposoban za reakcije oksidacije, ali i redukcije. On također može reagirati i proizvesti nekoliko drugih reaktivnih spojeva:



Premda H_2O_2 nije slobodni radikal, sudjeluje kao oksidans ili reducens u nekoliko staničnih metaboličkih procesa. Vodikov peroksid proizvodi se i tijekom fotorespiracije u peroksizomima. Kad su superoksid i H_2O_2 istovremeno prisutni, lako se formiraju toksični hidroksilni radikali, kao što je prikazuje *Haber-Weiss* reakcija:



Osim opisane tvorbe $\text{O}_2^{\cdot -}$ i H_2O_2 poznato je da ova dva reaktivna spoja mogu nastati i u mitohondrijama, povezano s cijanidotpornim disanjem. Također, identificirana je tvorba ROS-a pomoću NADPH oksidaze, amino oksidaze i peroksidaze u staničnim stijenkama (Slika 101.).

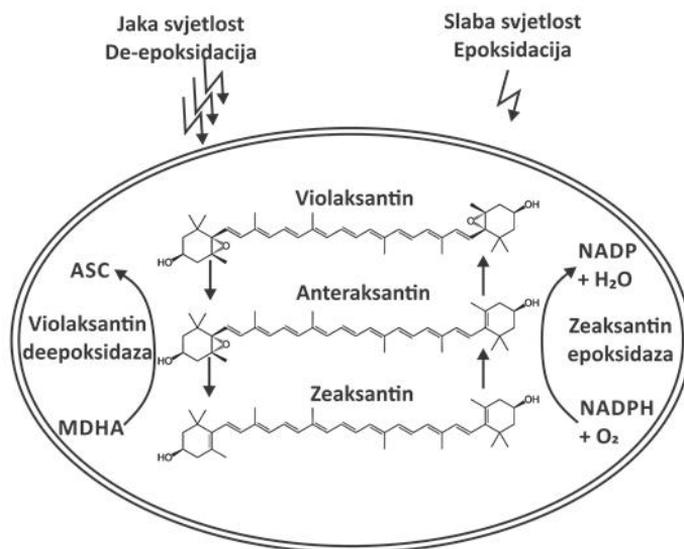


Slika 101. Kemijske reakcije tvorbe ROS i slobodnih radikala

Tvorba ROS-a (reaktivnih oblika kisika) obično je niska u normalnim uvjetima rasta, ali u stresnim, uključujući visok intenzitet osvjetljenosti, sušu, isušivanje tkiva, zasljenost tla, niske temperature, toplinski šok, prisutnost teških metala, UV zračenje, nedostatak hraniva u tlu, patogene i onečišćenje zraka, jako raste. Povećane koncentracije ROS-a uzrokuju oštećenje fotosintetskog sustava, kao i drugih staničnih struktura. Međutim,

$^1\text{O}_2$ i O_2^* uglavnom napadaju klorofil i nezasićene masne kiseline lipida staničnih membrana. Proteini D₁ i D₂ FS II, enzimi Calvinog ciklusa koji sadrže Fe^{2+} i enzimi Mn-klastera FS II na udaru su H_2O_2 .

Biljke su razvile tijekom evolucije i druge mehanizme zaštite od fotooksidacijskog šoka. Jedan od efikasnih načina zaštite su fotoprotekcijski pigmenti od kojih su najvažniji *karotenoidi* u sprječavanju oštećenja visokim intenzitetima osvjetljenja. Čak i u uvjetima slabe osvjetljenosti, karotenoidi djeluju kao energetske antene, apsorbiraju plavi, visokoenergetski dio fotosintetski aktivne radijacije (FAR, koji ne apsorbira klorofil) i prenose pobuđene elektrone do fotokemijskih reakcijskih centara. Karotenoidi su smješteni unutar kloroplasta, blizu su klorofila i uključeni su u „gašenje“ $^1\text{O}_2$ kod prejake osvjetljenosti. Ova sposobnost karotenoida pripisuje se lancima izoprena s brojnim konjugiranim dvostrukim vezama što im omogućava jednostavan prijem energije iz pobuđenih molekula i rasipanje (*disipaciju*) njenog viška energije kao topline. Također, fotosintetski aparat od fotooksidacije štite pigmenti α -karoten, *lutein* i *neoksantin*. Princip zaštitnog djelovanja karotenoida od fotooksidacije temelji se na promjeni fluidnosti membrana (postaju kruće) pri čemu se *diepoksiksantofil* (*violaksantin*) brzo i reverzibilno transformira do epoksida (slobodnog *zeaksantina*) preko *anteraksantina* (*ksantofilski ciklus*, Slika 102.).



Slika 102. Kemizam zaštite od fotooksidacije pomoću ksantofilskog ciklusa

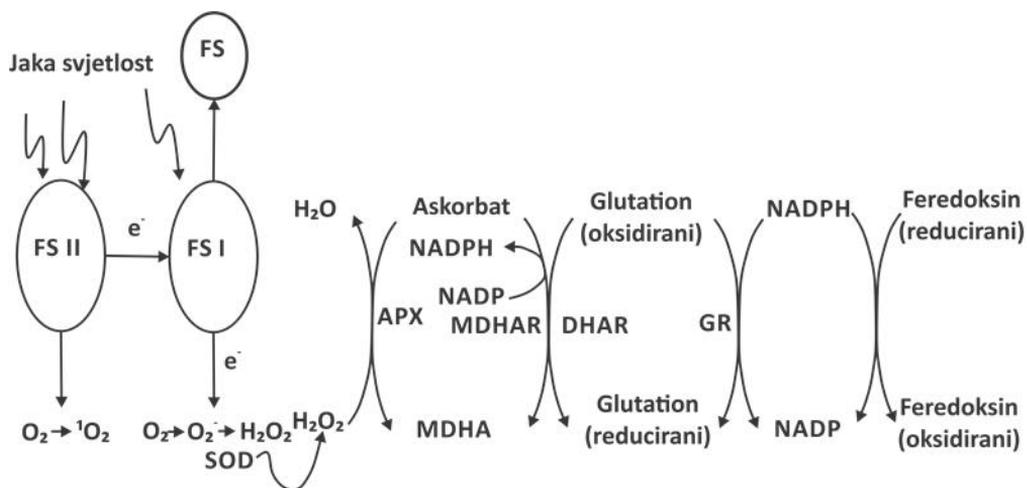
gdje je: askorbat (ASC); monodehidro askorbat (MDHA)

Osim karotenoida i ksantofilskog ciklusa vrlo značajnu ulogu u zaštiti od fotooksidacijskog stresa imaju nefotosintetski pigmenti *flavonoidi* (C₆-C₃-C₆⁺ tip) i s

njima blisko povezani *antocijanini*, te β -cianini za koje je poznato da štite u vidljivim, ali i u UV području Sunčevog zračenja.

Askorbinska kiselina (ASC) je metabolit kojeg ima puno u biljnim stanicama, neki put i do 10 % u odnosu na sadržaj ugljikohidrata. ASC ima veoma važnu ulogu u fiziologiji stresa, odnosno na rast i razvoj biljaka, a jedna od najvažnijih aktivnosti ASC je sprječavanje fotooksidacijskog stresa. Biosinteza ASC ukazuju na čvrstu vezu fotosinteze, intenziteta osvijetljenja i detoksikacije ROS-a u biljkama, uključujući i $^1\text{O}_2$, O^- i OH^- . ASC, zajedno s α -tokoferolom štiti od oksidacije biomembrane, a kofaktor je i u ksantofilskom ciklusu.

Regeneracija ASC u biljnim stanicama je uvijek povezana s glutation ciklusom (Slika 103.). *Glutation* je neprotein, topiv u vodi i niske molekularne mase (tiol glutation, odnosno GSH; α -glutamil-cisteinil-glicin) i ima ključnu ulogu u sprječavanju stanične disfunkcije u stresnim okolnostima. Zbog toga se koncentracija glutaciona u biljnim stanicama često koristi kao pokazatelj oksidacijskog stresa viših biljaka.



Slika 103. Kemizam askorbat-glutation ciklusa u fotooksidacijskom stresu.

gdje je: askorbat peroksidaza (APX); dehidroksi askorbat reduktaza (DHAR); glutation reduktaza (GR); monodehidro askorbat (MDHA); monodehidro askorbat reduktaza (MDHAR); superoksid dismutaza (SOD).

Askorbat-glutation ciklus je najvažniji „hvatač“ $^1\text{O}_2$ i H_2O_2 u biljnim stanicama. Reducirani glutation djeluje kao donor elektrona za regeneraciju askorbata iz oksidiranog oblika, dehidroaskorbata. Međutim, povećana aktivnost askorbat-glutation ciklusa događa se kod povećane otpornosti biljaka na niske temperature i sušu te se opravdano smatra da glutation ima središnju ulogu u reakciji biljaka na fotooksidacijski stres.

U metabolizmu biljaka koji se javlja kao reakcija na fotooksidacijski stres mogu se, osim navedenih, pojaviti i drugi spojevi koji posjeduju nezasićene ciklične jezgre, alkoholi kao što je *manitol*, protein *tioeredoksin* i drugi. Enzimi koji sudjeluju u neutralizaciji ROS-a su *superoksid dismutaza* (SOD), *katalaza* (CAT), *askorbat peroksidaza* (APX), *monodehidroaskorbat reduktaza* (MDAR), *dehidroaskorbat reduktaza* (DHAR), *glutation peroksidaza* (GPX) i *glutation reduktaza* (GR). Superoksid dismutaza (SOD) je jedan od najbržih enzima ($V_{\max} = 2 \times 10^9 \text{ M}^{-1} \text{ s}^{-1}$) pa kako je transformacija O_2^- u H_2O_2 prva karika, SOD se smatra primarnom obranom od radikala kisika.

Svjetlo je najvažniji, ali vrlo nepredvidljiv faktor rasta i razvoja biljaka te osim na fotosintezu, djeluje na velik broj drugih funkcija biljnih stanica. Smatra se da postoji najmanje 100 gena osjetljivih na svjetlost, a velika većina pokazuje smanjenu ekspresiju kod visokog intenziteta osvjetljenosti, dok suprotno, geni koji reguliraju reakcije biljaka na stres, vrlo lako budu inducirani.

Biljke su vrlo često izložene apsorpciji više svjetlosne energije nego što mogu iskoristiti za potrebe metabolizma. Suvišnu energiju moraju „raspršiti“ kako bi izbjegle fotooksidacijski stres i oštećenje fotosintetskog aparata, koje se često manifestira klorozom ili „brončanim lišćem“. Stoga, u odgovoru na apsorpciju viška energije svjetlosti biljke moraju imati vrlo efikasne i raznovrsne mehanizme zaštite od fotooksidacije koji su regulirani s više gena. Biljke koriste više signala za opasnosti od fotooksidacijskog stresa, ali najčešće su to reaktivni spojevi kisika (ROS) za biotičke i abiotičke stresove. Visoke koncentracije ROS-a su izuzetno štetne za biljke, dok su u nižim koncentracijama reaktivni spojevi kisika uključeni u staničnu signalizaciju mehanizma aklimatizacije, odnosno tolerancije. Posebice, H_2O_2 se smatra intracelularnim signalom koji difundira iz kloroplasta u citosol i pokreće *drugu liniju obrane*, ali funkcionira i kao međustanični, interorganski sustav signala koji je uključen u prilagodbu biljaka na visok intenzitet Sunčeve radijacije. Od drugih signala opasnosti pojave fotooksidacije važnu ulogu ima apoplastični enzim *askorbat-oksidaza*, a odnedavno se smatra da funkciju signala obavlja i *MAP kinaza* (mitogen-aktivirani protein kinaza).

8.6. Stres biljaka izazvan nedostatkom ili suviškom hranjivih tvari (mineralni ili nutritivni stres)

Mineralne hranjive tvari neophodne su za normalan rast i razvoj biljaka, čime se bavi samostalna znanstvena disciplina *Ishrana bilja*. Premda se u biljkama kemijskom

analizom može pronaći 60-ak kemijskih elemenata, samo 17 su neophodni ili biogeni bez kojih biljke ne mogu rasti, ili završiti svoj životni ciklus.

Mnoge prirodne i poljoprivredne ekosustave karakterizira podoptimalna ili toksična dostupnost mineralnih hranjivih tvari te se mineralni stres često zapaža kao manjak P, niska ili visoka raspoloživost Ca, toksičnost Al i Mn itd. Svaki od tih stresova ima kompleksne, ali različite, interakcije sa svojstvima tla ili klime, jednako kao i različite adaptacije na takve uvjete, npr. specifičnost morfologije i fiziologije korijena (arhitektura, izlučevine i dr.) te različite interakcije metabolizma s pojedinim elementom ishrane. Trenutni konceptualni modeli biljnog odgovora na limite su nepotpuni, ali je jasno da postoji značajna genetska varijacija u biljnim odgovorima na mineralni stres. Također, kemijski čimbenici su općenito značajniji (npr. nedostatak elemenata ishrane, kiselost ili lužnatost, toksičnost elemenata, slanost), od fizikalnih ograničenja (dubina soluma, retencija tla za vodu itd.).

8.6.1. Podjela hranjivih tvari

Mineralna hraniva biljke usvajaju u mineralnom obliku i ona pretežito potječu iz minerala tla, a to su anorganski ioni, soli ili molekule. Ova grupa biljnih hraniva obuhvaća i mineralne oblike dušika (NO_3^- i NH_4^+) u kojima se on pretežito i usvaja, premda potječu iz organskih spojeva koji se *mikrobiološkom razgradnjom* i *mineralizacijom organske tvari* transformiraju do mineralnih oblika.

Organska hraniva se pretežito usvajaju jednako kao i mineralna, u ionskom obliku, a to mogu biti i molekule čija molarna masa, prema dosadašnjim saznanjima, ne prelazi 1 000 g mol⁻¹ (1 kilodalton, 1 kDa = 1,6605387313 yg).

Usvajanje hraniva iz tla je vrlo učinkovit proces koji podržava velika površina korijena biljaka i njegova sposobnost apsorpcije elemenata ishrane pri njihovoj vrlo niskoj koncentraciji u vodenoj otopini tla. *Bioraspoloživost hraniva* potpomaže i niz živih organizama (bakterije, gljive, mezofauna i dr.) budući da korijenov sustav biljaka i tlo, koje on prožima, čine jedinstven sustav (*rizosferu*) s jakim uzajamnim utjecajem. Posebice je značajan utjecaj *mikorize* i *simbiotskih N-fiksatora* na usvajanje hraniva. Smatra se da ~ 80 % biljaka živi u interakciji s mikoriznim gljivama. Također, u rizosferi se nalazi i velik broj nesimbiotskih organizama, posebice bakterija (*Rhizobium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Burkholderia* i dr.), koji blagotvorno utječu na rast biljaka i njih se svrstava u grupu *promotora rasta*. Neke od promotorskih bakterija proizvode i biljne hormone (auksine i gibereline) i time ubrzavaju rast korijena i usvajanje hraniva.

Hranjive tvari ili elementi ishrane bilja mogu se podijeliti prema značaju za ishranu bilja na:

- potrebne elemente (*esencijalne*)
- korisne elemente (*beneficijalne*)
- nekorisne elemente
- toksične elemente.

Na temelju egzaktnih pokusa u vodenim kulturama, gdje je moguće potpuno izostaviti pojedine elemente ishrane, smatra se kako je za život viših biljaka (*cormophyta*, stablašice) neophodno 17 kemijskih elemenata. Zbog toga ih nazivamo *neophodni*, *esencijalni* ili *biogeni elementi*. Budući da biljke ne zahtijevaju jednake količine hranjivih elemenata, uobičajeno je da se dalje dijele na:

- 1) makroelemente: C, O, H, N, P, K, S, Ca, Mg i Fe
- 2) mikroelemente: B, Mn, Zn, Cu, Mo, Cl i Ni
- 3) korisne elemente: Co, Na, Si, Al, Se, V, Ti, La, Ce
- 4) toksične elemente: Cr, Cd, U, Hg, Pb, As itd.

Prefikse elemenata ishrane *makro-* i *mikro-* treba shvatiti pragmatično s obzirom na potrebnu količinu određenog elementa, a nikako u smislu njihovog značaja, jer je za život viših biljaka svaki od navedenih 17 elemenata neophodan. Prisutnost makroelemenata najčešće je veća od 0,1 %, dok mikroelementi čine tek 10^{-1} do 10^{-4} postotaka izraženo na suhu tvar biljke (ultramikroelemenata ima manje od 10^{-4} %). Niže biljke (*tallophyta*, s malim odstupanjima) imaju jednake zahtjeve za elementima ishrane kao i više biljke pa to ukazuje na male biokemijske promjene žive tvari tijekom filogeneze, nasuprot znatnoj morfološkoj evoluciji biljne građe.

Unutar grupe makroelemenata često se izdvajaju organogeni (nemineralni) elementi (C, O i H) koji grade više od 90 % žive tvari. U klasifikaciji organogenih elemenata obično se izostavljaju dušik, fosfor i sumpor, premda su oni obvezni konstituenti organske tvari, ali u znatno manjim količinama prema ugljiku, kisiku i vodik, a biljke ih pretežito usvajaju u mineralnom obliku.

8.6.2. Mineralni ili nutritivni stres

Suha tvar biljaka čini 10 - 20 % njene svježe mase, a gotovo 10 % suhe tvari u prosjeku čine mineralni elementi (tablica 9.). Mineralni sastav biljaka mijenja se u širokom rasponu pod utjecajem nekoliko čimbenika, od kojih su najvažnije genetske odlike, raspoloživost elemenata ishrane, klimatski uvjeti i starost biljaka. Premda su razlike u

sastavu biljaka velike, one zahtijevaju određenu ili kritičnu razinu hranjivih tvari za normalan rast i razvoj. Stoga je nutritivni stres vrlo složen fenomen povezan s agronomskim, ekološkim, fiziološkim, biokemijskim i molekularnim aspektom ishrane bilja. Nutritivni stres može se pojaviti kod niske, ali i visoke razine raspoloživih elemenata ishrane, pri čemu između pojedinih elemenata vladaju antagonistički, ali i sinergistički odnosi, npr. suvišak jednog elementa izaziva nedostatak drugog. Debalans u usvajanju hranjivih tvari najčešće se primjećuju kao vizualni simptomi nedostatka pojedinog elementa, ali je već u tom trenutku sigurno smanjena visina prinosa pa nedostatak elemenata treba unaprijed eliminirati, najbolje kemijskom analizom susprata ishrane i/ili biljnih tkiva. Vizualni simptomi nedostatka elemenata ishrane posljedica su metabolitičkih promjena u različitim fazama rasta i razvoja biljaka i ukazuju na stupanj ishranjenosti bilja.

Tablica 9. Prosječna koncentracija makroelemenata i mikroelemenata u tlu i biljkama

Element	Oblik usvajanja	Koncentracija u tlu	Koncentracija u ST
Dušik	$\text{NO}_3^-; \text{NH}_4^+$	0,1 - 0,3 %	2 - 5 %
Kalij	K^+	0,2 - 3,0 %	1 - 5%
Kalcij	Ca^{2+}	0,2 - 2,0 %	0,5 %
Magnezij	Mg^{2+}	0,1 - 1,0 %	0,1 - 1,0%
Fosfor	$\text{H}_2\text{PO}_4^-; \text{HPO}_4^{2-}$	0,02 - 0,15 %	0,3 - 0,5 %
Sumpor	SO_4^{2-}	0,005 - 0,04 %	0,1 - 0,5 %
Klor	Cl^-		0,1 - 2,0 %
Bor	H_3BO_3	2 - 100 mg kg^{-1}	2,0 - 80 mg kg^{-1}
Željezo	$\text{Fe}^{2+}; \text{Fe}^{3+}$	0,5 - 4,0 %	50 - 1 000 mg kg^{-1}
Mangan	Mn^{2+}	200 - 3 000 mg kg^{-1}	50 - 250 mg kg^{-1}
Cink	Zn^{2+}	5 - 20 mg kg^{-1}	0,6 - 83 mg kg^{-1}
Bakar	Cu^{2+}	5 - 50 mg kg^{-1}	2 - 20 mg kg^{-1}
Nikal	Ni^{2+}	< 100 mg kg^{-1}	1,0 - 10 mg kg^{-1}
Molibden	MoO_4^{2-}	0,6 - 3,0 mg kg^{-1}	0,1 - 0,5 mg kg^{-1}

Simptomi nedostatka hranjivih tvari u biljkama variraju ovisno o vrsti, kultivaru i, naravno, elementu ishrane. Najčešće se javljaju u vidu žućenja lišća, tamnije zelene boje, intervenalne (međužilne) kloroze, nekroze te uvijanja lišća i karakteristični su za pojedini element ishrane, a rezultat je najčešće zaostajanje u rastu. Analiza biljne tvari važan je dijagnostički postupak za procjenu poremećaja ishrane i praćenje

raspoloživosti biogenih elemenata, a usporedbom rezultata analize tla i biljne tvari moguće je pouzdano procijeniti potrebe pojedinih elemenata ishrane.

Opći simptomi nedostatka nekih neophodnih elemenata biljne ishrane (isključujući C, O i H) su sljedeći:

- Dušik (N): Reducirani rast vrha biljke i korijena; rast uspravan i vretenast; listovi blijedo-žuto-zeleni u ranijim stadijima, a kasnije postaju žući i čak narančasti ili crveni; nedostatak vidljiv prvo na starijim listovima, a kloroza se širi od vrha prema bazi lista.
- Fosfor (P): Reducirani rast vrha biljke i korijena; rast uspravan i vretenast; listovi plavo-zeleni u ranijim stadijima, a ponekad tamnije zelene boje nego listovi koji imaju dovoljno fosfora; u kasnijim stadijima listovi postaju grimizni, a ponekad rubovi posmeđe; prerano dolazi do otpadanja listova počevši od starijih.
- Kalij (K): Vršak lista posmeđi; pojavljuju se rubne ožegline lista; kod nekih biljnih vrsta razvijaju se smeđe ili svijetle pjege na listu koje su obično brojnije uz rubove lista; nedostatak je vidljiv prvo na donjim listovima.
- Kalcij (Ca): Simptomi se uglavnom pojavljuju na mlađim listovima uz vegetacijski vrh rasta; mlađi listovi su izobličeni s vrhom svinutim unazad i rubovima smotanim prema naličju ili licu lista; rubovi lista mogu biti nepravilni sa smeđim ožeglinama ili pjegama.
- Magnezij (Mg): U mlađim stadijima razvoja na listu se pojavljuje međuzilna kloroza s klorotičnim područjima koja su međusobno razdvojena zelenim staničjem što čini efekt kugličaste prugavosti; simptomi su prvo vidljivi na donjim listovima.
- Sumpor (S): Mlađi listovi su blijedo-žuto-zelene boje, slično nedostatku dušika; rast izdanka je nešto reduciran.
- Cink (Zn): Međuzilna kloroza praćena venjenjem klorotičnog područja; patuljasti rast i skraćenje internodija.
- Mangan (Mn): Svijetlozeleni do žuti listovi s izrazito zelenim žilama; u nekim slučajevima javljaju se smeđe pjege na listovima koje zatim nestaju; obično su simptomi vidljivi prvo na mlađim listovima.
- Bor (B): Snažan utjecaj na točke rasta; stabljike i listovi mogu biti znatno izobličeni; smanjena oplodnja; gornji listovi su često žućkasto-crvenkasti i mogu biti oprženi ili skovrčani.
- Bakar (Cu): Mlađi listovi poprimaju blijedozelenu boju sa slabom rubnom klorozom.
- Željezo (Fe): Međuzilna kloroza mlađih listova.
- Molibden (Mo): Listovi postaju klorotični sa smotanim ili kupasto izbočenim rubovima; nedostatak molibdena često u biljkama rezultira i nedostatkom dušika.
- Klor (Cl): Nedostatak u uvjetima poljskog uzgoja nije uočen.

***Napomena:** Simptomi nedostatka mogu se kod pojedinih biljnih vrsta znatno razlikovati od navedenih. Stoga su navedeni simptomi opći i ukazuju na osnovne, odnosno najčešće simptome nedostatka.*

Korijenov sustav biljaka i tlo koje on prožima čine jedinstven sustav nazvan *rizosfera* s jakim uzajamnim utjecajem. Usvajanjem iz neposredne blizine korijena koncentracija hraniva brzo opada, a dotok novih količina hraniva ovisi o difuziji iona u tlu, kretanju hraniva otopljenih u vodi, brzini rasta korijena koji tako uspijeva zahvatiti sve veći

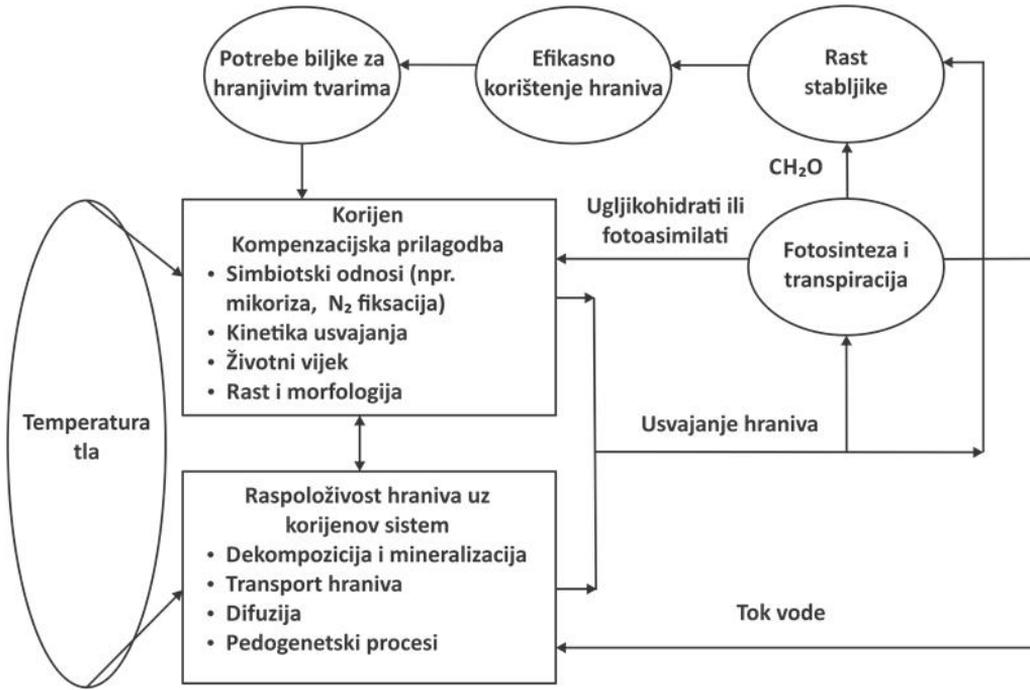
volumen tla i njegove sposobnosti usvajanja pojedinih hranjivih tvari, odnosno aktivne površine korijena i njegovog kapaciteta zamjene iona.

Između korijena i rizosfere postoji vrlo čvrst i kooperativan odnos koji često rezultira i pravom simbiotskom povezanošću pri čemu se mikroorganizmi rizosfere dijele na *neinfektivne* i *infektivne* mikroorganizme. Neinfektivni mikroorganizmi utječu na mineralnu ishranu biljaka preko pojačane mobilizacije, odnosno mineralizacije ili utječu direktno na morfologiju i fiziologiju korijena povećavajući kapacitet usvajanja hraniva.

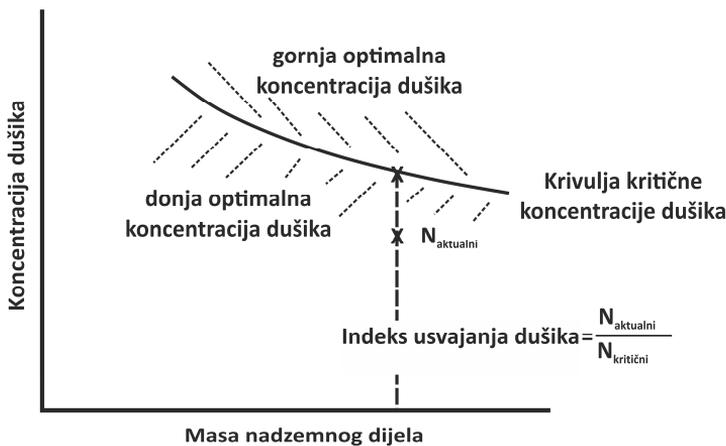
Na usvajanje hraniva snažno utječe i temperatura tla (Slika 104.), kako izravno (mijenjanjem brzine rasta korijena, morfologije, kinetike i usvajanja), tako i posredno (brzina kemijske transformacije hraniva u tlu, mineralizacija, transport hraniva u tlu – kretanje mase i difuzija). Povećanje temperature ubrzava kemijske procese u tlu, utječe na sadržaj vode i pokretljivost hranjivih tvari u tlu uz istovremeni utjecaj na fiziološke mehanizme usvajanja hraniva (kako pasivnog tako i aktivnog), rast korijena i brojnost populacije zemljišnih mikroorganizama. Zapravo, gotovo svi procesi u tlu i biljkama ovise o temperaturi pa ona ima vrlo velik utjecaj na primarnu produktivnosti svih ekosustava bilo gdje na Zemlji.

Budući je dušik „prinosotvorni“ element ishrane, vrlo je važno razumjeti razliku u gnojidbi između nitratnog i amonijskog oblika. Naime, nitratni dušik podložan je brzom ispiranju iz rizosfere, posebice na lakim tlima pa se pretežito koristi za N-prihranu, odnosno kada je potrebno u kratkom vremenu zadovoljiti potrebe biljaka za dušikom. S druge strane, amonijski dušik, premda se adsorbira na koloide gline ili nitrificira do N-NO_3 djeluje u višim koncentracijama toksično na biljke ($0,1 - 0,5 \text{ mmol dm}^{-3}$) te pad prinosa kod osjetljivih vrsta može biti 15 - 60 %. Taj mehanizam štetnog djelovanja još nije dovoljno dobro poznat, ali ima rezultata istraživanja koja pokazuju da usvajanje N-NH_4 intenzivira sintezu glutamina, stres signala za aktiviranje antioksidans enzima koji igraju ključnu ulogu u adaptaciji na stres.

Porast biomase i usvojene količine dušika najčešće ima nelinearan odnos te je produkcija biomase opći fenomen za mnoge vrsta usjeva. Istraživanja pokazuju da je u nekim slučajevima sadržaj N u biljkama alometrijski povezan s biomasom usjeva (s porastom mase usvojeno je i više N), premda je najčešće za tvorbu prinosa najvažnija kritična koncentracija N u biljnoj tvari te je za veći broj usjeva ona i eksperimentalno procijenjena. Također, porastom biomase koncentracija N pada (Slika 105.), premda ukupno usvojena količina raste, što upućuje na kompleksnu povezanost usvajanja N i porasta prinosa. Temperatura je vrlo važna i snažno utječe na sve enzimatске procese, posebice metabolizam dušika (Slika 106.).



Slika 104. Utjecaj temperature tla na usvajanje hranjivih tvari



Slika 105. Krivulja kritične koncentracije N tijekom vegetacije usjeva

Visoke doze N-NO₃, posebice u proizvodnji zelene krme, mogu imati toksične efekte za prehranu stoke. Naime, nitrati i posebice nitriti su toksični za životinje i ljude, a mogu se akumulirati u biljkama u visokoj koncentraciji, osobito u uvjetima stresa kada je rast biljaka ograničen, najčešće u uvjetima suše kada biljke i dalje usvajaju nitrate, ali je

sinteza proteina ograničena. Kao rezultat toga, koncentracija nitrata može doseći toksičnu razinu. Kad goveda, ovce ili koze konzumiraju normalne razine nitrata u krmivima ($< 2\ 500\ \mu\text{g g}^{-1}$), ne pojavljuju se problemi. U buragu preživača nitrat se prevede u nitrit koji se zatim reducira u amonijak koji je neophodan za sintezu proteina. Međutim, kada je nitrata u krmi suviše, redukcija do nitrita ide brzo, ali veoma sporo do amonijaka. U tim okolnostima nitriti ulaze u krvotok životinja, reagiraju s hemoglobinom što sprječava prijenos kisika i dovodi do „gušenja“ životinja i konačno njihove smrti (simptomi su tamnosmeđa krv, sluznica usta je plava ili ljubičasta).

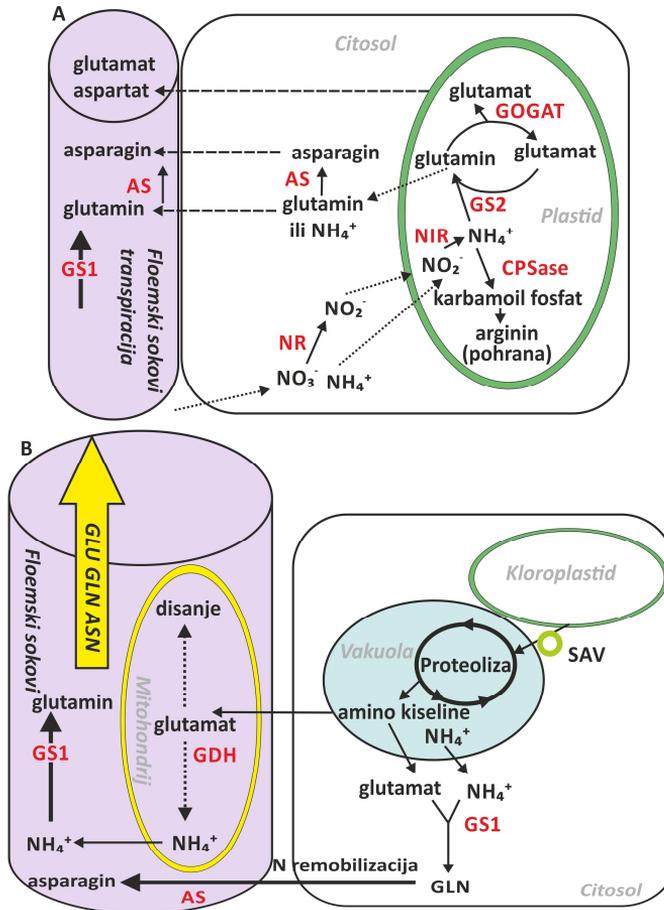
U gotovo svim tlima fosfor je najčešće ograničavajući čimbenik mineralne ishrane. Njegova bioraspoloživost uvjetovana je različitim procesima *kemijske fiksacije*, odnosno izgradnjom slabotopivih kemijskih oblika, kako u kiselim, tako i alkalnim tlima. Raspoloživa koncentracija fosfata u otopini tla obično je $1 - 2\ \mu\text{M}$. Zbog slabe dostupnosti fosfora, biljke su razvile brojne mehanizme za bolje usvajanje P_i (*anorganskog fosfora*) iz tla, uključujući povećanje korijena, njegovo grananje, veći broj korijenskih dlačica, sposobnost arbuskularne mikorize, s ciljem veće bioraspoloživosti P i njegovog bržeg transporta u izdanak. Dakle, veća učinkovitost u usvajanju P može se temeljiti na promjeni morfologije i arhitekture korijena, izlučivanjem fosfor mobilizirajućih spojeva i promjenama u plazmatičnoj membrani koje rezultiraju boljim P_i transportom.

Od korijenskih izlučevina koje pomažu učinkovitijem usvajanju fosfora najčešće su organske kiseline, posebice malat i citrat, koji pomažu desorpciju fosfora uz kelatiranje Al, Fe i Ca. Zbog intenzivnog izlučivanja aniona organskih kiselina, korijen može „izgubiti“ i do 20 % ugljika. Također, korijen će u oskudici fosforom izlučivati i fosfatazu i RNAazu.

Nedostatak kalija izaziva niz problema u metabolizmu biljaka, posebice jako smanjenje fotosintetske asimilacije CO_2 , odnosno pad tvorbe fotosintata, kao i njihovu distribuciju po pojedinim organima. Kalij je neophodan u mnogim fiziološkim procesima, kao što su fotosinteza, transport fotosintata iz lista u skladišne organe, održavanje turgescencije, aktivaciju enzima i smanjenje usvajanja viška iona kao što su Na i Fe, posebice na slanim i tlima saturiranim vodom.

U uvjetima slabe opskrbe kalijem biljaka su slabije otporne na niske i visoke temperature i lako podliježu fotooksidacijskom stresu uz pojavu kloroze i nekroze, posebice pri visokim intenzitetima osvjetljenosti. Stoga dobra opskrbljenost kalijem može pružiti zaštitu od oksidacijskih oštećenja uzrokovanih visokim i niskim temperaturama ili mrazom, kao i u uvjetima suše. Istraživanja sugeriraju da uz dobar

nutritivni status kalija biljke mogu znatno umanjiti produkciju ROS-a, smanjujući aktivnost NAD(P)H oksidaze uz održavanje fotosintetskog transporta elektrona. Nedostatak K uzrokuje jako smanjenje fotosintetske asimilacije CO_2 , odnosno ukupne učinkovitosti fotosinteze uz toplinsku disipaciju suviška elektrona i poticanje produkcije ROS-a pri intenzivnoj svjetlosti.



Slika 106. Funkcija ključnih enzima koji sudjeluju u metabolizmu dušika u (A) mladom i (B) starom lišću

(A): Nitrat reduktaza (NR) i asparagin sintetaza (AS) su lokalizirani u citosolu, a nitrit reduktaza (NIR), glutamin sintetaza-2 izoenzim (GS2), glutamat sintaza (GOGAT) i karbamoilfosfat sintetaza (CPSase) unutar plastida mezofilnih stanica. Glutamin sintetaza izoenzim-1 (GS1) i asparagin sintetaza (AS) su smješteni u citosolu stanice.

(B) Starejem regulacija N uključuje degradaciju kloroplasta i premještanje plastidnih proteina u središnju vakuolu preko vakuola koje sadržavaju produkte destrukcije kloroplasta (SAV). Reciklaža aminokiselina odvija se u mitohondrijima i citosolu mezofilnih stanica i stanica pratilica. Glutamat dehidrogenaza (GDH), GS1 i AS su glavni enzimi uključeni u sintezu glutamina, glutamata i asparagina u floemu.

Također, poznato je da natrij može nespecifično zamijeniti kalij (hidratiziranost protoplazme, osmoregulacija i sl.), a da kod biljaka iz porodice *Chenopdiaceae* (šećerna repa, cikla, špinat itd.) poboljšava rast i prinos.

Kalcij igra važnu ulogu u reguliranju niza fizioloških procesa na razini biljnih tkiva, staničnoj i molekularnoj razini. Također, odgovoran je i za zatvaranje puči što smanjuje hlađenje biljaka (samo za vrijeme suše), a ovaj učinak je izrazit u biljaka uzgojenih na niskim temperaturama. U ABA induciranom zatvaranju puči važno je posredovanje Ca^{2+} što doprinosi zaštiti lišća od dehidracije. Kalcij ima i veoma važnu ulogu u održavanju strukture stanice, u aktiviranju membranske ATPaze što ubrzava usvajanje hraniva u oštećenim stanicama i ubrzava njihov oporavak.

Magnezij je uključen u brojne fiziološke i biokemijske procese biljaka koji utječu na rast i razvitak, ima bitnu ulogu u fotosintezi, ali i mnogim drugim metaboličkim procesima. Nedostatak, kao i suvišak Mg, štetno djeluje na fotosintezu. Poznato je da Mg ima važnu ulogu u lancu fotosintetskog prijenosa elektrona, transferu energije od FS II na $NADP^+$ i zaštiti tilakoidnih membrana od fotooksidacijskog oštećenja. Također, Mg povećava aktivnost antioksidacijskih enzima i koncentraciju antioksidacijskih molekula, akumulaciju MDA (*malondialdehid*) važnih za lipidnu peroksidaciju. Magnezij povećava rast korijena i njegove aktivne površine te pomaže većem usvajanju vode i hranjivih tvari korijenom. Budući da je Mg sastavni dio klorofila, utječe na veću sintezu saharoze i poboljšava njen transport iz lišća u korijen.

Bor, izravno ili neizravno, sudjeluje u nekoliko važnih fizioloških i biokemijskih procesa kao što su produljenje (*elongacija*) i diobe stanica (*mitoza*), biosinteza stanične stijenke, membrane, metabolizam N, fotosinteza i sinteza uracila. Bor povećava i antioksidacijsku aktivnost biljaka i umanjuje štete od fotooksidacijskog stresa izazvanih temperaturnim stresom. Također, B poboljšava transport šećera, povećava klijavost i formiranje sjemena žitarica. Primjena bora poboljšava CHO metabolizam, smanjuje koncentraciju fenolnih spojeva u lišću, povećava neto fotosintezu i smanjuje oštećenja stanica kod niskih temperatura.

Mangan je neophodan za fotosintezu i metabolizam dušika. Mn nema izravnu ulogu u ublažavanju temperaturnog stresa (visoka i niska temperatura), ali može smanjiti njegove štetne efekte posredno preko intenziviranja fotosinteze i metabolizma N. Mn je uključen u aktivaciju više enzima odgovornih za oksidacijsko-redukcijske procese, dekarboksilaciju i hidrolitičke reakcije te ima ulogu i u detoksikaciji reaktivnog kisika (ROS), odnosno smanjenju proizvodnje slobodnih kisikovih radikala, povećanju koncentracije antioksidacijskih spojeva i enzimatske aktivnosti.

Selen (Se) je neophodan element za životinje i ljude, ali ima sve više dokaza da je koristan i za biljke. U nekim zemljama poput Kine i Egipta nedostatak Se u prehrani ljudi i stoke je velik problem. Njegovom primjenom, posebice folijarnom gnojdbom, primjećen je njegov utjecaj na smanjivanje štete od hladnoće, suše, visokog intenziteta svjetla, vode, slanosti i teških metala i metaloida, ali su mehanizmi vrlo složeni i još nedovoljno razjašnjeni.

Selen je konstitutivna komponenta glutationa peroksidaze (GPX) te je njegov manjak povezan s većom peroksidacijom lipida i promjenama u strukturi staničnih membrana. Nedavne studije pokazuju da Se može zaštititi biljke od nekoliko tipova abiotičkih stresova, posebice toplinskog udara koji pravi veliku štetu membranskim sustavima. Se može povećati toleranciju biljaka izloženih niskoj temperaturi, suši i toksičnosti aluminijske. Premda je selen toksičan u visokim koncentracijama, u niskim koncentracijama ima pozitivan učinak na zaštitu biljaka od UV zračenja, usporava starenje lišća i čuva finu strukturu tilakoidnih membrana u kloroplastima.

8.7. Otpornost biljaka prema solima

Mora (slane vode) pokrivaju čak 71 % površine Zemlje, a oko četvrtine pedosfere je pod utjecajem soli. Također, oko polovice svih postojećih sustava navodnjavanja na svijetu (3×10^8 ha) su pod utjecajem sekundarnog zaslanjivanja, alkalizacije i „ležanja“ vode na površini tla te se svake godine zbog nepovoljnog učinka navodnjavanja napusti 10^7 ha površina. Ukupne površine *halomorfnih* tala na Zemlji (prema FAO-u) iznose približno 830 mil. ha (~ 400 mil. ha zaslanjenih, ~ 430 mil. ha alkalnih). Od trenutno 230 mil. ha navodnjavanih površina, čak 45 mil. ha su zaslanjena tla ili tla izložena sekundarnom zaslanjivanju (19,5 %), a od 1,5 milijardi ha u suhom ratarenju, 32 mil. ha (2,1 %) je salinizirano do različitog stupnja ovisno o intenzitetu antropogenizacije. Procijenjeno je da procesi salinizacije i/ili alkalizacije u svjetskim razmjerima svake minute odnesu oko 3 ha površina za proizvodnju hrane.

Zaslanjivanje/alkalizacija je posljedica visoke koncentracije HCO_3^- (bikarbonata), CO_3^{2-} (karbonata) i visokog pH, dok slabiji utjecaj imaju hidroksidi (borovi, amonijevi, fosfatni, silikatni i organskih baza). Kloridi (NaCl , CaCl_2 i MgCl_2), sulfati (Na_2SO_4 i MgSO_4), nitrati (NaNO_3 i KNO_3), karbonati i bikarbonati (Na_2CO_3 i NaHCO_3) glavni su uzroci nastanka alkaliziranih tala.

Na prostoru Republike Hrvatske problem salinizacije i/ili alkalizacije je ograničen na područje istočne Slavonije i Baranje, dolinu Neretve te uski obalni pojas Dalmacije i

otoka. Premda su slana i/ili alkalizirana tla uobičajena u aridnim i semiaridnim predjelima, u RH ima približno 10 000 ha zaslanjenih i/ili alkaliziranih oranica (~ 1,0 %) i to samo u Slavoniji i Baranji te uz more (npr. ušće Neretve). Ipak, rizik od sekundarnog zaslanjivanja prisutan je na navodnjavanim površinama i u zaštićenim prostorima (plastenici i staklenici).

U intenzivnoj ratarskoj proizvodnji, posebice plastenicima i staklenicima, može doći do sekundarnog zaslanjivanja navodnjavanjem vodom koja sadrži previsoku količinu soli i uporabom velikih količina mineralnih gnojiva. Obično se zaslanjenost i/ili alkaliziranost tala klasificira prema Tablici 9. Alkalnost vode za irigaciju i fertirigaciju izražava se u jedinicama RSC (*Residual Sodium Carbonate*):

$$\text{RSC}_{\text{mmol dm}^{-3}} = [\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}] - [\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}] \quad (52)$$

RSC je ekvivalent količini kiseline ($\text{mmol dm}^{-3} \text{H}^+$) koja je potrebna za neutralizaciju lužnatosti izazvane kalcijevim i magnezijevim karbonatima i hidrogenkarbonatima. Kada je $\text{RSC} > 2,5$, takvu je vodu rizično koristiti. Ako je $\text{RSC} 1,25 - 2,50$, voda je potencijalno opasna za dulju uporabu, a kod vrijednosti ispod 1,25 pogodna je za navodnjavanje. Koncentracija otopljenih soli u vodi konvencionalno se utvrđuje mjerenjem električnog konduktiviteta ili električne provodljivosti i izražava kao EC (elektroprovodljivost) u dS m^{-1} .

Alkalizacija natrijem ocjenjuje se u odnosu na kompetitivne ione Ca^{2+} , Mg^{2+} i K^+ u parametrima SAR (*Sodium Adsorption Ratio*) i ESP (*Exchangeable Sodium Percentage*):

$$\text{SAR}_{\text{cmol}^{(+)} \text{dm}^{-3}} = K_G \times \frac{[\text{Na}^+]}{\sqrt{[\text{Ca}^{2+}] + [\text{Mg}^{2+}]}} \quad (53)$$

$$\text{ESP} = \frac{\text{Na}_{\text{izm}}^+ (\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1} \text{tla})}{\text{KIK} (\text{cmol}^{(+)} \text{kg}^{-1} \text{tla})} \times 100 \quad (54)$$

Između vrijednosti ESP i SAR postoji empirijski utvrđena povezanost:

$$\text{ESP} = 0,015 \times \text{SAR} - 0,01 \quad (\text{uz } K_G = 0,015) \quad (55)$$

Za praktične potrebe, potencijal pojedinog hraniva rijetko se prikazuje energijom koju biljka mora uložiti da bi usvojila hranivo. Češće se izražava kao aktivitetni, odnosno *Scofieldov* omjer (AR_{Na}) ili analogno potencijalu vodika (pH), prema *Woodruffu*, kao dekadni negativni logaritmi aktiviteta Na^+ iona (pNa) umanjeno za pola potencijala Ca^{2+} i Mg^{2+} p(Ca+Mg), npr. za natrij:

$$pNa = pNa - 0,5 \times p(Ca + Mg) \quad (56)$$

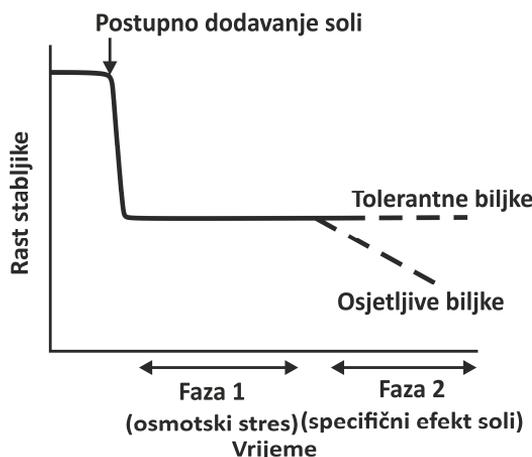
Zaslanjena i alkalizirana tla uglavnom su nepogodna, niske plodnosti, s izrazito visokim rizikom uz vrlo niske prinose. Međutim, zbog velike potrebe za hranom, korištenjem i navodnjavanjem tala, povećanje saliniteta je ubrzano u posljednjih nekoliko desetljeća. Stoga je sve više istraživanja vezanih uz solni stres koja obuhvaćaju mnoge aspekte utjecaja saliniteta na biljnu proizvodnju i ponašanje biljaka u takvim uvjetima, uključujući promjene na morfološkoj, fiziološkoj i molekularnoj razini. Suvremena istraživanja usredotočena su na biotehnologiju, transgene biljke, poboljšanje uzgoja i modifikaciju genetske strukture postojećih usjeva s ciljem poboljšane prilagodbe uzgoja na zaslanjenim tlima.

Tablica 10. Klasifikacija slanah i alkalnih tala prema EC i SAR

Klasifikacija	EC dS m ⁻¹	SAR	pH	Fizikalni uvjeti tla
Zaslanjena	> 4	< 15	< 8,5	Normalno
Alkalna	< 4	> 15	> 8,5	Loše
Zaslanjeno-alkalna	> 4	> 15	> 8,5	Normalno

Na *zaslanjenim tlima* (povećana koncentracija klorida, sulfata ili karbonata kalcija ili magnezija i pH < 8,5; Tablica 10.) dobro uspijevaju samo *halofitne biljke* (od ukupnog broja biljnih vrsta tek ih je ~ 2 %). Biološka prilagođenost *halofita* usmjerena je na regulaciju osmotskog tlaka (usvajaju malo soli ili ih pak akumuliraju u većim količinama u posebnim organima, posjeduju sposobnost izlučivanja soli žlijezdama ili izlučivanje korijenom ili odbacivanjem lišća s velikom koncentracijom soli). Zapravo, mehanizam obrane biljaka od suviška soli odvija se u dvije faze. U prvoj biljke nakon izlaganja suvišku soli vrlo brzo zaustavljaju rast (u nekoliko minuta) zbog osmotske promjene. Osmotski učinak najprije smanjuje sposobnost biljaka za apsorpcijom soli, a zatim dolazi do prestanka rasta lista dok se ne postigne stabilno stanje, što ovisi o koncentraciji soli izvan korijena (Slika 107.). Druga faza je puno sporija i traje dulje, ponekad mjesecima i posljedica je akumulacije soli u lišću. Porast koncentracije soli u lišću ometa fotosintezu i lako može doseći letalnu granicu.

Na tlima s visokom koncentracijom natrija, koja su vrlo loših fizikalno–kemijskih svojstava (loša struktura, vodonepropusna), biljke se moraju boriti sa solnim udarom, nemogućnošću usvajanja vode iz saturiranog tla i anaerobiozom. U takvim uvjetima često propada korijen biljaka zbog napada patogena i slabe otpornosti biljaka, npr. na fitoftoru.



Slika 107. Dvofazna reakcija biljaka na toksičnost soli u tlu (Munns, 2005.)

Neke halofite mogu rasti na tlima s 20 % soli (dobro podnose 2 - 6 %) i nakupiti do 10 % soli, odnosno koncentracija soli je čak do 75 % sadržaja suhe tvari što ima za posljedicu izuzetno visok osmotski potencijal staničnog soka uz povećanu sposobnost usvajanja vode iz zaslanjenog tla. Postoje 4 tipa halofitnih biljaka: 1. biljke koje nakupljaju soli (*euhalofite*), 2. biljke koje izdvajaju soli (*krinohalofite*) putem solnih žlijezda na epidermi lista, 3. biljke koje su nepropusne za soli (*glikohalofite*) i 4. biljke u kojima se vrši lokalizacija soli. Stoga se smatra da postoje samo dvije osnovne grupe halofita: a) koje sprječavaju usvajanje soli (ili barem akumulaciju soli u fotosintetska tkiva) i b) koje snižavaju koncentraciju soli u citoplazmi. To se podudara s dvije glavne strategije tolerancije na solni stres, odnosno izbjegavanje stresa (fizičke, fiziološke i/ili metaboličke barijere usvajanja soli, posebice endoderme) ili posjeduju internu otpornost na solni stres (regulacija usvajanja Na^+ i njegovog transporta kroz plazmatične membrane).

Kod usjeva (*glikofite*) uslijed povećane koncentracije soli dolazi do:

- usporenog rasta uz isti broj stanica koje su manje
- smanjenja rasta u dužinu, a pojačanog zadebljavanja organa biljke
- ubrzane diferencijacije i starenja stanica
- smanjenja suhe tvari nadzemnog dijela biljke
- pogoršanog vodnog režima biljaka uz moguć nedostatak K uslijed antagonizma s Na
- pojave više mehaničkog i žilnog tkiva uz formiranje trnja
- izraženijeg palisadnog parenhima, a kompaktnijeg mezofila
- smanjenja broja puči na jedinicu površine, smanjenja površine lista (list je deblji) pri čemu kloridna zaslanjenost utječe jače od sulfatne
- promjene sadržaja fotosintetskih pigmenata, antocijana, nukleinskih kiselina.

• Tablica 11. Tolerantnost pojedinih biljnih vrsta na povećanu koncentraciju soli

Naziv	Botanički naziv	Granična vrijednost EC (dS m ⁻¹)	Klasa
Lucerna	<i>Medicago sativa</i> L.	2,0	MT
Badem	<i>Prunus ducilis</i> L.	1,5	S
Jabuka	<i>Malus sylvestris</i> L.	-	S
Kajsija	<i>Prunus armeniaca</i> L.	1,6	S
Ječam	<i>Hordeum vulgare</i> L.	8,0	T
Cikla	<i>Beta vulgaris</i> L.	4,0	MT
Grah	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	1,0	S
Borovnica	<i>Rubus</i> sp.	1,5	S
Bob	<i>Vicia faba</i> L.	1,6	MS
Kupus	<i>Brassica oleracea</i> L.	1,8	MS
Uljana repica	<i>Brassica napus</i> L.	-	T
Mrkva	<i>Daucus carota</i> L.	1,0	S
Celer	<i>Apium graveolens</i> L.	1,8	MS
Trešnja	<i>Prunus avium</i> L.	-	S
Djetelina (crvena)	<i>Trifolium pratense</i> L.	1,5	MS
Kukuruz	<i>Zea mays</i> L.	1,7	MS
Krastavac	<i>Cucumis sativus</i> L.	2,5	MS
Patlidžan	<i>Solanum melongena</i> L.	1,1	MS
Češnjak	<i>Allium sativum</i> L.	1,7	MS
Vinova loza	<i>Vitis</i> sp. L.	1,5	MS
Salata	<i>Lactuca sativa</i> L.	1,3	MS
Dinja	<i>Cucumis melo</i> L.	1,0	MS
Zob	<i>Avena sativa</i> L.	-	T
Maslina	<i>Olea europaea</i> L.	-	MT
Grašak	<i>Pisum sativum</i> L.	3,4	MS
Breskva	<i>Prunus persica</i> L.	1,7	S
Kruška	<i>Pyrus communis</i> L.	-	S
Paprika	<i>Capsicum annuum</i> L.	1,5	MS
Šljiva	<i>Prunus domestica</i> L.	1,5	S
Šipak	<i>Punica granatum</i> L.	-	MT
Krumpir	<i>Solanum tuberosum</i> L.	1,7	MS
Tikvice	<i>Cucurbita pepo</i> L.	-	MS
Rotkvica	<i>Raphanus sativus</i> L.	1,2	MS
Malina	<i>Rubus idaeus</i> L.	-	S
Raž	<i>Secale cereale</i> L.	11,4	T
Soja	<i>Glycine max</i> (L.) Merrill	5,0	MT
Špinat	<i>Spinacia oleracea</i> L.	2,0	MS
Jaгода	<i>Fragaria vesca</i> L.	1,0	S
Šećerna repa	<i>Beta vulgaris</i> L.	7,0	T
Suncokret	<i>Helianthus annuus</i> L.	-	MT
Rajčica	<i>Lycopersicon esculentum</i> L.	2,5	MS
Pšenica	<i>Triticum aestivum</i> L.	6,0	MT

Prilagođeno prema Maas, 1986, 1990 i Francois i Maas, 1994 (izvor: Madhava Rao K.V., A.S. Raghavendra, K. Janardhan Reddy, (2006): Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants); T - tolerantne, MT - umjereno tolerantne; MS - umjereno osjetljive, S - osjetljive

Halofite su tijekom evolucije promjenama u genomu razvile sposobnost aktivne regulacije usvajanja tvari, akumulacije i korištenja različitih iona u cilju zadržavanja vode i održavanja ionske ravnoteže, dakle oslanjaju se na pretežno osmotske prilagodbe.

Usvajanje i raspodjela natrijevih iona u korijenu je u velikoj mjeri povezano s odnosom prema kaliju budući da efluks (izbacivanje) Na^+ iz stanica kore korijena (korteksa) stimulira usvajanje K^+ . Dakle prisutnost kalijevih (i kalcijevih) iona anagonistički djeluje na usvajanje natrijevih, pri čemu je taj mehanizam puno važniji za monokotiledone koje imaju mali kapacitet akumulacije natrija (npr. za kukuruz kao biljku izrazito osjetljivu na višak soli). Relativno visok omjer K/Na za biljke je puno važniji od održavanja niske koncentracije Na^+ .

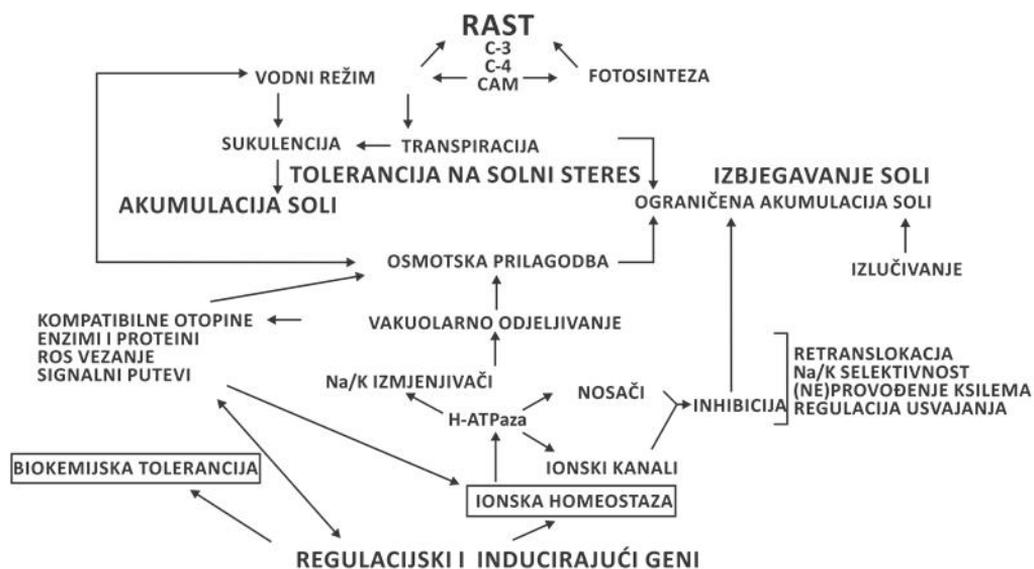
Smanjeni rast biljaka na zaslanjenim tlima djelomično je izazvan visokom koncentracijom soli u tkivima što dovodi do njihove dehidracije (*Oertlijeva hipoteza*), a u drugoj fazi se smanjuje rast zbog toksičnih učinaka akumuliranih soli.

Solni stres je usko povezan s vodnim režimom biljaka (suša) i pojavom osmotskog šoka (npr. *solni udar* kod primjene velike doze mineralnih gnojiva u suho tlo ili u blizini sjemena ili korijena). Pojavljuju se morfološke i anatomske promjene (skraćen životni ciklus, *kseromorfizam*, povećan omjer korijen/izdanak i dr.) te fiziološke promjene povezane s održavanjem vodnih odnosa i fotosinteze (npr. različiti putevi karboksilacije poput C-4, povezanost C-3 i CAM). Osim toga, narušava se ionska ravnoteža i *molekularna homeostaza* (npr. sinteza kompatibilnih otopljenih tvari potrebnih za osmotske prilagodbe), detoksikacija štetnih elemenata i oporavak rasta. U mnogih halofita regulacija vodnog režima povezana je s vrstom asimilacije CO_2 koje često koriste CAM (*Crassulacean Acid Metabolizam*), te fiksacijom CO_2 tijekom noći (sprječavaju gubitak vode transpiracijom). Promjena od C-3 fotosinteze u CAM kod nekih biljaka inducirana je s ABA (*apskizinska kiselina*).

Značajan broj halofita posjeduju C-4 tip fotosinteze i veću potrebu za Na^+ u odnosu na C-3 tip pa u uvjetima solnog stresa imaju prednost nad C-3 biljkama. Naime, njihova sposobnost da za vrijeme fotosinteze u velikoj mjeri zatvaraju puči uz izostanak fotorespiracije u mezofilnim stanicama, osigurava im puno efikasnije korištenje vode. Također, halofite koje rastu u uvjetima *fiziološke suše* (nemogućnost usvajanja vode, premda je u tlu ima dovoljno) imaju povišenu sposobnost usvajanja vode, daleko iznad 1,5 MPa.

Otpornost na soli uključuje molekule *efektore* koje omogućuju adaptivne mehanizme biljaka u slanoj sredini i regulatorne molekule koje kontroliraju ove puteve. Efektori su proteini koji održavaju ionsku homeostazu (membranski proteini uključeni u regulaciju

ionskog transporta), dok su regulatorne molekule zadužene za prijenos signala stresa i koordinaciju (hormoni, medijatori, transkripcijski faktori i regulatorni geni).



Slika 108. Strategija bilja u suprotstavljanju solnom stresu

Tolerancija na solni stres u duljem vremenskom razdoblju vrlo je kompleksan mehanizam koji obuhvaća morfološke, anatomske i fiziološke aspekte, a stupanj otpornosti biljnih vrsta prema solima (Tablica 11.) određuje se pravcem biokemijskih reakcija i odnosom toksičnih i zaštitnih tvari (Slika 108.). Brojne studije su pokazale da značajnu ulogu u signalizaciji suviška bikarbonata u tlu, ali i drugih abiotičkih stresova, uključujući sušu, zaslanjenost, ozljede i niske temperature, imaju jasmonati.

Mehanizam zaštite biljke od suviška soli ogleda se i u produkciji organskih kiselina (jabučne i limunske) koje neutraliziraju alkalne ione. Otpornost biljaka mijenja se tijekom ontogeneze, a najmanja je u cvjetanju.

Agronomski kriteriji procjene efekta solnog stresa (odnose se na kriterije kao što su klijanje, preživljavanje, LAI, veličina, oblik i boja lista, oštećenja biljaka u fazi rasta i formiranja prinosa) dobar su put za razvoj novih i jednostavnijih metoda i modela koji omogućuju učinkovitiji uzgoj na slanim i alkaliziranim tlima.

8.8. Otpornost biljaka prema ekstremnim pH-vrijednostima supstrata

Među edafskim čimbenicima koji drastično ograničavaju rast biljaka i tvorbu prinosa, ubraja se i pH tla (40 % svih svjetskih površina je kiselo, a 25 % alkalno). Naime, kemija tla snažno je povezana s pH-vrijednosti čije povećanje ili smanjenje uključuje mehanizme obrane biljaka od toksičnosti teških metala, viška bikarbonata, deficita ili suficita kalcija, mikroelemenata, niske raspoloživosti dušika i fosfora itd. Biljke koje rastu na alkalnim tlima proizvode veliku količinu organskih kiselina kako bi „neutralizirale“ višak kalcija što mijenja njihov metabolizam i ometa bitne fiziološke procese u stanicama, npr. kalcij ovisnu signalizaciju, metabolizam fosfata i dr.

Biljne vrste uspijevaju u širem rasponu pH tla, najčešće pri pH-vrijednostima 4 - 8, a optimum za većinu biljnih vrsta je 5 - 6. Nepovoljne vrijednosti reakcije tla najviše utječu na korijen biljke (duljinu korijena, brojnost i anatomska građa korijenovih dlačica). Reakcija tla uglavnom ne utječe na promjene pH staničnog soka, ali izaziva niz problema u raspoloživosti hraniva, odnosno opskrbljivanju biljaka dovoljnim količinama pojedinih elemenata.

U kiselim tlima fosfor se veže s aluminijem i željezom u spojeve niske topljivosti, dok na alkalnim tlima nastaju spojevi fosfora s kalcijem i magnezijem umjerene topljivosti, pa i kad je ukupna količina fosfora u tlu visoka, biljke ga ne mogu usvojiti.

Biljke koje žive na alkalnim tlima stoga izlučuju korijenom anione organskih kiselina, najviše limunsku i jabučnu i razlažu fosfate do iona koje mogu usvojiti. Pri tome se zapaža pojačana aktivnost PEP karboksilaze i cjelokupnog TCA (ciklus trikarbonskih kiselina ili Krebsov ciklus). Također, na alkalnim tlima vrlo čest je nedostatak željeza jer se ono u tlu nalazi u obliku iznimno slabo topljivog $\text{Fe}(\text{OH})_3$ (oksidohidroksidi: $\text{FeO}(\text{OH})$) ili hidratizirani $\text{FeO}(\text{OH}) \cdot n\text{H}_2\text{O}$ uz pojačano lučenje organskih kiselina s ciljem otapanja i kelatizacije Fe.

U tlima čiji je $\text{pH}(\text{H}_2\text{O}) < 5$ javlja se toksičnost aluminija (Al^{3+}) uz redukciju rasta korijena i ozbiljne probleme oko usvajanja svih drugih biogenih elemenata. Istraživanja pokazuju da postoje dva modela obrane i vrlo vjerojatno više mehanizama kojima se biljke brane od toksičnih količina Al u kiselim tlima: isključivanje Al iz vrha korijena i akumulacija Al u simplastu korijena. Međutim, većina eksperimentalnih dokaza pokazuje da je izlučivanje Al iz korijena vezano uz izlučivanje aniona organskih kiselina iz vrha korijena. Dakle, mehanizam tolerancije na suvišak aluminija temelji se na unutarnjoj detoksikaciji

simplastičnog Al preko kompleksa s organskim ligandima (kelatizacija) pri čemu nastaje primjerice Al-malat kompleks.

Kod kukuruza uzgajanog na tlu neutralne reakcije (pH 7) veći su intenzitet i produktivnost fotosinteze, te sadržaj šećera, nitrarnog i amonijačnog dušika, u odnosu na kukuruz uzgajan na tlu s pH = 4. Kod nekih biljaka postoje dva pH optimuma (različiti zahtjevi prema H⁺ i OH⁻ ionima koji indirektno utječu na različite fiziološko-biokemijske procese). pH optimumi su različiti za pojedine vrste, ali i za sorte (npr. 6-redni ječam bolje podnosi kiselu sredinu nego 2-redni ječam) što govori da je otpornost na promjene u pH-vrijednosti i sortno svojstvo.

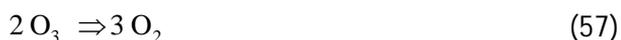
8.9. Troposferski ozon

Premda je u Zemljinoj atmosferi (stratosferi na visini 20 - 50 km) relativno malo ozona (< 0,001 % v/v), njegova važnost za život na Zemlji je ogromna jer apsorbira UV zračenje (UVB i UVC spektar manje valne duljine od 320 nm) te bez ozona u stratosferi život na Zemlji ne bi bio moguć. Ozon (O₃) koji nastaje blizu površine tla kao posljedica reakcije dušikovih oksida (izgaranje fosilnih goriva, vulkani i dr.) i UV svjetla, može biti štetan za biljnu produkciju (tzv. *fotokemijski smog*), osobito u blizini velikih industrijskih postrojenja koja produciraju dušikove okside (NO_x).

Ozon je prirodni sastojak atmosfere u koncentraciji 20 do 160 μg m⁻³, ali u blizini većih gradova i industrijskih pogona može biti veći od 300 μg m⁻³. Tako visoka razina O₃ može znatno smanjiti prinose brojnih usjeva. Ozon ulazi kroz puči u list biljaka što neizbježno povećava produkciju reaktivnih oblika kisika (ROS), vodikovog peroksida i hidroksilnih radikala. Budući da je ozon vrlo snažan oksidans, snažniji od O₂, uz to i vrlo nestabilan, brzo se raspada do molekularnog kisika (vrijeme poluraspada ~ 1/2 h):

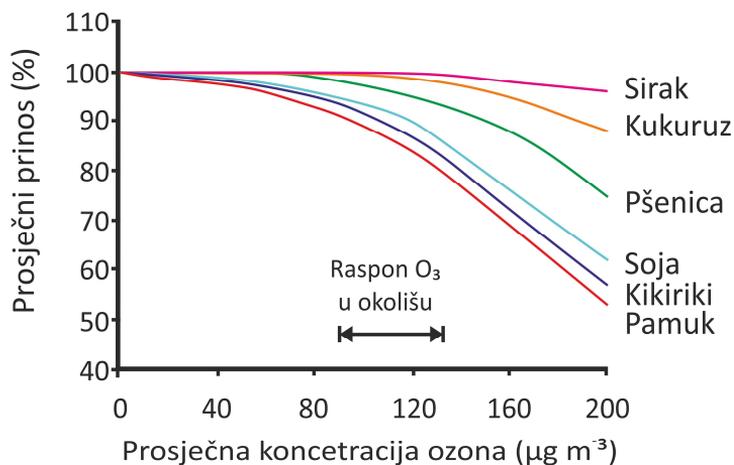


Slika 109. Oštećenje lista troposferskim ozonom



Troposferski ozon lako reagira s drugim molekulama, oštećuje površinska tkiva biljaka i životinja te štetno djeluje na ljude (iritira očnu sluznicu, grlo, nos i dišne puteve, a u velikim koncentracijama može biti smrtonosan). Simptomi djelovanja troposferskog

ozona zapažaju se na biljkama kao ubrzano starenje lišća (*senescencija*), tamne mrlje (2 - 4 mm) na površini lista, kloroza pa i nekroza lišća (Slika 109.). Kod koncentracije od $200 \mu\text{g m}^{-3} \text{O}_3$ dolazi do značajnog pada prinosa (do 50 % , Slika 110.).



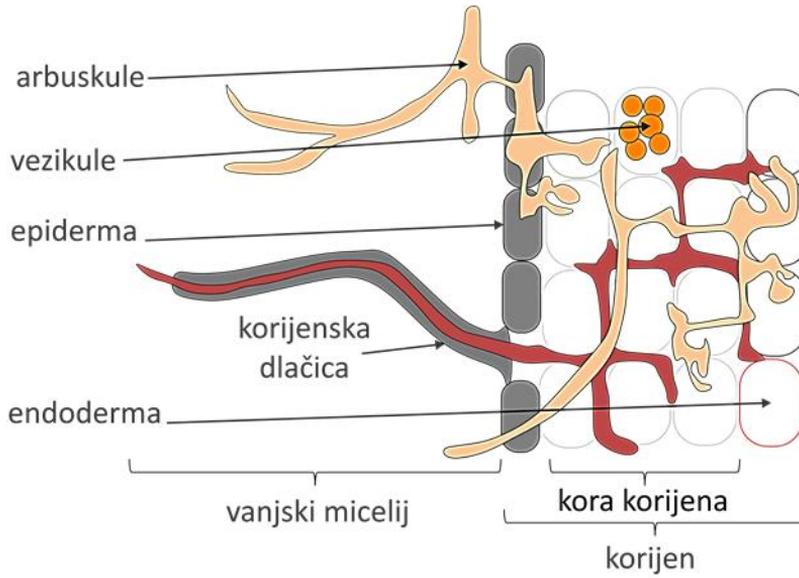
Slika 110. Utjecaj koncentracije troposferskog ozona na visinu prinosa

8.10. Mikoriza

Mikoriza je mutualistička simbioza korijena i gljiva u rizosfernom području. Razlikuju se dva osnovna tipa mikoriza: endomikoriza i ektomikoriza. Endomikorizu (vezikularno-arbuskularna mikoriza) karakterizira prodiranje hifa u pojedine stanice korijena gdje stvaraju različite strukture sudjelujući u izmjeni iona između gljive i biljke, dok kod ektomikorize hife gljiva obavijaju korijen prodirajući u međustanične prostore kore korijena tvoreći *Hartigovu mrežu*. Ektomikoriza je prisutna kod drvenastih kultura, dok je endomikoriza prisutna kod gotovo svih zeljastih kritosjemenjača.

Brojna istraživanja pokazala su da mikoriza (Slika 111.) umanjuje efekte stresa biljaka, iako su temeljni molekularni mehanizmi još uvijek nepoznati. Kolonizacija korijena ektomikoriznim (EMs) gljivama poboljšava status ishrane i ubrzava nakupljanje ugljikohidrata. Zapaženo je da mikoriza djeluje na porast nekih hormona, npr. apscizinske i salicilne kiseline, dok koncentracija jasmonske kiseline i auksina pada. Također, zapaženo je da su signalni putovi kod ekto i endo mikorize različiti.

Općenito se smatra da EMs aktivira gene i signalne puteve biljnog stresa i povećava toleranciju biljaka na abiotičke stresove.



Slika 111. Vezikularno-arbuskularna mikoriza (VAM)

9. Biljna imunologija i otpornost na patogene i štetočine

Biljke su neprekidno izložene patogenim mikroorganizmima i štetnim insektima (i drugim napadima, npr. herbivorima) te su tijekom *filogeneze* dobro prilagođene i imaju razvijene mehanizme obrane, odnosno opremljene su imunološkim sustavom za prepoznavanje patogena, prijenos alarmnog signala i brzo aktiviranje učinkovitih odgovora obrane koji ograničavaju infekcije. Istodobno, patogeni imaju razvijene strategije kako uzrokovati oboljenje sabotirajući imunološki sustav biljke.

Insekti i patogeni mikroorganizmi (*endo-* i *ektoparaziti*) se prilagođavaju biljkama domaćinima u biokemijskom, fiziološkom i morfološkom pogledu pa su često izrazito specijalizirani za pojedine biljne vrste, ponekad i kultivare. Biljke su vremenom razvile *sistemsku otpornost na patogene* koja se temelji na sedam „porodica“ proteina (*fitoaleksini*) s izraženim antimikrobijskim djelovanjem. Sistemska otpornost nije uvijek efikasna jer inducira rezistenciju patogenih mikroorganizama kroz njihov proces adaptacije. Suvremena istraživanja pokazuju da biljke pored kemijskog odgovora posjeduju i imunološke mehanizme *inducirane sistemske otpornosti* koji pružaju zaštitu u duljem vremenskom periodu (slično cijepljenju u humanoj medicini).

Otpornost biljaka na patogene mikroorganizme, infekcije patogenima i pojavu biljnih bolesti proučava posebna znanstvena disciplina *fitopatologija* (grčki - *Pathos* (trpjeti, podnositi) + *logos* (proučavati) ili šire *patobiologija*).

Velika uporaba pesticida u biljnoj proizvodnji vremenom je postala značajan faktor ograničenja porasta produktivnosti, profitabilnost i konkurentnost u proizvodnji hrane. Premda se bez pesticida ne može zamisliti moderna poljoprivreda i proizvodnja dovoljne količine hrane, njihova primjena može negativno utjecati na okoliš, zdravlje i kvalitetu života, a proizvodnja novih generacije pesticida na koje patogeni još nisu rezistentni postaje sve teža i skuplja. Zbog opasnosti za okoliš i zdravlje ljudi mnogi su pesticidi uklonjeni s tržišta ili se mogu koristiti samo pod određenim uvjetima. Potrošači su sve zabrinutiji zbog pesticida i njihovih rezidua u hrani, a sve je veći otpor prema suvremenoj biotehnologiji i uvođenju transgenih biljaka.

Sušтина imunizacije biljaka je regulacija ekspresije gena za obranu od patogena, budući da se radi o istim mehanizmima otpornosti kod otpornih i imuniziranih biljaka, a efekt „cijepljenja“ (*inducirana otpornost*) traje čitav vegetacijski period. Cijepljenje pruža zaštitu protiv širokog spektra patogena, uključujući viruse, bakterije i gljivice, a ne zahtijeva uvođenje stranih gena. Važno je istaknuti kako pesticidi nisu učinkoviti za veći broj biljnih bolesti izazvanih virusima i bakterijama. Također, imunizacija signalnim

spojevima za napad pojedinih patogena, ili spojivima koji otpuštaju takve signale, sustavno štiti biljke protiv bolesti uzrokovane različitim uzročnicima. Cijepljenje je moguće izvesti inokulacijom oslabljenih patogena, nekim nepatogenim tvarima ili tvarima koje kao signal obrambenog mehanizma proizvode već cijepljene biljke, a može djelovati lokalno i sistemski.

Induciranu rezistenciju na mnoge bolesti može se postići simbiotskim vrstama mikroorganizama koji biljku domaćina štite sistemski od pojedinih bolesti. Npr. simbioza između ječma (korijena) i endofitske bazidiomicete *Piriformospora indica*, daje sistemsku otpornost na razne patogene korijena i lista ječma (*Fusarium culmorum* i *Blumeria graminis f. sp. hordei*). Iskušano je niz korisnih bakterija za imunizaciju biljaka (npr. vrste rodova *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Bradyrhizobium*) za indukciju sistemske otpornosti. Od simbiotskih gljiva istraživani su, pored *Piriformospora indica* i *Trichoderma asperellum*, *Glomus intraradices* i dr.

Dosadašnja istraživanja pokazuju da je imunizacija biljaka efikasna metoda za obranu od bolesti, ali vrlo složena i slojevita jer zahtijeva sintezu antimikrobnih spojeva i barijera za patogene, a u fazi reakcije biljaka na napad bolesti, i sintezu obrambenih spojeva kao što su *fitoaleksini*, *hitinaze*, β -1,3-glukanaze, *proteaze*, *peroksidaze*, *fenoloksidaze*, *hidroksiprolin*, *glikoproteini lignina*, *kaloza* i dr.

Budući je fotosinteza temeljna funkcija viših biljaka, najveće štete oboljela biljka trpi upravo njenim poremećajima koji se manifestiraju *klorozom* (žućenje lišća) i *nekrozom* (propadanjem tkiva, prije svega lišća). Smanjenje intenziteta fotosinteze brzo se zapaža nakon infekcije biljaka patogenima jer ubrzo dolazi do problema s transportom vode i hraniva iz korijena, a zatim dolazi i do poremećaja u disanju.

Biljke se brane od napada štetnih organizama na više različitih načina: *preventivnim strukturalnim promjenama* (površinske prevlake voskom, promjene u strukturi epiderme, debljini staničnog zida, dlačice itd.), *histološkim promjenama* (plutane presvlake, formiranjem prekidnog sloja za odbacivanje (apciziju) lišća ili plodova, formiranjem „krasta“, kaloznih zadebljanja i čepova i dr.), *preventivnim kemijskim tvarima* (različite fenolne komponente kao zaštita od infekcije – crvena boja oboljelog lista je najčešće posljedica oksidacije fenolnih komponenti, protokatehična kiselina, lektini – proteini koji specifično vežu ugljikohidrate i imobiliziraju parazite, bakterije i viruse itd.), *smanjenom sintezom esencijalnih tvari patogena* (specifičnih proteina, ugljikohidrata i dr.) i na druge načine.

Fenomen *biljne imunološke reakcije* temelji se na postojanju *receptora infekcije* (*elicitor*), sinteze *signalnih tvari* čiju sintezu iniciraju patogeni nakon penetracije u

pojedine biljne organe, *prijenosa signala* i biljnog odgovora nakon aktiviranja gena za odgovarajuće sinteze. Istraživanja pokazuju da je *salicilna kiselina* (prekursor je *benzojeva kiselina*) česta *endogena signalna komponenta* imunizacije biljaka kod napada virusa, bakterija i gljivičnih patogena. Međutim, mehanizam signalizacije imunološkog odgovora je višeslojan te *celularni signal* aktivira transkripciju gena za sintezu *fitoaleksina*. *Lokalni signal* aktivira periferijsku (lokalnu) obranu tzv. *hipersenzibilnost* koja omogućuje nastanak *lezije* (mrtvog tkiva kao barijere daljnje infekcije), a *sistemska signal* omogućuje obranu u udaljenim dijelovima biljke.

Repelentni (odbijajući) i *atraktivni* (privlačeci) utjecaj biljaka na štetne insekte povezan je s oblikom, bojom i anatomsko-morfološkim svojstvima biljaka, odnosno njihovih organa (bodlje, trnje) te nizom kemijskih spojeva, koje sadrže biljke, različitog djelovanja.

Tijekom *ontogeneze* biljaka dolazi do sukcesivne promjene svojstava polimera koji služe kao glavni energetski izvor insektima te pojedine vrste štetnih insekata imaju samo ograničeno vrijeme u kojem mogu učiniti štetu. Veliki značaj u obrani biljaka od insekata imaju biljni *proteolitski* i *karbolitski* enzimi koji hidroliziraju proteine i ugljikohidrate tijela insekata.

Tvari sekundarnog podrijetla kod biljaka mogu na ishranu štetnika djelovati stimulativno, inhibitorno ili neutralno. Naime, biljke sintetiziraju preko 10 000 spojeva koji imaju *atraktivno* ili *repelentno* djelovanje. Primjerice *nikotin* kod duhana, *zaštitni proteini* (rajčica, soja, krumpir) koji blokiraju rad probavnih enzima, *farnesen* (divlji krumpir) odbijaju insekte kao i brojni *alkaloidi* i *terpeni* (*digitoksin*, *atropin* itd.).

Radi zaštite od insekata mnogi plodovi i sjemenje sadrže *HCN* (*amigdalina*, *vitamin B17*). *Armoracia lapathifolia* na mjestu povrede sintetizira otrovni plin *ugljični dioksisulfid*, krizantema sintetizira 6 vrsta *piretrina* (insekticidno djelovanje) koji utječu na nervni sustav insekata, dok *Lycopersicon hirsutum* sintetizira kao zaštitnu tvar insekticid *2-tridekanon*.

Poznat je veliki broj biljnih vrsta koje su razvile vrlo uspješan mehanizam otpornosti prema štetnim insektima, npr. *mrave* odbijaju metvica i tanacetum, *afide* (lisne uši) metvica, bijeli luk, korijander i anis, tripse tagetes itd. Obrana biljaka od *herbivora* (ptica i sisavaca) temelji se na prisutnosti različitih kemijskih spojeva, najčešće *antranilata* i *acetofenona* koja djeluju na centralni nervni sustav (vjerovatno preko ekspresije *c-Fos gena*). Upoznavanje mehanizma repelencije već omogućuje sintezu spojeva koji su često efikasniji od prirodnih tvari u zaštiti usjeva, npr. primjena herbicida *glifosata* uspješno štiti suncokret od korova.

Neke biljke sintetiziraju i *antibiotike* te su otporne na mikroorganizme, dok druge otpornost stječu sintezom kristalnih tvari (*oksalati* i *silikat*) koje oštećuju usni aparat insekata i otežavaju probavu biljne tvari insekatima.

Također, biljke mogu sintetizirati hormone insekata koji utječu na rast i razmnožavanje insekata (ličinke se ne *metamorfziraju* u *imago* ili *imago* postaje sterilan) ili pak sintetiziraju tvari koje blokiraju rad nekih hormona kod insekata (patuljaste ličinke krumpirove zlatice, gusjenice se prevlače slojem hitina koji praktički onemogućava ishranu takvih jedinki). Ove pojave sve se više koriste u *fitofarmaciji* jer nisu toksične za ljude i ne nakupljaju se u masnom tkivu čovjeka kao neki insekticidi.

Odnos štetočine i domaćina mogu poremetiti, a time i smanjiti otpornost biljaka, neki agrotehnički zahvati (veća doza dušika pogoduje razvoju lisnih uši, navodnjavanje pogoduje napadu sovice, uništavanje korova primorava insekte da polažu jajašca na usjev itd.).

10. Opća literatura

- Alscher, R. G., Hess, J. L. (1993): Antioxidants in Higher Plants. CRC Press. 174 p.
- Barber, S. A. (1995): Soil Nutrient Bioavailability: A Mechanistic Approach. John Wiley & Sons. 414 p.
- Bennet-Clark, T. A.; Kefford, N. P. (1953): Chromatography of the growth substances in plant extracts. *Nature*, 171, 645-7.
- Bhattarai, S. P., Su, N., Midmore D. J. (2005): Oxygenation unlocks yield potentials of crops in oxygen-limited soil environments. *Advances in Agronomy*, Volume 88, 2005. 313–377 p.
- Bohnert, H.J., Nelson, D.E., Jensen, R.G. (1995): Adaptations to environmental stresses. *Plant Cell* 7, 1099-1111.
- Chailakhian, M. Kh. (1961): Principles of ontogenesis and physiology of flowering in higher plants, *Canadian Journal of Botany*, 1961, 39(7): 1817-1841, 10.1139/b61-160
- Chapin, F.C., Matson, P.A., Mooney, H.A. (2012): Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer, 529 p.
- Chaves, M.M., Maroco, J.P., Pereira, J.S. (2003): Understanding plant responses to drought – from genes to the whole plant. *Functiona Plant Biology*, 30, 239-264. (<http://www.publish.csiro.au/journal/fpb>)
- Del Rio, L. A., Puppo, A. (2009): Reactive Oxygen Species in Plant Signaling, Springer, 256 p.
- Dennis, D. T. (1997): Plant Metabolism, Longman, 631 p.
- Dunn, R. (1981): The Effects of Temperature on the Photosynthesis Growth and Productivity of *Spartina Townsendii* (sensu Lato) in Controlled and Natural Environments, University of Essex, 218 p.
- Fageria, N.K., Baligar, V.C., Clark, R. (2006): Physiology of Crop Production, Springer, 345 p.
- Fritsche-Neto, R., Borém, A. (2012): Plant Breeding for Biotic Stress Resistance, Springer, 166 p.
- Hart, J.W. (1990): Plant Tropisms: And Other Growth Movements, Uwin Hajman, London, 228 p.
- Haryana, N., Punj S. (2012): Abiotic Stress: New Research, Nova Science Publisher's, 201 p.

- Hasegawa K, Mizutani J, Kosemura S, Yamamura S (1992): Isolation and identification of lepidomide, a new allelopathic substance from mucilage of germinated cress seeds. *Plant Physiol* 100:1059–1061
- Heldt, H.W., Heldt, F. (2005): *Plant Biochemistry*, 3rd. Elsevier Academic Press, 657 p.
- Hirt, H. (2009): *Plant Stress Biology: From Genomics to Systems Biology*, John Wiley & Sons, 257 p.
- Holbrook, N.M., Zwieniecki, M.A. (2005): *Vascular Transport in Plants*. Elsevier Academic Press, 331 p.
- Hopkins, W. G., Hüner, N. P. A. (2004): *Introduction to plant physiology*, J. Wiley, 560 p.
- Jones, H. G., Flowers, T. J., Jones, M. B. (1989): *Plants under stress*. University Press, Cambridge, 257 p.
- Kastori, R. (1983): *Uloga elemenata u ishrani biljaka*. Matica Srpska, Novi Sad. 350 p.
- Kastori, R. (1998): *Fiziologija biljaka*. Feljton, Novi Sad, 527 p.
- Kruger, N. J., Hill, S. A., Ratcliffe, R. G. (2009): *Regulation of Primary Metabolic Pathways in Plants*, Springer, 311 p.
- Lambers, H., Chapin III, F. S., Pons, T. L. (2008): *Plant Physiological Ecology*, Springer, 634 p.
- Larcher, W. (2003): *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*, Springer, 513 p.
- Leclerc, J. C. (2003): *Plant ecophysiology*, Science Publishers, 296 p.
- Madhava Rao K.V., A.S. Raghavendra, K. Janardhan Reddy (2006): *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*, Published By Springer, 345 p.
- Madhava Rao, K.V., Raghavendra, A.S., Janardhan Reddy, K. (2006): *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Springer, 351 p.
- Madhava, S.R., Raghavendra, R., Janardhan, S.R., (2006): *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*. Published by Springer, 351 p.
- Marschner, H. (1995): *Mineral nutrition of higher plants: second edition*. Academic Press, London. 889 p.
- Marschner, P., Rengel, Z. (2007): *Cycling of Micronutrients in Terrestrial Ecosystems*. Soil Biology. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 397 p.
- May, R. M. (2001): *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, 265 p.

- Mehler, AH (1951): Studies on reactions of illuminated chloroplasts. I. Mechanisms of the reduction of oxygen and other Hill reagents. *Arch Biochem Biophys* 33: 65–77
- Mengel, K., Kirkby, E.A., Kosegarten, H., Appel, T. (2001): *Principles of Plant Nutrition: 5th edition*. Springer. 849 p.
- Milthorpe, F. L., Moorby, J. (1979): *An Introduction to Crop Physiology*, CUP Archive, 244 p.
- Munns, R. (2005): Genes and salt tolerance: bringing them together. *New Phytologist*, 167: 645–663
- Parvaiz A., Azooz, M. M., Prasad, M.N.V. (2012): *Ecophysiology and Responses of Plants under Salt Stress*, Springer, 525 p.
- Parvaiz, A., Prasad, M.N.V. (2011): *Abiotic Stress Responses in Plants: Metabolism, Productivity and Sustainability*, Springer, 488 p.
- Pessarakli, M. (2002): *Handbook of Plant and Crop Stress*. Second edition. CRC Press, 1254 p
- Pessarakli, M., (2001): *Handbook of Plant and Crop physiology*, Second Edition. The University of Arizona, Tucson, 997 p.
- Pevalek -Kozlina, B. (2003): *Fiziologija bilja, Profil*, Zagreb, 568 p.
- Plaxton, W.C., McManus, M.T. (2006): *Control of Primary Metabolism in Plants*. Blackwell Publishing Ltd, 412 p.
- Prasad, M. N. V. (1996): *Plant Ecophysiology*, Wiley, 552 p.
- Prasad, M.N.V. (2004): *Heavy Metal Stress in Plants: From Biomolecules to Ecosystems*, Springer, 462 p.
- Raun, W.R, Johnson, G.V., Mullen, R.W., Freeman, K.W., Westerman, R.L. (2007): *Soil-Plant Nutrient Cycling and Environmental Quality*. Oklahoma State University (<http://soil5813.okstate.edu/BOOK.htm>)
- Rengel, Z. (1999): *Mineral Nutrition of Crops: Fundamental Mechanisms and Implications*. Food Products Press, New York, London, Oxford. 399 p.
- Reynolds, M.P., Ortiz-Monasterio, J.I., McNab, A. (2010): *Application of Physiology in Wheat Breeding*. D.F. CIMMYT Wheat Program, Apdo, Mexico, 246 p.
- Roger, M. R. J., Pedrolo, N., González, L. (2006): *Allelopathy: A Physiological Process with Ecological Implications*, Springer, 637 p.
- Salisbury, F.B., Ross, C.W. (1992): *Plant Physiology: 4th edition*. Wadsworth biology series. Wadsworth Publishing Company. 682 pp.

- Sanità di Toppi, L., Pawlik-Skowronska, B. (2003): *Abiotic Stresses in Plants*, Springer, 233 p.
- Sarić, M., Stanković, Ž., Krstić, B. (1987): *Fiziologija biljaka*. Naučna knjiga, Beograd. 539 p.
- Schulze, E. D., Caldwell, M. M. (1994): *Ecophysiology of photosynthesis*, Springer-Verlag, 576 p.
- Shabala, S. (2012): *Plant Stress Physiology*, CABI, 318 p.
- Shabala, S., Cuin, T. A. (2007): *Potassium Transporters and Plant Salt Tolerance*, Proceedings (International Fertiliser Society) Series, 36 p.
- Skoog, F., Miller, C.O. (1957). Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissue cultures in vitro. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 11, 118–131.
- Slafer, G.A., Rawson, H.M. (1994a): Sensitivity of wheat phasic development to major environmental factors: a re – examination of some assumptions made by physiologists and modellers. *Australian Journal of Plant Physiology* 21: 393 - 426
- Smallwood, M. F., Calvert, C. M., Bowles, D. J. (1999): *Plant Responses to Environmental Stress*, Bios Scientific Publishers, 224 p.
- Steduto, P., Hsiao, T.C., Fereres, E. and Raes, D. (2012): *Crop yield response to water*. FAO, 505 p.
- Taiz, L., Zeiger, E. (2010): *Plant physiology*, Sinauer Associates, Incorporated, 782 p.
- Tripathi R. D. (2006): *Plant Response to Environmental Stress*, International Book Distributing Company, 476 p.
- Tuteja, N., Sarvajeet, S. G. (2012): *Plant Acclimation to Environmental Stress*, Springer, 514 p.
- U. S. Salinity Laboratory Staff. (1954): *Diagnosis and Improvements of Saline and Alkali Soils*. U. S. Dept. Agric. Handbook No. 60.
- Vandermeer, J. (2011): *The Ecology of Agroecosystems*, Jones & Bartlett Learning, 387 p.
- Vukadinović, V. (1999). *Ekofiziologija*. Poljoprivredni fakultet u Osijeku, skripta, 75 pp.
- Vukadinović, V., Vukadinović, V. (2011): *Ishrana bilja*. Poljoprivredni fakultet, Osijek, pp. 442
- Wolf, T., Boyer, J. D. (2003): *Vineyard Site Selection*. Virginia Cooperative Extension Publication 463-020. 31 p. <http://www.ext.vt.edu/pubs/viticulture/463-020/463-020.html>.

11. Recenzije

Ovaj udžbenik je u izvjesnoj mjeri baziran na prethodnoj skripti iz ekofiziologije bilja (1999) koje je napisao Prof. Dr. Vukadinović. Udžbenik je proširen tako da uključi prvenstveno principe i nova saznanja ekofiziologije bilja. Tematika ekofiziologije je pravilno pokrivena i materijal je logično raspoređen da omogući studentima razumijevanje i učenje. Udžbenik je ilustriran velikim brojem odgovarajućih slika/dijagrama i tablica.

Svi važni ekološki čimbenici su objašnjeni u odnosu na relevantne biljne procese, među kojima su fotosinteza, disanje i rast i razvoj biljaka dobili veliki prostor. Odnosu biljaka prema vodi je posvećeno važno mjesto u udžbeniku jer je to neobično važan faktor povezan sa suvremenim klimatskim promjenama i varijabilnošću. Važan dio udžbenika su biljni stresovi povezani s okolišem (abiotički stresovi) jer ti stresovi snažno utječu na poljoprivredni prinos. Nešto manji prostor je posvećen biotskim stresovima, što je ubičajeno u udžbenicima ekofiziologije.

Jedna od neobično važnih karakteristika ovog udžbenika je dobra povezanost ekofiziološke teorije i poljoprivredne prakse, što će omogućiti studentima da sagledaju važnost pokrivena tematike i koriste stečeno znanje u svom budućem radu.

U zaključku, ovo je izvrstan i moderan udžbenik koji pokriva važnu tematiku povezanu s poljoprivrednom praksom. Udžbenik je napisan po svjetskim kriterijima i bit će neophodna karika u pravilnom obrazovanju studenata poljoprivrednih fakulteta.

Akademik prof. dr. sc. Zdenko Rengel (Perth, 15. lipnja 2014.)

Rukopis je nastao kao rezultat višegodišnje uspješne naučnoistraživačke delatnosti i rada autora na programima obrazovanja na redovnim i posleddiplomskim studijama. Ono je također nastalo sistematskim prikupljanjem, planskim proučavanjem i istraživanjem i obradom najnovijih podataka iz oblasti ekofiziologije, objavljenih poslednjih decenija. Rukopis je napisan jasnim jezikom i stilom, a u njega su utkana i sva nemalo autorovih znanja i velikih eksperimentalnih iskustava. Navodi u tekstu su potkrepljeni brojnim tehnički izuzetno znalačkim urađenim shemama i slikama, što u značajnoj meri olakšava čitaocu razumevanje gradiva. Veliko iskustvo i talenat autora u pisanju udžbenika i monografija došlo je do punog izražaja i u pisanju ovog rukopisa.

Može se istaći da je reč o izuzetnom delu, velike vrednosti neophodno svakom ko želi da upozna, proširi i produbi svoje znanje iz ekofiziologije. Na osnovu navedenog smatram da će ovo delo obogatiti udžbeničku literaturu i naučnu baštinu u oblasti ekofiziologije ne samo u Hrvatskoj već i šire. Imajući navedeno u vidu sa posebnim zadovoljstvom predlažem da se rukopis u priloženom obliku objavi.

Akademik prof. dr. sc. Rudolf Kastori (Novi Sad, 23. travnja 2014.)

Udžbenik „Ekofiziologija biljaka“ autora prof. dr. sc. Vladimira Vukadinovića, dr. sc. Irene Jug, izv. prof. i doc. dr. sc. Borisa Đurđevića temeljen je na podacima iz najnovije svjetske literature i vlastitim znanstvenim spoznajama iz ovog područja. Namjenjen je studentima Poljoprivrednog fakulteta u

Osijeku (moduli Ekosustavi u ekološkoj poljoprivredi i Osnove agroekologije), ali je napisan tako da ga mogu koristiti svi studenti biotehničkih znanosti naših sveučilišta u Zagrebu, Splitu i Osijeku, kao i studenti biologije (smjerovi: molekularna biologija, ekologija, biologija i kemija, biologija).

Obzirom da Biljna ekofiziologija kao znanstvena disciplina proučava interakciju između biljaka i njihovog okoliša povezujući biljnu fiziologiju s ekologijom, ovo štivo obuhvatilo je sve segmente tog područja, razvrstano u osam poglavlja: Uvod u biljnu ekofiziologiju, Značenje i djelovanje ekoloških čimbenika, Ekološka kriza i poljoprivreda, Fotosinteza, Disanje, Odnos biljaka prema vodi, Rast i razvitak biljaka i Fiziologija otpornosti na stres. Te dionice teksta su jasno istaknute i poslagane logičnim slijedom, upućujući na ključne pojmove, uz njihovo detaljno tumačenje, što je najvažnije za dobro razumjevanje i svladavanje gradiva.

Sadržaj rukopisa u cijelosti odgovara njegovoj namjeni koju su autori naveli u uvodnom dijelu. Napisan je jasnim i razumljivim stilom primjerenim ciljanim skupinama korisnika ovoga djela. Bogato ilustrirana shemama i slikama knjiga na suvremeni i prihvatljiv način prikazuje multidisciplinarne procese, pa tako može pobuditi interes širokog kruga korisnika, jer osim prigode za učenje daje i poruke čitatelju, te elemente koji omogućavaju praktično rješavanje problema u biljnoj proizvodnji.

Knjiga je napisana nadahnuto i analitički, u prvom dijelu je pravi repetitorij osnova biologije, biokemije i biljne fiziologije. Velikom dijelom pisan je leksikonski i nastoji iz velike količine raspoloživog znanja popisati i opisati ono što najviše odgovara potrebama struke. Posebno se ističu poglavlja 6 (Odnos biljaka prema vodi) i 8 (Fiziologija otpornosti na stres), u kojima su pored teorijskih osnova istaknuti i praktični primjeri nekih stručnih zabuda u poljoprivredi, uz argumentirana obrazloženja, a ponuđena su i praktična rješenja.

Autori ovog opsežnog djela cjelovito su obuhvatili probleme ekofiziologije bilja u interakciji tlo-biljka-atmosfera, čime su dali jedinstveni udžbenik, kakav do sada nismo imali na našim prostorima. Rukopis je izvorno-originalno djelo autora, koje će zasigurni naći put do svakog čitatelja, od studenta do nastavnika isitih ili srodnih predmeta.

Sadržaj rukopisa potpuno je sukladan njegovoj namjeni, prvenstveno kao stručna literatura. Studentima, stručnjacima, nastavnicima i znanstvenicima udžbenik „Ekofiziologija bilja“ nudi se kao bogati izvor informacija i sveobuhvatni prikaz fizioloških procesa biljaka u različitim uvjetima ekosustava. Autori knjige prof. dr. sc. Vladimir Vukadinović, dr. sc. Irena Jug, izv. prof. i doc. dr. sc. Boris Đurđević ovim su djelom dali značajan doprinos pisanoj znanstvenoj riječi, koja će mnogim generacijama studenata Poljoprivrednog fakultetu u Osijeku i šire pomoći u razumijevanju navedenih disciplina.

S velikim zadovoljstvom preporučam ga za tiskanje i uvjerena sam da će naći svoje mjesto na mnogim policama vrijednih knjiga.

Prof. dr. sc. Blaženka Bertić (Osijek, 5. svibnja 2014.)

12. Biografije autora udžbenika

Vladimir Vukadinović je redoviti profesor u trajnom zvanju na Poljoprivrednom fakultetu u Osijeku. Cijeli radni vijek proveo je kao istraživač (od 1971.) i sveučilišni nastavnik od 1981. baveći se Ishranom bilja, naročito problemima ishrane dušikom i kalijem, kako usjeva tako i trajnih nasada te proučavajući zemljišne resurse s aspekta produktivnosti tala i faktora ograničenja proizvodnje. Vrlo rano, s pojavom informatičke tehnologije od 1976. god., svoja istraživanja i rezultate oplemenjuje kompjutorskim modelima, GIS-om i izradom računalnih programa kao pomoć u razumjevanju produktivnosti tala, izradi gnojidbenih preporuka za usjeve i trajne nasade te kao pomoć u donošenju odluka po pitanjima popravki i rajonizacije. Značajno je istaći kako je prof. dr. Vladimir Vukadinović diplomirao na Odsjeku za biologiju Prirodno-matematičkog fakulteta (u Sarajevu 1971.) što je njegovim istraživanjima u području agronomije dalo specifičan fiziološki „štih“ u kojima su biljka i njene potrebe za rast, razvitak i tvorbu prinosa iznad ili jednake po važnosti agroekološkom i agrotehničkom aspektu primarne organske produkcije. S 40 godina staža u istraživanjima i nastavi Ishrane bilja, Fiziologije bilja, Ekofiziologije, Primjene kompjutora u poljoprivredi i Zemljišnih resursa, Vladimir Vukadinović je objavio gotovo 200 znanstvenih i stručnih članaka, nekoliko udžbenika i skripti te izradio niz kompjutorskih programa i modela kao i programa za statističku obradu rezultata istraživanja.

Irena Jug je izv. prof. Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku, zaposlena na Katedri za ishranu bilja i fertilizaciju. Svoj znanstveni rad započela je 1998. godine kao znanstveni novak, a nakon magisterija 2005. godine nastavlja raditi u svojstvu asistenta na Fiziologiji bilja i Ekofiziologiji. Doktorski rad iz područja ishrane bilja i ekofiziologije obranila je 2008. godine. Istraživački i nastavni rad prof. dr. Irene Jug obuhvaća područje agroekologije, ishrane bilja i ekofiziologije. Do sada je objavila 12 A1 radova koji su zastupljeni u bazama podataka Science Citation Index i Current Contentsu i 19 A2 radova citiranih u jednoj od sekundarnih publikacija. Sudjelovala je na 33 međunarodnih i 9 nacionalnih skupova s ukupno 55 radova od čega je 39 rada indeksirano u A3 skupini radova. Koautor je jednog sveučilišnog priručnika.

Boris Đurđević je docent Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku na predmetu Ishrana bilja, a sudjeluje u nastavi predmeta Ekosustavi u ekološkoj poljoprivredi, Zemljišni resursi i Modeliranje biljne proizvodnje. Bavi se problemima gnojidbe usjeva i trajnih nasada, primjenom GIS-a u evaluaciji i vizualizaciji zemljišne pogodnosti te izradom gnojidbenih preporuka za usjeve i u hortikulturi. Član je Hrvatskog tloznanstvenog društva i Hrvatskog društva za proučavanje obrade tla.