

Utjecaj abiotskog stresa na urod i kvalitetu jabuke

Perić, Iva

Undergraduate thesis / Završni rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Fakultet agrobiotehničkih znanosti Osijek

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:151:756267>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-02-05**



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](#)



SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
FAKULTET AGROBIOTEHNIČKIH ZNANOSTI OSIJEK

Iva Perić

Preddiplomski sveučilišni studij Poljoprivreda

Smjer Hortikultura

Utjecaj abiotskog stresa na urod i kvalitetu jabuke

Završni rad

Osijek, 2023.

SVEUČILIŠTE JOSIPA JURJA STROSSMAYERA U OSIJEKU
FAKULTET AGROBIOTEHNIČKIH ZNANOSTI OSIJEK

Iva Perić

Preddiplomski sveučilišni studij Poljoprivreda

Smjer Hortikultura

Utjecaj abiotskog stresa na urod i kvalitetu jabuke

Završni rad

Povjerenstvo za ocjenu završnog rada:

1. Prof. dr. sc. Tihana Teklić, mentor
2. Prof. dr. sc. Miroslav Lisjak, član
3. Prof. dr. sc. Aleksandar Stanisavljević, član

Osijek, 2023.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Fakultet agrobiotehničkih znanosti Osijek
Preddiplomski sveučilišni studij Poljoprivreda, smjer Hortikultura

Završni rad

Iva Perić

Utjecaj abiotskog stresa na urod i kvalitetu jabuke

Sažetak: Abiotški stres predstavlja nežive čimbenike okoline koji mogu značajno utjecati na razvoj i kvalitetu plodova jabuka. Ovi čimbenici uključuju ekstremne temperature, sušu, hladnoću, toplinu, vlagu, višak ili nedostatak svjetlosti te nepovoljna svojstva tla. Usporavanjem fotosinteze, smanjenjem transpiracije i metabolizma, te promjenom ostalih fizioloških procesa biljke, abiotški stres dovodi do poremećaja u razvoju i akumulaciji nutrijenata u plodovima. Rezultat toga može biti smanjenje rasta plodova, manja veličina, nedostatak sjaja, nepravilni oblik, slabija boja i smanjenje nutritivne vrijednosti. Povećana prisutnost slobodnih radikala, koji nastaju kao reakcija na stres, može uzrokovati oštećenja stanica i povećati osjetljivost prema bolestima i štetnicima. Uzgoj otpornih sorti, primjena odgovarajućih agrotehničkih mjera sa svrhom zaštite od ekstremnih uvjeta mogu pomoći u minimiziranju negativnih utjecaja abiotskog stresa na plodove jabuka. Održiva poljoprivredna praksa i pomno praćenje uvjeta uzgoja bitni su za osiguranje visokokvalitetnih i zdravih plodova i očuvanje ekosustava. Nadalje, važno je istaknuti da pravilna i redovita primjena gnojiva te pravilno zalijevanje mogu pomoći u održavanju optimalnih uvjeta za rast jabuka, smanjujući time osjetljivost na abiotški stres.

Ključne riječi: abiotški stres, jabuka, kvaliteta ploda, urod.
29 stranica, 0 tablica, 12 grafikona i slika, 63 literaturna navoda

Završni rad je pohranjen: u Knjižnici Fakulteta agrobiotehničkih znanosti Osijek i u digitalnom repozitoriju završnih i diplomskih radova Fakulteta agrobiotehničkih znanosti Osijek

BASIC DOCUMENTATION CARD

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek
Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek
Undergraduate university study Agriculture, course Horticulture

BSc Thesis

Iva Perić

The influence of abiotic stress on fruit yield and quality of apple

Summary: Abiotic stress represents non-living environmental factors that can significantly impact the development and quality of apple fruits. These factors include extreme temperatures, drought, cold, heat, humidity, excess or lack of light, and unfavorable soil conditions. By slowing down photosynthesis, reducing transpiration and metabolism, and altering other plant's physiological processes, abiotic stress leads to disturbed fruit development and nutrient accumulation. This can result with reduced fruit growth, smaller size, lack of luster, irregular shape, pale color, and diminished nutritional value. The increased presence of free radicals, generated as a reaction to stress, can cause cell damage and increase susceptibility to diseases and pests. Growing resilient varieties, applying appropriate cultivating techniques with the aim of protection against extreme conditions, and adapting cultivation practices to stress conditions can help minimize the negative impacts of abiotic stress on apple fruits. Sustainable agricultural practices and careful monitoring of growth conditions are essential to ensure high-quality and healthy fruits and preservation of the ecosystem. Furthermore, it is important to emphasize that the proper and regular application of fertilizers and adequate irrigation can help maintain optimal conditions for apple growth, thereby reducing sensitivity to abiotic stress.

Keywords: abiotic stress, apple, fruit quality, yield.
29 pages, 0 tables, 12 figures, 63 references

Final work is archived in Library of Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek and in digital repository of Faculty of Agrobiotechnical Sciences Osijek

Sadržaj

1. UVOD.....	1
2. VRSTE STRESA U BILJKAMA	3
2.1. Biotski stres.....	3
2.2. Abiotski stress.....	5
3. VRSTE ABIOTSKIH STRESOVA	8
3.1. Suša.....	8
3.2. Salinitet	10
3.3. Hladnoća	11
3.4. Vrućina.....	13
3.5. Nepovoljni uvjeti ishrane bilja.....	14
4. UTJECAJ ABIOTSKOG STRESA NA JABUKE.....	16
4.1. Utjecaj suše	17
4.2. Utjecaj saliniteta	18
4.3. Utjecaj hladnoće	19
4.4. Utjecaj nepovoljne ishrane.....	20
5. ZAKLJUČAK.....	24
6. LITERATURA	25

Kratice

ABA - abscisinska kiselina

AQP - Akvaporini

BABA - β -aminomaslačna kiselina

BTH – benzotiadiazol

CO₂ - ugljični dioksid

SA - salicilna kiselina

JA - jasmonska kiselina

FAO – Organizacija za prehranu i poljoprivredu

ROS – reaktivne kisikove vrste

1. UVOD

Svjetska populacija biljaka nalazi se pred neprekidnim izazovima suočavanja s nepovoljnim uvjetima u okolišu. Jedan od ključnih čimbenika koji ozbiljno utječu na rast, razvoj i produktivnost biljaka je abiotski stres. U današnjem svijetu, klimatske promjene i antropogeni utjecaji sve više doprinose povećanju abiotskog stresa, što predstavlja značajan izazov za očuvanje poljoprivrednih usjeva i sigurnost izvora hrane.

Abiotski stres može izazvati niz vanjskih čimbenika, kao što su ekstremne temperature, suša, poplave, salinitet tla ili/i vode, onečišćenje zraka, tla i vode, koji mogu značajno narušiti fiziološku ravnotežu biljaka. Budući da biljke nemaju sposobnost kretanja kako bi izbjegle takve nepovoljne uvjete, one im se moraju prilagoditi kako bi održale svoje biološke funkcije i preživjele. Poznato je da su biljke majstori prilagodbe, sposobne preživjeti u izuzetno nepovoljnijim uvjetima i pronaći put do opstanka.

Proučavanjem odgovora biljaka na ove nepovoljne uvjete, moguće je steći dublje razumijevanje mehanizama prilagodbe i obrambenih strategija koje biljke primjenjuju kako bi preživjele u stresnim uvjetima.

Među važnim poljoprivrednim kulturama, jabuka (*Malus domestica* Borkh.) izdvaja se kao jedna od najpoznatijih i najzastupljenijih voćnih vrsta u cijelom svijetu. Njezini plodovi ne samo da zadovoljavaju prehrambene potrebe ljudi, već su i sastavni dio mnogih tradicionalnih i kulturnih običaja širom svijeta. Međutim, unatoč njezinoj velikoj ekonomskoj važnosti, jabuka nije pošteđena od negativnih utjecaja abiotskog stresa.

Ovaj završni rad temelji se na dubljoj analizi utjecaja abiotskog stresa na urod i kvalitetu jabuka, s posebnim fokusom na istraživanje ključnih čimbenika stresa koji često utječu na ovu voćnu kulturu. Fizički čimbenici poput suše, ekstremnih temperatura, i pretjerane vlage, zajedno s kemijskim čimbenicima kao što su soli, teški metali i onečišćenje zraka, postaju sve češći problemi s kojima se jabuka susreće tijekom svog vegetacijskog ciklusa.

Učinci abiotskog stresa na jabuke manifestiraju se kroz kompleksne fiziološke, biokemijske i molekularne promjene koje dovode do značajnog smanjenja prinosa i degradacije kvalitete plodova. Smanjenje fotosinteze, povećana oksidativna oštećenja, poremećaj u akumulaciji hranjivih tvari te promjene u metabolizmu su samo neki od mehanizama koji se aktiviraju kao odgovor na stresna stanja.

Cilj intenzivne voćarske proizvodnje je ostvarenje redovitog priroda sa što većim postotkom ploda prve klase. Istraživanja provedena u sklopu projekta APPLERESIST bavila su se

ispitivanjem genetske otpornosti jabuka podrijetlom iz različitih ekoloških i agroklimatskih uvjeta vezano za toleranciju toplinskog i sušnog stresa. Projekt je trajao tri godine s 33 sorte jabuke, na dva lokaliteta kontinentalne Hrvatske. Rezultati provedenih istraživanja upućuju na značajan utjecaj lokacije i vremenskih prilika na komercijalnu proizvodnju i uzgoj sorti jabuka. Kao glavni rezultat projekta javno je dostupan Vodič za prilagodbu sortimenta jabuke klimatskim promjenama u proizvodnom području kontinentalne Hrvatske (Vinković i sur., 2023.).

2. VRSTE STRESA U BILJKAMA

Stres se definira kao bilo kakvo nepovoljno stanje ili tvar koja ometa metabolizam, rast ili razvoj biljke (Lichtenthaler, 1998.). Biljke imaju mehanizme podnošenja stresnih uvjeta, ali to ne znači da su na njih otporne. Stoga se prema utjecaju stresa na biljke može razlikovati one od kojih se biljka može oporaviti tzv. kratkotrajne učinke te učinke koji dovode do potpunog odumiranja biljnih stanica i odumiranja biljke odnosno dugotrajne učinke. Okolišne stresove možemo podijeliti u dvije široke kategorije: biotski i abiotski stres. Abiotički stres koji djeluje na biljke može biti fizički ili kemijski, dok je biotički stres koji djeluje na usjevne biljke biološka jedinica (Verma i sur., 2013.).

2.1. Biotski stres

Biotički stres je stres koji se javlja kao rezultat oštećenja koje nanose drugi živi organizmi, poput bakterija, virusa, gljivica, korisnih i štetnih insekata, korova i kultiviranih ili autohtonih biljaka (Flynn, 2003.). Vrste biotskih stresova koje organizmi doživljavaju ovise o klimatskim uvjetima u kojima se nalaze, ali i o sposobnosti tih vrsta da se odupru određenim stresorima.

Biotički stresori su ključan fokus poljoprivrednih istraživanja zbog znatnih ekonomskih gubitaka koje uzrokuju na usjevima koji predstavljaju izvor prihoda. Povijest je pokazala koliko je taj fokus istraživanja bitan kako bi održali mogućnost uzgajanja dostatne količine hrane. U 19. stoljeću iz Amerike donešena je filoksera vinove loze (*Dactylospheera vitifoliae*) koja je uzrokovala 'Veliku francusku krizu vina'. Simptomi napada mogu biti vrlo različiti i također se često mogu pomiješati sa simptomima abiotskog stresa. Također, 'Velika glad u Irskoj' savršen je primjer koliki problem čovječanstvu može napraviti samo jedan biotski stres. Ona je poznata i kao 'Velika krumpirova glad' jer ju je izazvala plamenjača krumpira (*Phytophthora infestans*) koja se pojavila u epidemiološkim razmjerima i uništila većinu krumpira u cijeloj Irskoj (Slika 1.).



Slika 1.: Simptomi plamenjače krumpira na gomolju.

Izvor:

<https://plantwiseplusknowledgebank.org/doi/10.1079/PWKB.20167801445>

U suvremeno doba rizik od velikog gubitka zbog biotskih čimbenika i dalje predstavlja prijetnju, no obrana je daleko više napredovala. Tijekom kasnog 20. stoljeća, poljoprivreda je sve više prelazila na upotrebu sintetičkih kemijskih pesticida radi suzbijanja štetnika i bolesti. Ipak, u 21. stoljeću, ovakva ovisnost o kemijskoj kontroli postaje neprihvatljiva. Pesticidi obično imaju ograničen vijek trajanja zbog razvoja otpornosti kod ciljanih štetnika, a sve više se prepoznaje da imaju negativne utjecaje na bioraznolikost, zdravlje poljoprivrednih radnika pa čak i potrošača.

Osim čovjekove njege i zaštite biljka ima i svoje mehanizme obrane od biotskih stresora. Obrana od biotskog stresa uključuje morfološke i strukturne barijere, kemijske spojeve, proteine i enzime koji osiguravaju zaštitu i otpornost na biotske stresove, čime štite proizvode i pružaju im snagu i čvrstoću (Madani i sur., 2019.). Otpornost na biotski stres može se inducirati putem specifičnih kemijskih spojeva poput β -aminomaslačne kiseline (BABA) ili benzotiadiazola (BTH) dok fitohormoni, salicilna kiselina (SA), jasmonska kiselina (JA) i etilen igraju ključne uloge u signalizaciji biotskog stresa (Madani i sur., 2019.).

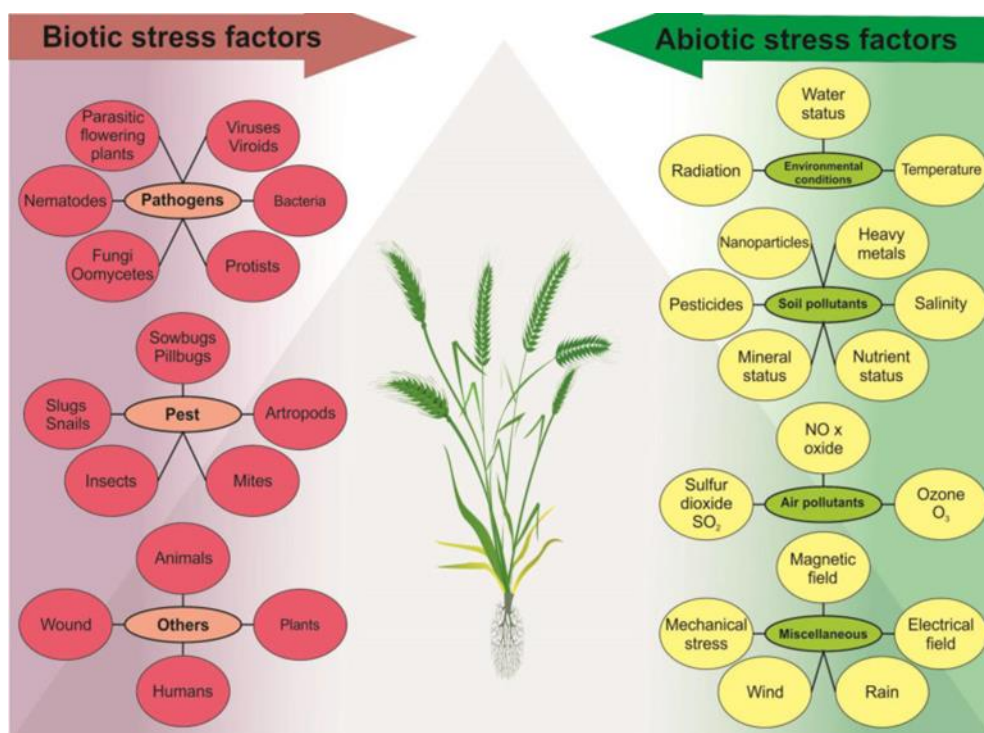
Simptome biotskog napada osoba s nedovoljno znanja ili iskustva često može zamjeniti sa simptomima abiotkog stresa. Kloroza tkiva, potpuna nekroza tkiva, polijeganje biljaka

uslijed gubitka turgora, uvijanje lišća i smanjen prinos samo su od nekih simptoma koje dijele i abiotski i biotski utjecaji.

Neki od vidljivih pokazatelja da se radi o biotskom napadu gljiva su sporonosni organi kao i micelij gljiva koji su nekada oku vidljivi, ugrizi insekata, ostavljena jajašca ili same imago jedinke.

2.2. Abiotski stress

Abiotski stres su nepovoljni utjecaji koje kemijski i fizikalni okolišni čimbenici imaju na biljku. Za razliku od biotskog, abiotski stres uzrokuju neživi faktori (Slika 2.). Neživa varijabla mora utjecati na okoliš izvan normalnog raspona varijacije kako bi značajno negativno utjecala na performanse populacije ili fiziologiju pojedinog organizma (Vinebrooke i sur., 2004.).



Slika 2.: Faktori biotskog i abiotskog stresa
Izvor: <https://europepmc.org/article/MED/36982199>

Nedostatak vode, salinitet, neravnoteža hranjivih tvari (uključujući toksičnost i nedostatak potrebnih elemenata) i ekstremne temperature predstavljaju značajna okolišna ograničenja za produktivnost usjeva diljem svijeta (Fahal, 2017.).

Voda, kao molekula života, među glavnim je faktorima koji su potrebni biljkama za život. Njezin nedostatak ili suvišak može itekako negativno utjecati na rast i razvoj. Oko 45 % poljoprivrednih površina diljem svijeta suočava se s čestim razdobljima nedostatka kiše, što direktno utječe na 38 % svjetske populacije. Otprilike 6 % ukupne površine svijeta pogođeno je salinitetom. Čak 19,5 % poljoprivrednih površina klasificira se kao zaslanjeno, a svake godine, otprilike 2 milijuna ha svjetskih poljoprivrednih površina propada zbog zaslanjenosti, što rezultira smanjenom produktivnošću usjeva. Osim solnog stresa prema izvješću FAO-a o svjetskim resursima tla iz 2000. godine procjenjuje se da je 64 % svjetskog područja zemlje pogođeno sušom, a 57 % hladnoćom (Yadav i sur., 2020.).

Ovi abiotički stresovi predstavljaju glavni uzrok neuspjeha uzgoja usjeva diljem svijeta, što dovodi do smanjenja prinosa za više od 50 % kod značajnih usjeva (Hirayama i Shinozaki, 2010.).

Abiotički stress je neizbježan i često nepredvidljiv te ne utječe samo na biljke već i na ljude i životinje. No, na biljke drugačije utječe budući da su sesilne i ovise o okolišnim čimbenicima. Zato se one oslanjaju na unutarnje obrambene mehanizme odnosno procese kako bi se obranile.

Prva linija obrane biljke protiv abiotičkog stresa nalazi se u njenom korijenju. Prema mišljenju Brussarda i sur. (2007.) ako je tlo u kojem se biljka nalazi zdravo i biološki raznovrsno, biljka će imati veću šansu za preživljavanje stresnih uvjeta.

Otpornost biljaka na abiotički stres možemo podijeliti na bijeg (eng. „*escape*“), izbjegavanje (eng. „*avoidance*“) i toleranciju (Yadav i sur., 2020.).

Kada biljka osjeti nizak intenzitet stresa ona počne koristiti strategiju „bijega“ dok stres još nije postao prevelik. Ova strategija se temelji na efikasnom i brzom razmnožavanju. U svom životnom ciklusu, biljke ubrzavaju faze razvoja s brzim rastom i razmjenom plinova, maksimalno iskorištavajući dostupne resurse dok su okolišni uvjeti još relativno podnošljivi. Također, biljke se prilagođavaju nepovoljnim uvjetima okoline kroz različite mehanizme, uključujući odbacivanje lišća, mirovanje sjemena, zatvaranje puči tijekom noći ili dana, kompaktan rast i skraćivanje biljnih dijelova.

Izbjegavanje stresa uključuje povratne odnosno reverzibilne fiziološke promjene. To uključuje mehanizme smanjenja gubitka vode i povećanje apsorpcije vode. Zatvaranje puči, smanjenje apsorpcije svjetlosti putem zakretanja lišća i zbijanje lišća u krošnji imaju svrhu u smanjenju gubitka vode, dok se s druge stranu povećanje apsorpcije vode biljka osigurava razvojem korijenovog sustava, morfološkim promjenama kako bi se smanjila transpiracija, većom stopom fotosinteze i ponovnom raspodjelom hranjivih tvari u starom lišću.

Tolerancija stresa rezultat je promjena na staničnoj i molekularnoj razini. Biljke kao odgovor na stres učvršćuju stanične stijenke, smanjuju veličinu stanica i prilagođavaju osmotski tlak (Wilson i sur., 1980.).

Različiti odgovori na stres aktiviraju se prema intenzitetu i trajanju nepovoljnih uvjeta, ali i prema fazi razvoja biljke što doprinosi njezinoj toleranciji ili osjetljivosti na stres jer su neki mehanizmi povezani s trajanjem njezinog životnog ciklusa. Biljke se također prilagođavaju vrlo različito jedna od druge, čak i ako žive na istom području. Kada je skupina različitih biljnih vrsta potaknuta različitim signalima stresa, poput suše ili hladnoće, svaka biljka je jedinstveno odgovorila, navodi Mittler (2006.). Ozbiljniji ili dugotrajniji stresovi mogu prouzročiti ozbiljne štete u biljkama, što rezultira smanjenjem njihove produktivnosti i vitalnosti. U takvim situacijama, biljke mogu pokazivati simptome kao što su osušeno lišće, žutilo, uvenuće i usporen rast. Ove reakcije na stres često su povezane s oštećenjem stanica i tkiva u biljkama.

Istraživanja su također pokazala da su abiotički stresori najštetniji kada se događaju zajedno, u kombinacijama abiotičkih stresnih čimbenika (Mittler, 2006.).

3. VRSTE ABIOTSKIH STRESOVA

Biotički i abiotički pritisci, koje uključuje prirodno okruženje usjeva, čine složen skup čimbenika. Međutim, abiotički stresovi su posebno važni jer obuhvaćaju različite nepredvidive okolišne faktore poput suše, zaslanjenosti, hladnoće, vrućine, teških metala i drugih štetnih kemijskih elemenata i spojeva u okolišu. Biljne reakcije na abiotički stres su kompleksne i dinamične te mogu biti ili reverzibilne (elastične) ili nepovratne (plastične) (Cramer i sur., 2011.).

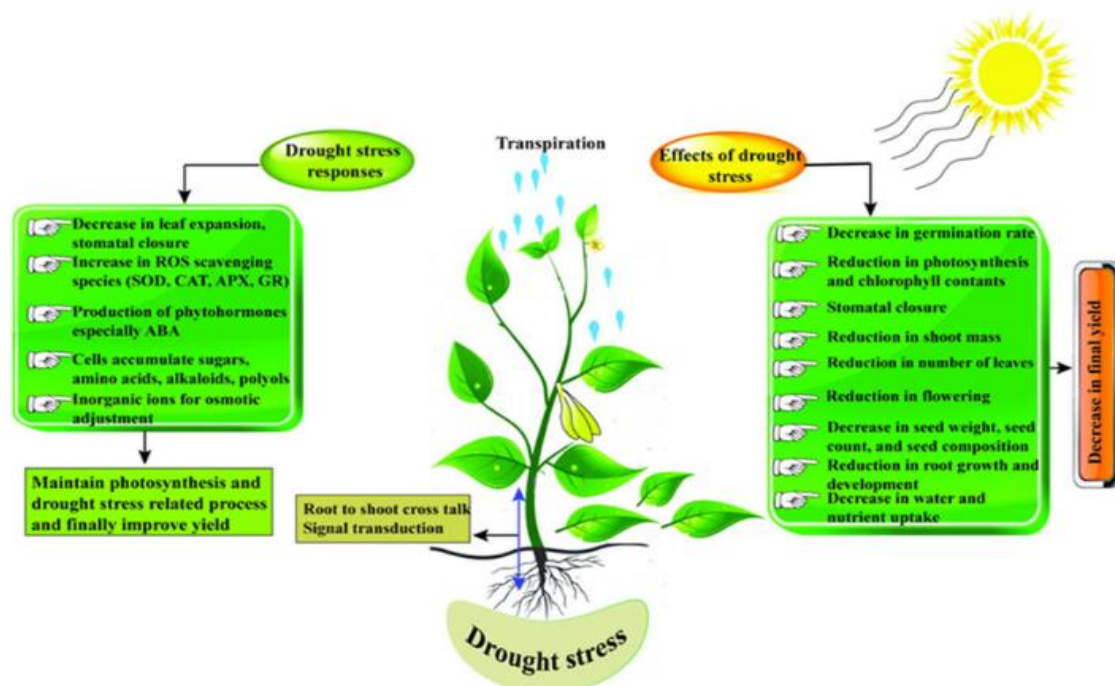
3.1. Suša

Suša je meteorološki pojam za prirodnu pojavu koja se odnosi na razdoblje u kojem padaline znatno opadaju ispod normalne razine, što rezultira smanjenjem količine vode u tlu i vodnim izvorima. Suše se često događaju u područjima s ograničenim padalinama i/ili visokim temperaturama, a mogu trajati od nekoliko tjedana do nekoliko godina.

Voda je ključna za rast, razvoj i općenito život svake biljke. Sušni stres se javlja kada dostupna voda u tlu opada, a atmosferski uvjeti uzrokuju neprekidni gubitak vode putem transpiracije ili isparavanja. Gotovo svaka biljna vrsta ima određenu toleranciju na sušni stres, no svaka biljna vrsta ima različit kapacitet te tolerancije. Sušni i solni stres globalni su problemi u osiguranju preživljavanja poljoprivrednih usjeva i održive proizvodnje hrane (Jaleel i sur., 2009.). Visoki potencijal prinosa pod sušnim stresom cilj je uzgoja usjeva. U mnogim slučajevima, visoki potencijal prinosa može doprinijeti prinosu u umjerenom stresnom okolišu (Blum, 1997.).

Sušni stres se smatra umjerenim gubitkom vode, što dovodi do zatvaranja puči i ograničenja razmjene plinova. Dehidracija je puno opsežniji gubitak vode, što može potencijalno dovesti do krupnih poremećaja metabolizma i stanične strukture i na kraju do prekida enzimske kataliziranih reakcija (Jaleel i sur., 2009.).

Tipični simptomi sušnog stresa kod biljaka uključuju uvijanje lišća, zaustavljanje rasta biljaka, žutilo lišća, ožegotine na lišću, trajnu uvelost (Corso i sur., 2020.). Osim ovih oku vidljivih simptoma postoje i oni koji se događaju unutar biljke kao reakcija, a to su smanjenje sadržaja vode, smanjeni potencijal vode u listovima i gubitak turgora, zatvaranje puči i usporavanje povećanja i rasta stanica (Slika 3).



Slika 3.: Učinak sušnog stresa na biljke i mogući odgovori.

Izvor: https://www.researchgate.net/figure/Effect-of-drought-stress-DS-on-plants-and-possible-responses_fig1_333347810

Ozbiljni vodeni stres može rezultirati zaustavljanjem fotosinteze, poremećajem metabolizma i konačno smrću biljke (Jaleel i sur., 2009.).

Kao i drugi abiotski stresovi, sušni stres utječe na biljke različito u različitim fenološkim razvojnim fazama jer biljke mogu aktivirati drugačije mehanizme obrane. Biljke primjenjuju zatvaranje svojih puči kao jedan od glavnih načina za borbu protiv sušnog stresa. Glavni hormon koji regulira otvaranje i zatvaranje puči je apscisinska kiselina (ABA). Sinteza ABA dovodi do vezanja ovog hormona na receptore. Kao rezultat tog vezivanja, otvaranje ionskih kanala se mijenja, što smanjuje turgor tlak u pučima i dovodi do njihovog zatvaranja. Akvaporini (AQPs) su još jedan izuzetno važan čimbenik u odgovoru na sušni stres i regulaciji unosa i izlaska vode iz stanica. Oni su integralni membranski proteini koji formiraju kanale. Glavna funkcija ovih kanala je olakšavanje transporta vode i drugih bitnih otopljenih tvari.

Smatra se da biljke koje su redovito izložene suši razvijaju neku vrstu "pamćenja". Istraživanje koje su proveli Tombesi i suradnici (2018.) otkrilo je da su biljke koje su prethodno bile izložene sušnim uvjetima sposobne razviti strategiju kako bi smanjile ponovni gubitak vode i smanjile potrošnju vode u slučaju ponovnog izlaganja stresnim uvjetima suše. Otkrili su da su biljke koje su prošle sušne uvjete promijenile način regulacije

svojih puči i usvojile takozvanu "hidrauličnu sigurnosnu granicu" kako bi smanjile osjetljivost na ponovnu sušu.

3.2. Salinitet

Više od 20 % svjetskih obradivih zemljišta suočava se s pojavom solnog stresa, a ta područja neprestano se povećavaju, kako zbog prirodnih tako i antropogenih aktivnosti (Arora, 2019.). U okviru vodne i solne ravnoteže, slično kao što se događa u oceanima i morima, formiraju se slana tla gdje dolazi više soli nego što izlazi iz ekosustava. Na takvim područjima, dolazna voda s kopna donosi soli koje ostaju jer nema odvodnje, dok se isparavanjem vode soli zadržavaju u tlu. Zasljenost tla u poljoprivrednim područjima odnosi se na prisutnost visoke koncentracije topljivih soli u vodenoj otopini tla u zoni korijena. Ove koncentracije topljivih soli stvaraju visoke osmotske pritiske koji ograničavaju rast biljaka, sprječavajući usvajanje vode putem korijena i poremećaje u usvajanju neophodnih elemenata mineralne ishrane.

Općeniti simptomi solnog stresa na biljku uključuju inhibiciju rasta, ubrzani razvoj, senescenciju i smrt biljke tijekom dugotrajne izloženosti. Inhibicija rasta je ključna šteta koja dovodi do drugih simptoma, a u ekstremnim uvjetima solnog stresa može se dogoditi i programirana smrt stanica. Solni stres potiče sintezu abscisinske kiseline koja zatvara puči kada se ABA prenese u zaštitne stanice. Kao rezultat zatvaranja puči, fotosinteza se smanjuje zbog nedostatka CO₂, što uzrokuje fotoinhibiciju i oksidativni stres. Osmotski stres, koji se također odmah odražava na rast biljaka, uzrokuje širenje stanica, bilo izravno ili posredstvom djelovanja abscisinske kiseline (Jouyban, 2012.).

Biljke su različito osjetljive na svaki stres ovisno o vrsti pa tako i na solni stres (Slika 4.). Prema toleranciji odnosno sposobnosti biljke da podnese solni stres možemo ih podijeliti na halofite i glikofite (nehalofite). Glikofiti su biljke koje ne mogu tolerirati visoke koncentracije soli dok su halofiti biljke koje rastu na zaslanjenim tlima i tamo završavaju svoj životni ciklus. Istraživanje halofita pokazalo je da su oni rasprostranjeni među različitim redovima viših biljaka (Flowers i sur., 1977.).

Utvrđeno je da više biljke mogu izdržati visoku zaslanjenost ili izbjegavanjem soli ili uključivanjem soli (Sykes, 1992.). Biljke koje izdržavaju visoku koncentraciju soli izbjegavanjem, koriste se selektivnošću membrane koja pogoduje usvajanju K⁺ prije nego Na⁺, stoga takve biljke imaju niski sadržaj Na⁺ i Cl⁻. Takve biljke imaju sposobnost izbjegavanja soli u samo nekim organima ili čak u cijeloj biljci. Biljke koje akumuliraju soli

koriste jednu od dvije strategije izdržavanja visoke solnosti. Prva strategija je podnošenje visokih razina soli između stanica putem otpornih staničnih membrana. Ova strategija zajednička je za sve halofite. Druga strategija je uklanjanje viška soli koje ulaze u biljku, gdje korijen može usvojiti ione soli, ali izbjeći njihov štetni učinak (Badr i Shafei, 2002.).

Osjetljive	Srednje osjetljive	Tolerantne
kukuruz	ječam	šećerna repa
luk	pamuk	datulje
salata		
grah		
agrumi		

Slika 4.: Osjetljivost poljoprivrednih kultura na zaslanjenost tla
Izvor: (Fizologija bilja, Lazarević i Poljak)

3.3. Hladnoća

Prosječna minimalna temperatura na većem dijelu (oko 64 %) ukupne kopnene površine na Zemlji manja je od 0°C (Rihan i sur., 2017.). Zbog toga je hladni stres jedan od ključnih abiotičkih stresova koji smanjuje poljoprivredni prinos promjenom kvalitete usjeva i trajanja nakon berbe. Mnoge vrste usjeva bitno su ograničene u reproduktivnom rastu zbog izloženosti hladnoći, primjerice, riža postaje sterilna kad je izložena hladnim temperaturama tijekom otvaranja cvijeta (Jiang i sur., 2010.). Stres niskih temperatura prepoznaje se po usporavanju rasta, listovi mijenjaju boju, izgledaju razmočeno i na njima se pojavljuju lezije. Plodovi trunu, razmekšaju se i mijenjaju boju (Slika 5.).

Stres niskih temperatura utječe na svojstva membrana. Pod utjecajem hladnih temperatura dolazi do inhibicije fotosinteze, usporenog prijenosa ugljikohidrata, smanjenja sinteze proteina, te inhibicije procesa staničnog disanja i drugih procesa. Sve ove reakcije događaju se zbog narušavanja strukture i funkcije biomembrana biljaka, te usporavanja enzimatskih reakcija.

Biljke su razvile mehanizam aklimatizacije na hladne temperature nakon prehodnog izlaganja istim. Takvu aklimatizaciju možemo i mi raditi s biljkama i zovemo ju kaljenje. Tijekom hladne aklimatizacije događa se niz fizioloških i kemijskih promjena. Na fiziološkoj razini, u biljkama se sintetiziraju mnoge tvari ili zaštitni proteini, poput topljivih šećera, prolina i proteina otpornih na hladnoću (Kaplan i Guy, 2004.; Kaplan i sur., 2007.). Ove tvari

sudjeluju u reguliranju osmotskog potencijala, formiranju kristala leda, stabilnosti staničnih membrana i neutralizaciji reaktivnih kisikovih vrsta (ROS) u biljkama izloženima hladnom stresu (Lee i sur., 2002.; Dong i sur., 2009.).

Hladni stres možemo podijeliti na hlađenje („chilling“) što obuhvaća temperature 0-15 °C i smrzavanje („freezing“) što obuhvaća temperature <0°C. Utjecaj hlađenja većinom je usporavanje rasta i razvoja biljaka. Prvobitno, hlađenje potiče ukrućivanje staničnih membrana što potiče daljnje reakcije na hladni stres. Također, ono narušava stabilnost proteina ili proteinskih kompleksa i smanjuje aktivnost enzima za čišćenje reaktivnih kisikovih vrsta što dovodi do oštećenja membrana, fotoinhibicije i nepravilne fotosinteze. Hlađenje utječe i na ekspresiju gena i sintezu proteina, jer favorizira formiranje sekundarnih struktura u RNA (Rajkowitsch i sur., 2007.; Ruelland i sur., 2009.). Smrzavanje je itekako štetnije od hlađenja jer može uzrokovati i smrt biljaka. Pod prirodnim uvjetima, oštećenje uslijed smrzavanja počinje s ekstracelularnom nukleacijom leda (Pearce, 2001.). Formirane jezgre leda rastu, stvaraju kristale leda i šire se u apoplast. Tamo induciraju izlazak vode što dovodi do dehidracije stanica. Nastanak kristala leda zahtijeva nekoliko stotina molekula vode. Proces kojim se molekule vode povezuju i formiraju kristal leda naziva se nukleacija leda.



Slika 5: Utjecaj stresa hlađenja na plodu banane.

Izvor: <https://www.rseco.org/book/export/html/144.html>

Mnogi važni usjevi poput riže, kukuruza, soje, krumpira, pamuka i rajčice osjetljivi su na hlađenje i nisu sposobni za hladnu aklimatizaciju. Nasuprot tome, neki usjevi poput zobi podnose hlađenje, ali su osjetljivi na smrzavanje. S druge strane, ječam, pšenica i raž su dobro prilagođeni na smrzavanje (Zhang, 2011.).

3.4. Vrućina

Stres od visokih temperatura je povišenje temperature iznad određenog praga tijekom dovoljno dugog vremenskog razdoblja da uzrokuje nepovratnu štetu na rastu i razvoju biljaka. Stresom visokih temperatura odnosno toplinskim šokom smatraju se povišenja temperature 10-15 °C iznad one temperature kojom je biljka u prosjeku okružena. Samo kombinacija intenziteta temperature, trajanja i brzine povišenja temperature mogu nam biti pokazatelj temperaturnog stresa. Pri vrlo visokim temperaturama, ozbiljna oštećenja stanica i čak smrt stanica mogu se dogoditi u roku nekoliko minuta, što se može pripisati katastrofalnom kolapsu stanične organizacije (Schöffl i sur., 1999.).



Slika 6: Uvijanje lišća kao mehanizam obrane od toplinskog stresa

Izvor: <https://tagawagardens.com/blog/tag/shade-cloth/>

Pri umjerenim temperaturama smrt i propadanje stanica može se dogoditi samo ako je izloženost vrlo duga. Simptomi toplinskog stresa mogu se lako zamijeniti s napadom bolesti

ili štetnika, te se njegovo proučavanje teško odvija jer se povezuje sa nedostatkom vode. Savijanje i uvijanje lišća prvi je i najčešći simptom toplinskog stresa. Uvijanjem lišća regulira se gubitak vode; površina lista se smanjuje, a stome se zatvaraju (Slika 6.).

Trenutak uvenuća nastaje kad ima manje vlage nego što biljka može apsorbirati, što dovodi do manjka vodnog tlaka unutar biljke. Svaki trenutak nakon uvenuća rizik je biljci za nepovratnost štete. Nekroza lisnih rubova, opadanje cvijetova ili/i plodova, usporavanje cvatnje, diskolorizacija i opekotine u obliku pjega jedni su od puno simptoma koje možemo uočiti.

U uvjetima stresa uzrokovanog visokim temperaturama, fotosinteza i disanje su inhibirani zbog narušavanja membranskih struktura. Temperatura na kojoj se koncentracija CO₂ koja se apsorbira u procesu fotosinteze izjednačava s količinom CO₂ koja se oslobađa u procesu disanja naziva se temperaturnom kompenzacijskom točkom. Kada su temperature više od temperaturne kompenzacijske točke, fotosinteza ne može nadoknaditi količinu ugljikohidrata koja se troši disanjem, što dovodi do razgradnje rezervi ugljikohidrata te to rezultira time da su plodovi manje slatki. Stabilnost i struktura membrana utjecani su od strane visokih temperatura jer povećavaju fluidnost membranskih struktura. Također su oslabljene vodikove i elektrostatske veze između polarnih grupa membranskih proteina.

Osim mehanizama uvijanja lišća, smanjena lisne površine, tvorbe voštanih prevlaka, rasta dlačica na lišću i vertikalnog rasta lišća biljke također sintetiziraju protein toplotnog šoka koji povećava stabilnost membrane i detoksicira reaktivne kisikove vrste (ROS).

3.5. Nepovoljni uvjeti ishrane bilja

Biljna ishrana grana je znanosti u području agrobiotehnike koja izučava usvajanje hraniva u biljku i njihov utjecaj na nju. Uključuje istraživanje kemijskih elemenata i spojeva nužnih za rast i razmnožavanje biljaka, te njihov metabolizam i vanjsko opskrbljivanje.

Nepovoljni uvjeti ishrane biljaka situacije su u kojima biljke nailaze na nedostatak, suvišak ili neuravnoteženu dostupnost hranivih tvari što najčešće rezultira nedovoljnim rastom, smanjenim prinosom ili narušavanjem zdravlja biljke. Razni hranjivi elementi prisutni su u vezi s enzimima i pomažu u pravilnom funkcioniranju metaboličkih procesa (Saleem i sur., 2023.). Hranjive tvari su ključne za obavljanje raznih fizioloških procesa u biljkama, a nedostatak ili nepravilan omjer ovih tvari može negativno utjecati na njihov razvoj i produktivnost.

Na usvajanje hraniva također znatno utječe kakvo je tlo kao supstrat. Zbijeno tlo može ograničiti rast korijena te tako smanjiti pristupačnost hranjivim tvarima i vodi. Nepravilno navodnjavanje dovodi do prevlažnog tla koje rezultira smanjenom dostupnosti kisika. Različite hranjive tvari biljkama su dostupne u određenim rasponima pH vrijednosti. U kiselim ili alkalnim tlima neke hranjive tvari slabo su dostupne biljkama, dok toksični elementi postaju pokretljivi (mobilni), odnosno aktivni (Vukadinović i Vukadinović, 2016.). Stresna okruženja, oštećenje od patogena i štetnika te prekomjerna gnojidba također su neki od čimbenika koji mogu utjecati na apsorpciju i iskorištavanje hranjivih tvari.

Tipični simptomi nedostataka hraniva uključuju usporen rast, klorozu, ljubičastu ili crvenu promjenu boje i nekrozu. Ako se radi o pokretnim hranjivim tvarima ovi simptomi prvo će se pojavljivati na starijim, donjim listovima dok će se nedostaci nepokretnih očitovati na mlađim, gornjim listovima. Višak hranjivih tvari najčešće je rezultat pretjerane primjene. Simptomi su pretjeran ili usporen rast, kloroza i nekrotične točke. Višak mnogih hranjivih tvari može inhibirati apsorpciju drugih, čime se potencijalno izazivaju simptomi nedostatka (Bennett, 1993.).

Teški metali su oni metali s relativno visokom gustoćom, atomskim brojem ili atomskom masom. Od esencijalnih elemenata u grupu teških metala ubrajaju se cink (Zn), kobalt (Co) i željezo (Fe). Teški metali u većim količinama postaju toksični za biljku. Prijavljeno je da i esencijalni i neesencijalni metali izazivaju zajedničke toksične simptome na usjevnim biljkama, kao što su kloroza, niska akumulacija biomase, inhibicija fotosinteze i rasta te asimilacija hranjiva koja na kraju dovodi do smrti biljaka (Ali i Gill, 2022.).

4. UTJECAJ ABIOTSKOG STRESA NA JABUKE

Jabuke (*Malus domestica* Borkh.) su jedna od najšire uzgajanih i ekonomski najvažnijih voćnih kultura diljem svijeta. Cijene se zbog svojeg ukusnog okusa, bogatog nutricionističkog sadržaja i svestranosti u kulinarstvu, što ih čini osnovnom namirnicom u prehrani diljem svijeta. Međutim, unatoč njihovoj popularnosti i prilagodljivosti, stabla jabuka, poput svih biljaka, suočavaju se s nizom izazova koje im postavlja okolina u kojoj rastu. Prema Krulić i Vučetić (2011.) klimatski uvjeti u središnjoj Hrvatskoj su vrlo povoljni za kvalitetan uzgoj jabuka. Međutim, autorice smatraju da će porast temperature zraka i tendencija skraćivanja vegetacijskog razdoblja jabuke sve više ugrožavati kvalitetan uzgoj jabuka na tom području. Nadalje, budući da je vegetacijsko razdoblje u gorskoj Hrvatskoj najkraće u odnosu na ostatak Hrvatske, tendencija njegovog produljenja zbog zatopljenja, ukazuje na mogućnost sve povoljnijeg uzgoja jabuka na tom području.

Okoliš u kojem jabuke rastu neprestano je podložan fluktuacijama i varijacijama, što dovodi do pojave abiotičkih stresnih faktora koji mogu poremetiti normalne fiziološke procese i rast ovih stabala. Abiotički stres odnosi se na nepovoljne učinke neživih okolišnih faktora na biljke, što može značajno utjecati na njihovu izvedbu i ukupno zdravlje.

Ekstremne temperature, dostupnost vode, slanost, intenzitet svjetlosti, vjetar, zagađenje zraka i izloženost kemikalijama samo su neki od abiotičkih stresora s kojima se jabuke susreću tijekom svog životnog ciklusa. Svaki od ovih stresora postavlja jedinstvene izazove i može duboko utjecati na različite aspekte razvoja jabuka i proizvodnje voća. Od usporavanja rasta do kompromitiranja kvalitete plodova, učinci abiotičkog stresa na stabla jabuka mogu imati značajne ekonomske i ekološke posljedice kako za proizvođače tako i za potrošače.

Proizvođači jabuka i znanstvenici u poljoprivredi sve više prepoznaju važnost razumijevanja i upravljanja abiotičkim stresom kako bi očuvali optimalno zdravlje i produktivnost stabala jabuka. S obzirom na to da klimatske promjene nastavljaju utjecati na globalne vremenske obrasce, vjerojatnost i intenzitet događanja abiotičkog stresa vjerojatno će se povećati, što dodatno naglašava potrebu za proaktivnim strategijama za zaštitu voćnjaka jabuka i osiguravanje održive proizvodnje voća.

4.1. Utjecaj suše

Potreba stabala jabuka za vodom izuzetno je velika (Slika 7). Istraživanje Dragonija i sur. (2004.) pokazalo je kako jabuka svoj vrhunac potrebe za vodom doživljava od sredine lipnja do sredine srpnja te se izrazito smanjuje početkom jeseni.



Slika 7: Učinak vodnog stresa na izgled ploda jabuke tijekom rasta i razvoja ploda.

Izvor: https://ars.els-cdn.com/content/image/1-s2.0-S2468014122000309-gr1_lrg.jpg

U srpnju je potrošnja vode kod stabala jabuka najveća zbog toga što tada krošnja doseže 80-90 % svoje pune veličine, a plodovi počinju intenzivno sazrijevati (Nemeskéri, 2007.). Okvirno 24 % od ukupne transpiracijske površine dolazi sa plodova. Velike potrebe za vodom jabuke moraju se zadovoljiti putem dodatnog navodnjavanja.

Već je istraženo da se navodnjavanjem stabala jabuke mogu promijeniti svojstva kao što su veličina, boja ili čvrstoća pulpe, debljina kore i aroma voća za konzumaciju. Često zalijevana stabla proizvele su plodove s manjom čvrstoćom pulpe i manje otopljenih čvrstih tvari od nezalijevanih stabala u istraživanju Opara i sur. (1997.). Autori zaključuju da je veličina i čvrstoća pulpe važna za proizvodnju jabuka za konzumiranje, stoga upravljanje opterećenjem stabla može značajno utjecati na kvalitetu jabuka u berbi, kod sorte Gala. Kombinacija intenziteta i vremena navodnjavanja s obzirom na razdoblje rasta ploda određuje svojstva ploda. Kili i sur. (1996.) te Mills i sur. (1997.) ističu kako kasno razdoblje smanjenog intenziteta navodnjavanja, od trenutka nakon ukupne cvatnje do dana berbe (104 dana), može koristiti za poboljšanje kvalitete ploda u proizvodnji jabuka. Rezultat je bio povećanje intenziteta boje i čvrstoće pulpe u usporedbi s intenzivno zalijevanim jabukama. Ovakav način navodnjavanja nije utjecao na vodni odnos ploda, kiselost, koncentraciju

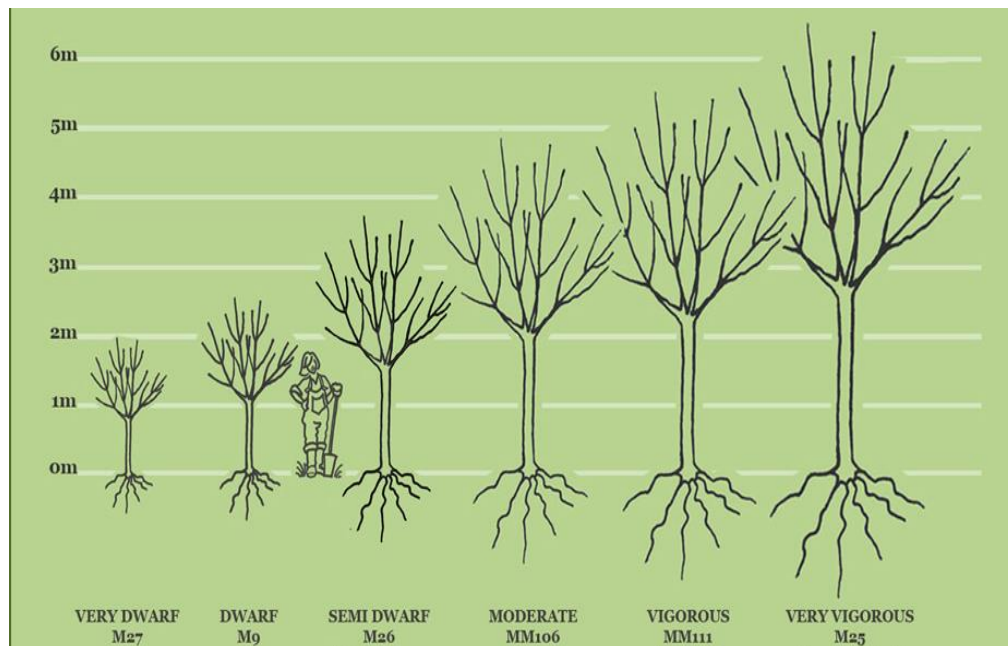
šećera i minerala. U sušnim razdobljima ovim jabukama je kvaliteta bila puno veća, ali veličina značajno manja u usporedbi s kontrolnim jabukama koje su dobro zalijevane.

Drugi istraživači su zaključili da smanjenje navodnjavanja nije imalo utjecaj na rast i veličinu plodova (Einhorn i Caspari, 2004.).

4.2. Utjecaj saliniteta

Salinitet (zaslanjenost tla, supstrata, hranjive otopine) znatno utječe na kvalitetu i prinos plodova jabuka. Višak soli u tlu može stvarati osmotski stres, otežavajući korijenju jabuka apsorpciju vode. Kao rezultat toga, stabla mogu doživjeti deficit vode, što dovodi do smanjenog rasta i razvoja plodova. Osmotska ravnoteža stanica je poremećena što usporava rast i diobu stanica, te time i veličinu krajnjeg produkta. Sposobnost fotosinteze i sinteze šećera može biti smanjena jer se sol nakuplja u listovima koji zbog toga dobivaju ožegotine (nekroza tkiva) i otpadaju. Budući da solni stres utječe na sadržaj mineralnih stvari može imati utjecaj i na okus i nutritivnu vrijednost ploda što je u direktnoj vezi s prodajnom vrijednosti.

Mnoga istraživanja su provedena o tome kako se boriti protiv problema solnog stresa na jabukama. Neka istraživanja su okrenuta u smjeru korijena gdje se ispitivalo na koje podloge treba kalemiti jabuke. U izvjesnim istraživanjima kao najmanje osjetljive na sol pokazale su se podloge M9 i MM106. Na ovim podlogama solni stres u kratkim razdobljima nije uzrokovao otpadanje lišća niti nekrozu. Međutim, relativni sadržaj klorofila smanjio se kod obje podloge, što izravno utječe na kvalitetu plodova. Smanjenje klorofila zbog solnog stresa može se pripisati smanjenju biosinteze klorofila ili povećanju degradacije klorofila (Murkute i sur., 2006.). Zaključeno je da se svakako povećava propusnost membrana, smanjuje se relativni sadržaj vode u lišću i provodljivost puči, ali su svi ti poremećaji manje izraženi kada se koriste pravilno odabrane podloge za kalemljenje (Slika 8.).



Slika 8: Različite vrste podloga za kalemljenje jabuka

Izvor: <http://www.carrobgrowers.co.uk/rootstocks.asp>

4.3. Utjecaj hladnoće

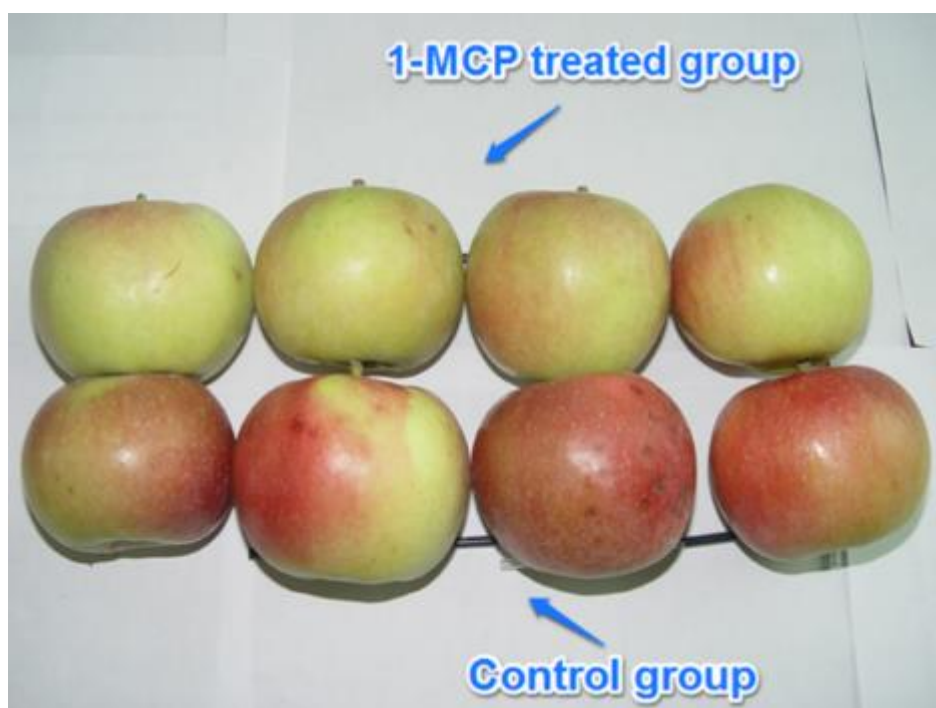
Važnost etilena kao ključnog pokretača u sazrijevanju i omekšavanju plodova jabuke je poznata (Slika 9.). Postoje dokazi o snažnoj potrebi za hladnoćom kako bi se pokrenulo sazrijevanje povezano s etilenom kod nekih sorti jabuka i krušaka, kao što su Granny Smith i Passe-Crassane, dok druge sorte jabuka, poput Royal Gale, proizvode etilen bez dugotrajnog izlaganja hladnoći (Larrigaudiere i sur., 1997; El-Sharkawy i sur., 2004). Istraživanja su provedena o tome može li izlaganje jabuka hladnoći potaknuti sazrijevanje neovisno o prisutnosti etilena. U tim istraživanjima korištene su jabuke koje imaju nedovoljnu količinu etilena za izazivanje reakcije sazrijevanja ploda.

Tretman etilenom kod jabuka izazvao je promjenu čvrstoće, bez obzira na vrijeme ili temperaturu skladištenja. Zaključeno je da je naknadno skladištenje na 20°C dovoljno za omekšavanje ploda. Nije bilo znatne razlike u čvrstoći jabuka koje su imale 2-tjedni tretman etilenom, a zatim su bile pohranjene na 0,5°C tijekom 4 tjedna u usporebi s jabukama koje su također imale 2-tjedni tretman etilenom te su nakon toga držane 4 tjedna na 20 °C.

Jabuke su razvile svoje vlastite mehanizme otpornosti na hladno razdoblje. Stabla jabuke s rano razvijajućim plodovima proizvode signale za indukciju otpadanja plodova kao odgovor

na hladnoću. Izlaganje različitim temperaturama dovodi do različitih odgovora na opadanje listova i plodova pod primjenom etilena.

Uspoređujući s prirodnim opadanjem razvijenih plodića na stablima koja nose previše plodova, neočekivano opadanje plodova tijekom normalnog razvoja može znatno smanjiti prinos voćnjaka (Yuan i Burns, 2004.). Iz perspektive voćarske industrije, stoga je od velike važnosti razumjeti mehanizam nenormalnog opadanja plodova koji je potaknut okolišnim čimbenicima, kao što je hladni stres.



Slika 9: Usporedba kontrolne grupe i grupe tretirane inhibitorom etilena

Izvor: <https://agfuse.com/article/1-methylcyclopropene-1-mcp-ethylene-inhibitors>

4.4. Utjecaj nepovoljne ishrane

Prema Stanisavljeviću i sur. (2008.), sadržaj hraniva i njihove interakcije u plodu jabuke koje su bitne za kvalitetu ploda, mogu biti pod značajnim utjecajem abiotičkih okolišnih čimbenika, kao što su opskrba hranivima i klimatski uvjeti. U njihovom istraživanju utvrđen je značajan utjecaj godine na sve istraživane pokazatelje osim na sadržaj Ca i Mg u plodu, s većim vrijednostima utvrđenim u sušnjoj godini. Sadržaj makroelemenata i svježina ploda su bili u negativnim korelacijama. U istraživanju koje je proveo Nava (2007.), veličina

ploda je bila pod jačim utjecajem gnojidbe kalijem u odnosu na gnojidbu dušikom, koja je smanjila koncentracije kalcija, magnezija i fosfora u plodu jabuke. Također, gnojidba dušikom je negativno utjecala na boju ploda, čvrstoću i sadržaj topljivih tvari u plodu. Prema mišljenju Čmelika i sur. (2005.), održavanje ravnoteže između rasta i rodnosti jabuke je moguće primjenom različitih zahvata, među kojima gnojidba ima presudno značenje. Autori naglašavaju da je prednost folijarne ishrane u tome što se relativno male količine daju voćki izravno u trenutku kada snabdijevanje preko korijena nije dovoljno ili kada zbog slabe mobilnosti u procesima sekundarne translokacijepojedini organi nisu adekvatno opskrbljeni.

Neka stanja deficita hranjivih tvari mogu se dijagnosticirati pregledom biljaka ako smo upoznati sa simptomima. Nažalost, česte su pogrešne dijagnoze jer su simptomi nedostataka ili viškova nekih elemenata slični, a simptomi mogu varirati na terenu. Dijagnoze su dodatno komplicirane kada biljkama nedostaje u više od jednog elementa istovremeno. Ograničenje upravljanja ishranom jabuke temeljeno na simptomima i izgledu stabla je da simptomi ukazuju da problem već postoji. Općenito, nedostatak N i K je uobičajen, nedostaci P, Mg, B, Mn i Zn povremeno se javljaju, dok su nedostaci Ca, S, Cl, Cu, Fe i Mo vrlo rijetki.

Stabla kojima nedostaje dušik razvijaju kratke vršne grančice. Listovi postaju vrlo blijedo zeleni pa čak i žuti. Veličina lista je manja pa je tako i asimilacijska površina manja što direktno utječe na razvoj plodova. Prvi simptomi se pojavljuju na starijem lišću jer se dušik premješta u nove, mlade listove koji još rastu. Prinos plodova može biti slab s obilnim odbacivanjem plodova u lipnju (tzv. „June drop“). Plodovi su manji i često se oboje i dozrijevaju ranije. Višak dušika može ozbiljno smanjiti kvalitetu jabuka i otpornost stabla, te povećati osjetljivost na plamenjaču (Cline i Hanson, 1992.). Također, jabuke slabo formiraju boju i brže gube čvrstoću tijekom skladištenja.

Nedostatak kalija prvo rezultira žućenjem tkiva duž rubova lista. To tkivo kasnije poprima brončanu boju i može se konačno osušiti, stvarajući nekrotičnu zonu duž rubova lista kako nedostatak napreduje (Slika 10.). Nekrotična područja se ne šire između žila lista. Budući da je kalij pokretljiv, simptomi se prvo pojavljuju na starijim listovima, ali u težim slučajevima mogu utjecati na mlade listove. Plodovi nakupljaju velike količine kalija, pa su simptomi na listovima vjerojatniji i izraženiji kako plodovi dozrijevaju tijekom godina s obilnim prirodom. Iako višak kalija nije toksičan, visoke razine kalija u tlu mogu inhibirati apsorpciju magnezija ili kalcija i tako izazvati nedostatke ovih elemenata.



Slika 10: Simptomi nedostatka kalija na lišću jabuke

Izvor: <https://www.canr.msu.edu/uploads/files/Applenutrition-EricHanson.pdf>

Nedostatak magnezija uzrokuje žućenje tkiva (kloroza) duž rubova lista i između glavnih žila. Simptomi se mogu prvo razviti duž rubova lista, slično simptomima nedostatka kalija. Kako nedostatak napreduje, žuti dijelovi postaju smeđi i odumiru, ostavljajući na sredini lista zelenu površinu u obliku božićnog drvca duž glavnih žila. Magnezij se relativno dobro premješta u biljkama, pa se simptomi obično prvo razvijaju na starijim listovima, obično počevši oko sredine sezone. Simptomi na samim plodovima su takvi da plodovi vrlo brzo i često otpadaju.

Nedovoljno bora rezultira smanjenjem veličine lista. Na pojedinačnim listovima nema jasnih uzoraka. Pojave novih grančica bitno su smanjene, a u težim slučajevima vrhovi grančica mogu odumrijeti. Mlade grančice mogu razviti smeđu boju ispod kore, što izgleda slično "mjehurićima" - simptomima uzrokovanim viškom mangana. Prinos plodova može biti smanjen. Plodovi mogu postati deformirani i razviti krastave, suhe lezije u mesu (Slika 11.).



Slika 11: Simptomi nedostatka bora na plodovima jabuka

Izvor: <https://www.canr.msu.edu/uploads/files/AppleNutrition-EricHanson.pdf>

Nedostatak kalcija očituje se tako da na površini ploda razvijaju se male udubljene jame, a meso ispod jama je obojeno i suho (Slika 12.) U težim slučajevima smeđa područja tkiva su raspršena po cijelom mesu zaražene jabuke i plod dobiva neugodan, gorak okus.



Slika 12: Simptomi nedostatka kalcija na plodu jabuke

Izvor:

<https://en.ecoorganic.ua/blog/post/apple-bitter-pit-a-calcium-deficiency-physiological-disease>

5. ZAKLJUČAK

Zaključno, abiotski stresovi mogu značajno utjecati na prinos i kvalitetu jabuka. Niske temperature, fluktuacije temperature i vlage, nedostaci i viškovi hranjivih tvari mogu uzrokovati različite simptome i poremećaje u stablima jabuka, utječući na razvoj ploda, veličinu, izgled i okus.

Osim toga, učinci abiotskog stresa na prinos i kvalitetu jabuka protežu se izvan neposrednih utjecaja na izgled i okus voća. Produljeno izlaganje nepovoljnim uvjetima može oslabiti stabla jabuka, čineći ih osjetljivijima na bolesti i napade štetnika. Oslabljene biljke također mogu imati smanjenu sposobnost proizvodnje i skladištenja ugljikohidrata, što utječe na njihovo ukupno zdravlje i sposobnost otpornosti na buduće stresore.

Klimatske promjene, s nepredvidljivim vremenskim obrascima, predstavljaju dodatne izazove za proizvodnju jabuka. Povećanje ekstremnih vremenskih događaja, poput toplinskih valova, suša i obilnih kiša, može poremetiti cvatnju, oplodnju i razvoj plodova, što rezultira oscilacijama u prinosima i smanjenjem kvalitete plodova.

Važno je da uzgajivači jabuka pažljivo prate i prilagođavaju se abiotskim stresovima kako bi smanjili njihov negativan utjecaj na prinos i kvalitetu. Istraživanje i razumijevanje interakcija između okolišnih čimbenika i fiziologije jabuka ključni su za razvoj učinkovitih strategija za poboljšanje proizvodnje jabuka i održavanje kvalitete ploda. Pravovremenom detekcijom i ublažavanjem učinaka abiotskih stresova, uzgajivači jabuka mogu poboljšati ukupnu produktivnost svog voćnjaka i osigurati kontinuitet opskrbe tržišta visokokvalitetnim jabukama za potrošače.

Kako bi se suočili s izazovima koje postavlja abiotski stres, uzgajivači implementiraju inovativne tehnike i tehnologije. Voćnjaci s djelomično kontroliranim klimatskim uvjetima, uz precizno navodnjavanje i gnojidbu te napredni sustavi praćenja okolišnih čimbenika pružaju mogućnosti za bolje upravljanje uzgojem i ublažavanje utjecaja stresnih čimbenika. Razvoj sorti jabuka s poboljšanom tolerancijom na stres i otpornosti na određene abiotske faktore također je aktivno područje istraživanja.

6. LITERATURA

1. Ali, B., Gill, R.A. (2022.): Editorial: Heavy metal toxicity in plants: Recent insights on physiological and molecular aspects, volume II., *Frontiers in Plant Science*, 13: 1016257
2. Arora, N.K. (2019.): Impact of climate change on agriculture production and its sustainable solutions. *Environmental Sustainability*, 2: 95-96.
3. Badr, M.A., Shafei, A.M. (2002.): Salt tolerance in two wheat varieties and its relation to potassium nutrition. *Al-Azhar Journal of Agricultural Research*, 35: 115-128.
4. Bennett, W.F. (1993.): *Nutrient deficiencies and toxicities in crop plants*. St. Paul, MN. APS Press. 202 str.
5. Blum, A., (1997.): Constitutive traits affecting plant performance under stress. In: G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson, and C.B. Peña-Valdivia, (eds.). 1997. *Developing Drought- and Low N-Tolerant Maize. Proceedings of a Symposium, March 25-29, 1996, CIMMYT, El Batán, Mexico. Mexico, D.F.: CIMMYT. 131–35 str.*
6. Brussaard, L., de Ruiter, P.C., Brown, G.G. (2007.): Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121(3): 233-234.
7. CABI: Late blight of Irish potato: *Phytophthora infestans*. 8.12.2016. <https://plantwiseplusknowledgebank.org/doi/10.1079/PWKB.20167801445> (9.9.2023.).
8. Carrob Growers: Fruit tree rootstocks. <https://www.canr.msu.edu/uploads/files/Applenutrition-EricHanson.pdf> (26.7.2023.).
9. Chan, D.: 1-Methylcyclopropene (1-MCP) Ethylene Inhibitors. 31.5.2021. <https://agfuse.com/article/1-methylcyclopropene-1-mcp-ethylene-inhibitors> (7.9.2023.).
10. Cline J.A., Hanson, E., (1992.): Relative humidity around apple fruit influences its accumulation of calcium. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 117(4): 542-546.
11. Corso, D., Delzon, S., Lamarque, L.J., Cochard, H., Torres-Ruiz, J.M., King, A., Brodribb, T. (2020.): Neither xylem collapse, cavitation, or changing leaf conductance drive stomatal closure in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 43(4): 854-865.
12. Cramer, G., Urano, K., Delrot, S., (2011.): Effects of abiotic stress on plants: a systems biology perspective, 11: 163.
13. Čmelik, Z., Tojnko, S., Unuk, T. (2005.): Učinak fertirigacije s dušikom i folijarne gnojidbe s nekim biogenim elementima na rast, rodnost i mineralni sastav plodova jabuke. *Pomologia Croatica*, 11(3-4): 195-209.

14. Dong, C.H., Zolman, B.K., Bartel, B., Lee, B.H., Stevenson, B., Agarwal, M., Zhu, J.K. (2009.): Disruption of *Arabidopsis* CHY1 reveals an important role of metabolic status in plant cold stress signaling. *Molecular Plant*, 2(1): 59–72.
15. Dragoni, D., Lakso, A.N., Piccioni, R.M. (2004.): Transpiration of an apple orchard in a cool humid climate: Measurement and modeling. *Acta Horticulturae*, 664: 175-180.
16. Ecoorganic: Apple bitter pit- a calcium deficiency physiological disease. 23.7.2020. <https://en.ecoorganic.ua/blog/post/apple-bitter-pit-a-calcium-deficiency-physiological-disease> (29.7.2023.).
17. Einhorn, T., Caspari, H.W. (2004.): Partial rootzone drying and deficit irrigation of 'Gala' apples in a semi-arid climate. *Acta Horticulturae*, 664: 197-204.
18. El-Sharkawy, I., Jones, B., Gentzbittel, L., Lelievre, J.M., Pech, J.C., Latch, A. (2004.): Differential regulation of *ACC SYNTHASE* genes in cold-dependent and -independent ripening in pear fruit. *Plant, Cell & Environment*, 27(10): 1197-1210.
19. Fahal, A.H., (2017.): Mycetoma: A global medical and socio-economic dilemma. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 11(4): e0005509.
20. Flowers, T.J., Troke, P.F., Yeo, A.R. (1977.): The mechanism of salt tolerance in halophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 28: 89–121.
21. Flynn, P. (2003.): Biotic vs. Abiotic - Distinguishing disease problems from environmental stresses. *Horticultural Home Pest News*, 489: 22.
22. Georgieva, M., Vassileva, V.: Stress Management in Plants: Examining provisional and unique dose-dependent responses. 7.3.2023. <https://europepmc.org/article/MED/36982199> (19.7.2023.).
23. Hanson, E.: Apple nutrition. <https://www.canr.msu.edu/uploads/files/Applenutrition-EricHanson.pdf> (29.7.2023.).
24. Herrington, S.E.: Chilling injury. <https://www.rseco.org/book/export/html/144.html> (22.7.2023.).
25. Hirayama, T, Shinozaki, K. (2010.) Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: Past, present and future. *The Plant Journal*, 61(6): 1041-52.
26. Jaleel, C., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M. (2009.): Drought stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology*, 11(1): 100-105.
27. Jiang, W., Lee, J., Chu, S.H., Ham, T.H., Woo, M.O., Cho, Y.I., Koh, H.J. (2010.): Genotype x environment interactions for chilling tolerance of rice recombinant inbred lines under different low temperature environments. *Field Crops Research*, 117(2-3): 226-236.

28. Jouyban, Z., (2012.) The effects of salt stress on plant growth. *Technical Journal of Engineering and Applied Sciences*, 2 (1): 7-10.
29. Kaplan, F., Guy, C.L. (2004.): β -Amylase induction and the protective role of maltose during temperature shock. *Plant Physiology*, 135(3): 1674-84.
30. Kaplan, F., Kopka, J., Sung, D.Y., Zhao, W., Popp, M., Porat, R., Guy, C.L. (2007.): Transcript and metabolite profiling during cold acclimation of *Arabidopsis* reveals an intricate relationship of cold-regulated gene expression with modifications in metabolite content. *The Plant Journal*, 50(6): 967-81.
31. Kilili, A.W., Behboudian, M.H., Mills, T.M. (1996.): Composition and quality of 'Braeburn' apples under reduced irrigation. *Scientia Horticulturae*, 67(1-2): 1-11.
32. Krulić, B., Vučetić, V. (2011.): Razvojne faze i zimsko mirovanje jabuke u Hrvatskoj. *Hrvatski meteorološki časopis*, 46: 35-43.
33. Larrigaudiere, C., Graell, J., Salas, J., Vendrell, M. (1997.): Cultivar differences in the influence of a short period of cold storage on ethylene biosynthesis in apples. *Postharvest Biology and Technology*, 10(1): 21-27.
34. Lazarević, B., Poljak, M.: *Fiziologija bilja*. <https://www.agr.unizg.hr/multimedia/0fda5b6a5f5244090baac1e0194b3c3e602b2e0bfa5fdbd62ef48ba930d3ccb67cfe5fa1562585020.pdf> (19.7.2023.).
35. Lee, B.H., Lee, H., Xiong, L., Zhu, J.K. (2002.): A mitochondrial complex I defect impairs cold-regulated nuclear gene expression. *Plant Cell*, 14(6): 1235-51.
36. Lichtenthaler, H.K. (1998.): The stress concept in plants: an introduction. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 851: 187-98.
37. Madani, B., Mirshekari, A., Imahori, Y. (2019.): Physiological responses to stress. In: *Postharvest physiology and biochemistry of fruits and vegetables*, Yahia E., (ur.), Woodhead publishing, Mexico, 405-423.
38. Mills, T.M., Behboudian, M.H., Clothier, B.E. (1997): The diurnal and seasonal water relations, and composition, of 'Braeburn' apple fruit under reduced plant water status. *Plant Science*, 126: 145-154.
39. Mittler, R. (2006.): Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in plant science*, 11(1): 15-19.
40. Murkute, A. A., Sharma, S., Singh, S. K. (2006.): Studies on salt stress tolerance of citrus rootstock genotypes with arbuscular mycorrhizal fungi. *Horticultural Science*, 33 (2): 70-76.

41. Nava, G. (2007.): Nutrition and yield of apple trees in response to nitrogen and potassium fertilizations and water deficit. Dissertation, Universidade de Sao Paulo, Escola Superior de Agricultura „Luiz de Querioz“. 113 str.
42. Nemeskéri, E.. (2007.): Water relations of apple and influence on fruit quality (minireview). *International journal of horticultural science*, 13(3): 59-63.
43. Opara, L.U., Studman, C.J., Banks, N.H. (1997.): Physico-mechanical properties of 'Gala' apples and stem-end splitting as influenced by orchard management practices and harvest date. *Journal of agricultural and engeneering research*, 68(2): 139-146.
44. Pearce, R.S. (2001.): Plant freezing and damage. *Annals of Botany*, 87(4): 417-424.
45. Rajkowitsch, L., Chen, D., Stampfl, S., Semrad, K., Waldsich, C., Mayer, O., Jantsch, M.F., Konrat, R., Blasi, U., Schroeder, R. (2007.): RNA chaperones, RNA annealers and RNA helicases. *RNA Biology*: 4(3): 118-30.
46. Rihan, H.Z., Al-Issawi, M., Fuller, M. (2017.): Advances in physiological and molecular aspects of plant cold tolerance. *Journal of plant interactions*, 12(1): 143-157.
47. Ruelland, E., Vaultier, M.N., Zachowski, A., Hurry, V. (2009.): Cold signalling and cold acclimation in plants. *Advances in Botanical Research*, 49: 35-150.
48. Saleem, S., Mushtaq, N., Rasool, A., Shah, W., Tahir, I., Rehman, R. (2023.): Plant nutrition and soil fertility. In: *Sustainable plant nutrition*. Aftab T. (ur.). 23-49.
49. Schöffl, F., Prandl, R., Reindl, A. (1999.): Molecular responses to heat stress. In: Shinozaki, K. and Yamaguchi-Shinozaki, K. (eds.): *Molecular responses to cold, drought, heat and salt stress in higher plants*, R.G. Landes Co., Austin, Texas, 81-98.
50. Shanker, A.K., Shanker, C. (2016.): Abiotic and biotic stress in plants - recent advances and future perspectives. In *Tech, Rijeka*. 768.
51. Stanisavljević, A., Engler, M., Lisjak, M., Lončarić, R. (2008.): Nitrogen fertilization and crop load impact on fruit macrolelement content and quality indices of apples grown on calcareous soil. *Cereal Research Communications*, 36: 487-490.
52. Sykes, S.R. (1992.): The inheritance of salt exclusion in woody perennial fruit species. *Plant and soil*, 146: 123-129.
53. Tagawa Gardens: Mid-summer tomato problems? <https://tagawagardens.com/blog/tag/shade-cloth/> (23.7.2023.).
54. Tombesi, S., Frioni, T., Poni, S., Palliotti, A., (2018.): Effect of water stress “memory” on plant behavior during subsequent drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 150: 106-114.

55. Verma, S., Nizam, S., Verma, P.K. (2013.): Biotic and abiotic stress signaling in plants. In: Sarwat, M., Ahmad, A. and Abidin, M. (eds.): Stress signaling in plants: Genomics and proteomics perspective, Vol. 1, Springer Science, New York, 25-49.
56. Vukadinović V., Vukadinović V. (2016.): Tlo, gnojidba i prinos. Elektroničko izdanje. 283.
57. Vinebrooke, R., Cottingham, K., Norberg, J., Scheffer, M. (2004.): Impacts of multiple stressors on biodiversity and ecosystem functioning: the role of species co-tolerance. *Oikos*, 104(3): 451-457.
58. Vinković, T., Lisjak, M., Ravlić, J., Teklić, T., Rebekić, A., Jelačić, T., Vujević, P., Budinščak, Ž. (2023.): Vodič za prilagodbu sortimenta jabuke klimatskim promjenama u proizvodnom području kontinentalne Hrvatske. Projekt „APPLERESIST – Genetska otpornost jabuke na toplinski i sušni stres uz formiranje preporučenog sortimenta za proizvodna područja kontinentalne Hrvatske“, KK.05.1.1.02.0029; Hrvatska agencija za poljoprivredu i hranu, Osijek, 56.
59. Wilson, J., Ludlow, M., Fisher, M., Schulze, E. (1980.): Adaptation to water stress of the leaf water relations of four tropical forage species. *Australian Journal of Plant Physiology*, 7(2):207.
60. Yadav, S., Modi, P., Dave, A., Vijapura, A., Patel, D., Patel, M. (2020.): Effect of abiotic stress on crops. *IntechOpen*. doi: 10.5772/intechopen.88434
61. Yahya, M.: Research progress and perspective on drought stress in legumes: A Review. Svibanj 2019. https://www.researchgate.net/figure/Effect-of-drought-stress-DS-on-plants-and-possible-responses_fig1_333347810 (19.7.2023.).
62. Yuan, R., Burns, J.K. (2004.): Temperature factor affecting the abscission response of mature fruit and leaves to CMN-Pyrazole and ethephon in ‘Hamlin’ oranges. *Journal of the American Society for Horticultural Sciences*, 129(3): 287–293.
63. Zhang, F., Jiang, Y., Bai, L.P., Zhang, L., Chen, L.J., Li, H.G., Yin, Y., Yan, W.W., Yi, Y., Guo, Z.F. (2011.): The ICE-CBF-COR pathway in cold acclimation and AFPs in plants. *Middle-East journal of scientific research*, 8: 493-498.