

UDK: 582.632.2:551.5

Izvorni naučni rad *Original scientific paper*

**UTICAJ SUŠE I OPORAVKA NA PARAMETRE RAZMENE GASOVA KOD
POPULACIJA HRASTA LUŽNJAKA GAJENIH U POLU-
KONTROLISANIM USLOVIMA**

Mirjana Bojović¹, Nataša Nikolić², Milan Borišev², Slobodanka Pajević², Rita Horák³, Lazar Pavlović⁴, Erna Vaštag⁴

Izvod: Dve populacije hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) su u polu-kontrolisanim uslovima bile izložene različitim tretmanima: optimalnoj vlažnosti zemljišta (kontrola), suši praćenju oporavkom nakon ponovnog uspostavljanja optimalne vlažnosti zemljišta (S1) i tretmanu konstantne suše (S2). U odgovoru populacija na sušu i oporavak, ispitivane su promene parametara koji se odnose na razmenu CO₂ i vodene pare u listu, kao što su intenzitet fotosinteze (A), transpiracije (E), stomatalna provodljivost (g_s), intercelularna koncentracija CO₂ (C_i), trenutna efikasnost korišćenja vode (WUE) i unutrašnja efikasnost korišćenja vode (WUE_i). Rezultati istraživanja ukazuju na specifične adaptivne predispozicije ispitivanih populacija u odnosu na sušni stres i oporavak nakon suše, čime se dobijaju pouzdane smernice za procenu njihovog potencijala za gajenje u uslovima vodnog deficita i mogućnost oporavka nakon ponovnog uspostavljanja optimalnog snabdevanja vodom.

¹ Dr Mirjana Bojović, saradnik u nastavi, Univerzitet Edukons, Fakultet zaštite životne sredine, Vojvode Putnika 87, 21208 Sremska Kamenica; ² Dr Nataša Nikolić, vanredni profesor, dr Milan Borišev, vanredni profesor, dr Slobodanka Pajević, redovni profesor, Univerzitet u Novom Sadu, Prirodno-matematički fakultet, Departman za biologiju i ekologiju, Trg Dositeja Obradovića 2, 21000 Novi Sad; Dr Rita Horák, docent, Univerzitet u Novom Sadu, Učiteljski fakultet na mađarskom nastavnom jeziku, Štrosmajerova 11, 24000 Subotica. ⁴ Lazar Pavlović, MSc, Erna Vaštag, Master pejzažne arhitekture, doktorant, Univerzitet u Novom Sadu, Poljoprivredni fakultet, Trg Dositeja Obradovića 8, 2100 Novi Sad
¹ Dr Mirjana Bojović, coworker in education, University Edukons, Faculty of environment protection, Vojvode Putnika 87, 21208 Sremska Kamenica; ² Dr Nataša Nikolić, associate professor, dr Milan Borišev, associate professor, dr Slobodanka Pajević, full professor, University of Novi Sad, Faculty of science, Department for biology and ecology, Dositeja Obradovića 2, 21000 Novi Sad; Dr Rita Horák, docent, University of Novi Sad, Hungarian language teacher training faculty, Štrosmajerova 11, 24000 Subotica. ⁴Lazar Pavlović, MSc, Erna Vaštag, Master landscape architecture, PhD student, University of Novi Sad, Faculty of agriculture, Dositeja Obradovića 8, 2100 Novi Sad

Ključne reči: *Quercus robur*, suša, oporavak, parametri razmene gasova

**THE EFFECT OF DROUGHT STRESS AND RECOVERY ON
PEDUNCULATE OAK POPULATIONS GROWN IN SEMI-CONTROLLED
CONDITIONS**

Abstract: Two pedunculate oak (*Quercus robur* L.) populations were grown in a semi-controlled conditions and were subjected to different treatments: optimal soil moisture (control), drought followed by recovery of optimal soil moisture (S1) and permanent drought treatment (S2). Variation in leaf gas exchange parameters such as photosynthesis (*A*) and transpiration intensity (*E*), stomatal conductance (g_s), instantaneous water use efficiency (*WUE*) as well as intrinsic water use efficiency (*WUEi*) were investigated among populations in their response to water deficit and recovery from drought. The results of the study indicate specific adaptive predispositions of examined populations in relation to drought stress and recovery, which provides reliable guidance for assessing their potential for cultivation under water deficiency conditions and the possibility of recovery after reestablishing optimum water supply.

Keywords: *Quercus robur*, drought, recovery, leaf gas exchange parameters

UVOD

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

Stres izazvan vodnim deficitom (sušom) definiše se kao odsustvo adekvatne količine vode neophodne za normalno rastenje biljaka i završavanje njihovog životnog ciklusa (Zhu, 2002). Smanjena razmena gasova smatra se jednim od primarnih efekata vodnog deficita na biljke (Larcher, 2003). U velikom broju literaturnih podataka je potvrđeno da analiza parametara razmene gasova u uslovima suše i oporavka u mnogome doprinosi boljem sagledavanju prilagođenosti biljnih vrsta na vodni deficit, i pruža uvid o stepenu otpornosti biljaka na sušu (Siddique et al., 1999; Zhang et al., 2004; Fan et al., 2013).

Prilagođenost hrastova (rod *Quercus*) na sušu u velikoj meri varira među vrstama, s obzirom na činjenicu da su rasprostranjeni u širokom geografskom opsegu (Epron et al., 1993; Dickson i Tomlinson, 1996). Hrastovi se, generalno, smatraju vrstama otpornim na sušu (Abrams, 1990). Međutim,

mnogobrojna istraživanja su potvrdila da ne postoji zajednička (uobičajena) strategija otpornosti koju hrastovi primenjuju u uslovima suše, nego u različitoj meri koriste mehanizme odlaganja dehidracije i/ili razvijaju toleranciju na nju (Pallardy i Rhoads, 1993; Dickson i Tomlinson, 1996; Thomas et al., 2002). Šume hrasta lužnjaka predstavljaju jedne od najvrednijih šuma u našoj zemlji. Na žalost, gazdovanje ovim šumama je u poslednjih nekoliko decenija opterećeno problemima koji se ogledaju kroz sušenje pojedinačnih i grupa stabala na čitavom području na kojem se hrast lužnjak javlja (Stojnić et al., 2014) Pored mraza. suša se smatra jednim od najčešćih abiotičkih činilaca koji vodi propadanju stabala hrasta lužnjaka.

U ovom radu, analiziran je uticaj suše na parametre razmene gasova kod dve populacije hrasta lužnjaka, kao i mogućnost oporavka biljaka nakon ponovnog uspostavljanja optimalnog vodnog režima. U ogledu su simulirani uslovi dugotrajne suše i uslovi suše praćeni padavinama nakon određenog vremenskog perioda. Reakcije pomenutih populacija na navedene uslove praćene su kvantifikovanjem sledećih parametara: intenziteta fotosinteze (A), transpiracije (E), stomatalne provodljivosti (g_s), intercelularne koncentracija CO₂ (C_i), trenutne (WUE) i unutrašnje efikasnost korišćenja vode (WUE_i). Rezultati dobijeni u ovom radu imaju za cilj da ukažu na potencijal populacija hrasta lužnjaka za opstanak u promenljivim uslovima životne sredine, u skladu sa aktuelnim klimatskim promenama koje uključuju smanjenje količine padavina i ograničenu dostupnost vode. Na osnovu adaptivnih promena ispitivanih populacija, eksperimentalni podaci bi trebalo da daju smernice za identifikaciju genotipova tolerantnijih na sušu, i onih koji imaju visok potencijal za oporavak nakon uspostavljanja optimalnog snabdevanja biljaka vodom.

MATERIJAL I METOD RADA

Biljni materijal

U ogledu su korišćene dve populacije hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.), poreklom sa različitih lokaliteta. Prva populacija hrasta lužnjaka (oznaka L1) bila je sa lokaliteta Morović, a druga (oznaka L2) sa lokaliteta Fruška gora, Ležimir. Seme hrasta dobijeno je iz Instituta za nizijsko šumarstvo i životnu sredinu u Novom Sadu. Seme je sakupljeno u jesen 2011. godine i odmah je stavljeno na naklijavanje u klima-komoru, na pesku, pri temperaturi od 25°C. Na taj način su dobijene sadnice hrasta koje su u aprilu naredne godine presađene u zemljišni supstrat, odnosno u Mičlerlihove sudove za gajenje.

Eksperimentalni uslovi

Biljke su gajene u polu-kontrolisanim uslovima (staklari Departmana za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu), u Mičlerlihovim sudovima zapemine 5 l, metodom zemljišnih kultura. Temperatura u

staklari je varirala između 25-35°C, a osvetljenje je zavisilo od uslova spoljašnje sredine.

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

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

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

Biljke stare tri meseca podvrgnute su tretmanima. U svakom tretmanu je bilo po osam Mičerlihovih sudova iz svake populacije. U svakom sudu su gajene po 3 biljke. Prvi tretman je bio kontrolni (optimalna vlažnost zemljišta) (K), drugi je predstavljao sušu praćenu oporavkom nakon ponovnog uspostavljanja optimalne vlažnosti zemljišta (S1), a treći je bio tretman konstantne suše (S2). Vlažnost zemljišta održavana je u određenom rasponu koji je predstavljao nivo vlažnosti supstrata izražen u zapreminskim procentima (tzv. gornja i donja granica nivoa vlažnosti). Kada je merenjem mase Mičerlihovih sudova utvrđeno da je vlaga u zemljištu pala na donju granicu tretmana, dolivena je ona količina vode koja je potrebna da bi se dostigla gornja granica vlažnost zemljišta predviđena za taj tretman. U Tabeli 1 data je momentalna vlažnost zemljišta po tretmanima.

Tabela 1. Momentalna vlažnost zemljišta (Mvz) po tretmanima

Table 1. Momentary soil humidity per treatments

Naziv tretmana <i>Treatment</i>	Gornja granica tretmana <i>Upper treatment limit</i> (%vol)	Donja granica tretmana <i>Lower treatment limit</i> (%vol)
Kontrola <i>Control</i> (K)	32	25
Suša praćena oporavkom <i>Draught followed by recovery</i> (S1)	32	9
Konstantna suša <i>Permanent draught</i> (S2)	-	9

Rezultati merenja parametara razmene gasova prikazani su na kontroli (K), na prvom tretmanu suše pre i neposredno nakon oporavka (S1), kao i na tretmanu

konstantne suše (S2). Dinamika merenja ovih parametara po tretmanima prikazan je u Tabeli 2.

Tabela 2. Dinamika merenja parametara razmene gasova po tretmanima (K- kontrola; S1- suša praćena oporavkom; S2- konstantna suša)

Table 2. Measurement dynamics of leaf gas exchange parameters per treatments (K – control; S1 – drought followed by recovery; S2 – permanent drought)

Početak primene tretmana <i>The beginning of the treatment application</i>	Broj dana od početka primene tretmana <i>Number of day from the beginning of the treatment</i>		
	Deveti dan – tretman S1 pre oporavka <i>9th day – treatment S1 before the recovery</i>	Dvanaesti dan – oporavak na tretmanu S1 (tretman na gornjoj granici) <i>12th day – the recovery on treatment S1 (the treatment on the upper limit)</i>	Dvanaesti dan <i>12th day</i>
K=32-25%vol	S1=14-11%vol	S1=32%vol	S2=9%vol

Parametri razmene gasova

Parametri razmene gasova (A, E, g_s , ci) određeni su pomoću automatskog mobilnog sistema LCpro+, proizvođača ADC BioScientific, UK. List je osvetljen pomoću svetlosne jedinice aparata koja je emitovala fotosintetički aktivnu radijaciju (FAR) podešenu na $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ fotona. Protok okolnog vazduha u komoru lista bio je na konstantnom nivou $100 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$. Vlažnost vazduha je bila podešena na 10 mBar parcijalnog vodenog pritiska. Temperatura i koncentracija CO₂ su bile na nivou spoljašnje sredine. Analiza parametara razmene gasova vršena je u 9 ponavljanja na 3 biljke po populaciji. Merenje pomenutih parametara izvedeno je na intaktnim listovima ispitivanih biljaka, u vremenskom intervalu od 9-14h, po sunčanom vremenu.

Izvedeni parametri

Trenutna efikasnost korišćenja vode (WUE) je određena kao odnos intenziteta fotosinteze ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) i intenziteta transpiracije ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), te je izračunata po formuli A/E (Farquhar et al., 1989). Unutrašnja efikasnost korišćenja vode (WUEi) izračunata je po formuli A/ g_s (Farquhar et al., 1989).

Statistička obrada podataka

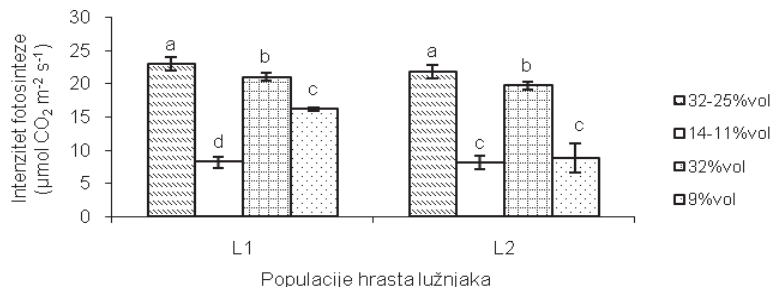
Dobijeni podaci obrađeni su pomoću programa Microsoft Excel i Statistika za Windows verzija 10.10. Statistička obrada podataka vršena je metodom analize varijanse (ANOVA) faktorijskog ogleda. Poređenje srednjih vrednosti ispitivanih parametara (populacija, tretman) vršeno je putem Dankanovog testa (Duncan's multiple range test) za nivo značajnosti $p < 0.05$. Rezultati su prikazani tabelarno i grafički. Vrednosti su prikazane kao prosečna vrednost \pm standardna devijacija.

REZULTATI

Nedostatak vode u zemljištu pre oporavka (14-11%vol), kao i na tretmanu konstantne suše (9%vol), doveo je do značajnog opadanja intenziteta fotosinteze u poređenju sa uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom pri kontroli i oporavku (32-25%vol, 32%vol) (Grafikon 1).

Grafikon 1. Intenzitet fotosinteze kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Diagram 1. *Photosynthesis intensity in pedunculate oak populations depending on momentary soil humidity*

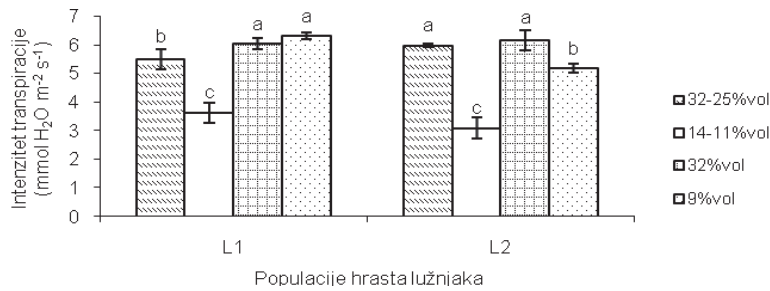


Kod obe populacije, intenzitet transpiracije je u većoj meri bio redukovan pri suši slabijeg intenziteta, tj. pre oporavka (14-11%vol) nego na tretmanu konstantne suše (9%vol). Prilikom oporavka (32%vol), intenzitet transpiracije je kod obe populacije bio statistički veći ili sličan vrednostima na kontroli (Grafikon 2).

Dinamika promene stomatalne provodljivosti imala je isti obrazac pod uticajem primenjenih tretmana kao i intenzitet fotosinteze. Kod obe populacije, pod uticajem vodnog deficita (14-11%vol, 9%vol) ona je značajno opala, dok je pod uticajem kontrolnog tretmana (32-25%vol) i oporavka (32%vol) došlo do značajnog povećanja vrednosti ovog parametra (Grafikon 3).

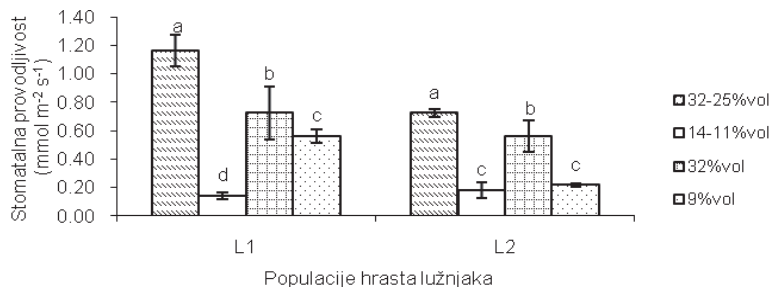
Grafikon 2. Intenzitet transpiracije kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Diagram 2. *Transpiration intensity in pedunculate oak populations depending on momentary soil humidity*



Grafikon 3. Stomatalna provodljivost kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Diagram 3. *Stomatal conductance in pedunculate oak populations depending on momentary soil humidity*

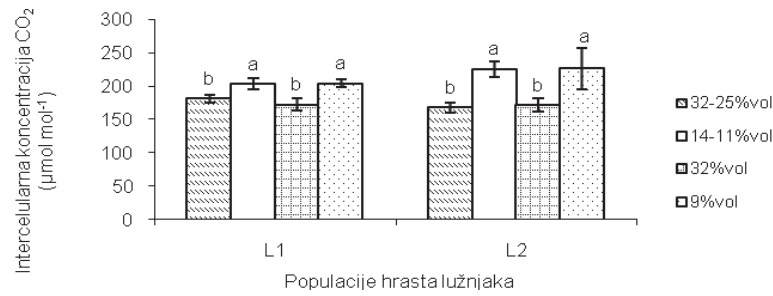


Pod uticajem suše (14-11%vol, 9%vol), kod obe populacije je došlo do značajnog povećanja intercelularne koncentracije ugljen-dioksida u listovima (Grafikon 4).

Značajno veća trenutna efikasnost korišćenja vode postignuta je u uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (32-25%vol, 32%vol) nego u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol), kod obe populacije. Vrednosti ovog parametra pri oporavku (32%vol) bile su signifikantno niže u poređenju sa kontrolom (32-25%vol) kod populacije L1, dok su kod populacije L2 bile slične kontrolnim vrednostima (Grafikon 5).

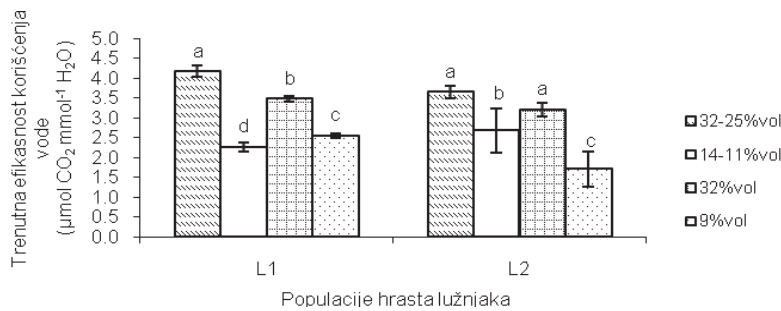
Grafikon 4. Intercelularna koncentracija CO₂ kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Diagram 4. Interceular CO₂ concentration in pedunculate oak populations depending on momentary soil humidity



Grafikon 5. Trenutna efikasnost korišćenja vode kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

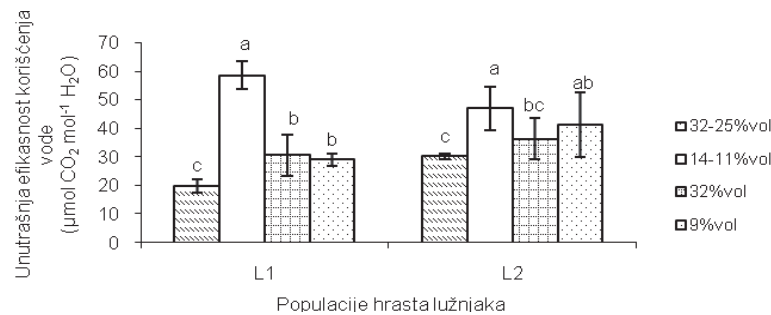
Diagram 5. Instantaneous water-use efficiency in pedunculate oak populations depending on momentary soil humidity



Unutrašnja efikasnost korišćenja vode je kod obe populacije bila najveća u uslovima umerene suše pre oporavka (14-11%vol). U poređenju sa kontrolom (32-25%vol), unutrašnja efikasnost korišćenja vode pri oporavku (32%vol) bila je značajno veća kod populacije L1, dok je kod populacije L2 bila slična kontrolnoj vrednosti (Grafikon 6).

Grafikon 6. Unutrašnja efikasnost korišćenja vode kod populacija hrasta lužnjaka u zavisnosti od momentalne vlažnosti zemljišta

Diagram 6. *Intrinsic water-use efficiency in pedunculate oak populations depending on momentary soil humidity*



DISKUSIJA

U brojnim istraživanjima koja su se bavila uticajem suše na biljke, najčešće je proučavan uticaj na proces fotosinteze, koji ima centralnu ulogu u adaptaciji biljaka u uslovima vodnog deficita (Chaves et al., 2009; Lawlor i Tezara, 2009). Kod ispitivanih populacija hrasta lužnjaka utvrđeno smanjenje intenziteta fotosinteze pod uticajem vodnog deficita, kao i povećanje vrednosti ovog parametra usled oporavka, bilo je očekivano. Smanjenje intenziteta fotosinteze u uslovima suše zabeleženo je kod različitih vrsta topole (Zhang et al., 2005; Liang et al., 2006; Yin et al., 2009), hrasta i bukve (Aranda et al., 2000; Raftoyannis i Radoglou, 2002). Pored sposobnosti biljaka da izbegnu i/ili izdrže sušu, oporavak procesa fotosinteze nakon rehidratacije je od ključnog značaja za otpornost biljaka na sušu (Chaves et al., 2009). Intenzitet i/ili trajanje prethodnog stresa predstavljaju ključne činioce koji utiču kako na brzinu, tako i na stepen oporavka procesa fotosinteze (Flexas et al., 2009). Literaturni podaci ukazuju da hrastovi beleže visoku stopu oporavka intenziteta fotosinteze nakon perioda suše. Ni i Pallardy (1992) su uočili potpuni oporavak intenziteta fotosinteze kod dve vrste hrasta (*Quercus stellata*, *Quercus alba*) u poređenju sa jednom vrstom javora (*Acer saccharum*) i oraha (*Juglans nigra*). U ovom radu, vrednosti intenziteta fotosinteze prilikom oporavka bile su značajno niže u poređenju sa kontrolnim.

Kod populacije hrasta lužnjaka L1 uočena je intenzivna transpiracija na tretmanu S2, koja je bila statistički veća od one na kontroli. Povećana transpiracija u uslovima vodnog deficita često se povezuje sa tolerancijom hrastova na sušu. Na primer, Bréda et al. (1993) su konstatovali da je vrsta hrasta *Q. petraea* prilično tolerantna na sušu zbog svoje sposobnosti da održi značajan intenzitet transpiracije tokom dana u uslovima smanjene dostupnosti vode u zemljištu. Stimulativni efekat oporavka na transpiraciju potvrđen je u brojnim istraživanjima za različite vrste

biljaka kao što su paradajz, pasulj, kukuruz (Gu et al., 1996; Miyashita et al., 2005; Fan et al., 2013) i druge. Ovo je bilo u skladu sa rezultatima dobijenim u ovom radu jer su kod obe populacije hrasta vrednosti intenziteta transpiracije pri oporavku (32%vol) bile statistički veće ili slične onim na kontroli (32-25%vol).

Promena provodljivosti stoma se ne može posmatrati izolovano, bez osvrta na proces fotosinteze (Farquhar et al., 2001). Rezultati ranijih istraživanja su pokazali da je intenzitet fotosinteze u uslovima suše opao kada se stomatalna provodljivost smanjila (Nilsen i Orcutt, 1996; Gallé i Feller, 2007). Smanjenje provodljivosti stoma obično podrazumeva i manju transpiraciju, čime se postiže očuvanje vodnog režima biljaka. Redukcija stomatalne provodljivosti u uslovima suše, praćena smanjenjem intenziteta fotosinteze i intenziteta transpiracije bila je utvrđena kod biljaka trske (Pagter et al., 2005), pasulja (Miyashita et al., 2005), kukuruza (Anjum et al., 2011a), hibrida topole (Guo et al., 2010) i drugih. U ovom radu, ispitivane populacije beleže značajno smanjenje stomatalne provodljivosti u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol) u poređenju sa uslovima dobre snabdevenosti biljaka vodom (32-25%vol, 32%vol), što je bilo očekivano. Međutim, populacija hrasta lužnjaka L1 se izdvojila kao jedina populacija sa značajno većim vrednostima parametara A, E i g_s na tretmanu S2 (9%vol) nego na suši pre oporavka (14-11%vol). Xiao et al. (2009) su utvrdili da je visok intenzitet fotosinteze u uslovima vodnog deficita kod tolerantnih i dobro prilagođenih genotipova na sušu najčešće udružen sa visokom stopom transpiracije i sa visokom stomatalnom provodljivošću. Bréda et al. (1993) takođe ističu da se održavanje visokog intenziteta transpiracije i stomatalne provodljivosti u uslovima suše smatraju jednim od glavnih karakteristika biljaka tolerantnih na vodni deficit. Dobijeni rezultati za populaciju hrasta lužnjaka L1 su u saglasnosti sa ovim konstatacijama, čime se potvrđuje njena dobra prilagođenost na sušu na osnovu variranja pomenuta tri parametra.

Trenutna efikasnost korišćenja vode (WUE) kod biljaka je značajna sa aspekta ekonomičnog korišćenja vode i opstanka biljaka na sušnim staništima (Bacon, 2004). Literaturni podaci ukazuju da vodni deficit deluje veoma različito na trenutnu efikasnost korišćenja vode, koja može da poraste ili opadne, u zavisnosti od biljne vrste (genotipa) i intenziteta i trajanja suše. Prema Bota et al. (2001), visoka vrednost parametra WUE u uslovima suše odražava sposobnost genotipa da održi kapacitet fotosinteze u pomenutim uslovima, kao i visok stepen njegove otpornosti na sušu. U ovom radu, populacija L1 je efikasnije koristila vodu u uslovima konstantne suše (9%vol), dok je populacija L2 to činila u uslovima suše slabijeg intenziteta, dakle pre oporavka (14-11%vol).

Činioci koji izazivaju redukciju intenziteta fotosinteze u uslovima suše mogu biti stomatalna (izazvana delimičnim zatvaranjem stoma) i/ili nestomatalna ograničenja (izazvana promenama biohemijskih reakcija lista) (Chaves et al., 2002). Prema teoriji Farquhar i Sharkey (1982), ograničenje procesa fotosinteze stomatalnim činiocima preovlađuje kada stomatalna provodljivost (g_s) i intercelularna koncentracija CO_2 (ci) u uslovima suše opadnu. U takvim okolnostima, smanjena stomatalna provodljivost efikasno kontroliše gubitak vode i dovodi, pored

smanjenja intercelularne koncentracije CO₂, i do povećanja unutrašnje efikasnosti korišćenja vode (WUEi) (Jones, 1992; Yin et al., 2005). Kod analiziranih populacija hrasta lužnjaka u ovom radu, uočene su značajno niže vrednosti parametra g_s u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol) u poređenju sa vrednostima dobijenim pri dobroj zasićenosti biljaka vodom (32-25%vol, 32%vol), dok je variranje parametra ci bilo suprotno navedenom, tj. zabeleženo je značajno povećanje u uslovima vodnog deficita, a smanjenje na kontroli i oporavku. Do sličnih rezultata došli su Changhai et al. (2010) koji su utvrdili da je u uslovima suše kod četiri varijeteta pšenice došlo do smanjenja stomatalne provodljivosti i povećanja intercelularne koncentracije CO₂, te su konstatovali da je redukcija parametra A nastala usled nestomatalnih činilaca. Pomenuti autori su takođe utvrdili povećanje parametra WUEi na sušnom tretmanu kod dva od četiri pomenuta varijeteta. Oni su zaključili da je intenzitet fotosinteze tih genotipova u manjem stepenu bio limitiran nestomatalnim činocima. Parametar WUEi je kod populacije hrasta lužnjaka L2 bio veći u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol) nego na kontroli (32-25%vol) i oporavku (32%vol) što upućuje na dominaciju stomatalnih činilaca odgovornih za redukciju intenziteta fotosinteze u uslovima vodnog deficita. Pomenuta tendencija je izostala na tretmanu S2 (9%vol) kod populacije hrasta lužnjaka L1 gde uticaj stomatalnih činilaca verovatno nije bio provlađujući. S obzirom da je pozitivna korelacija između parametara A i g_s konstatovana kod obe populacije (podaci nisu prikazani), evidentno postaje da je redukcija intenziteta fotosinteze u uslovima suše (14-11%vol, 9%vol) bila posledica zatvaranja stoma. Na osnovu dobijenih podataka može se zaključiti da su kod ispitivanih populacija bili prisutni kako stomatalni tako i nestomatalni činoci odgovorni za limitiranje procesa fotosinteze u uslovima suše. Uloga i jednih i drugih činilaca u uslovima vodnog deficita potvrđena je u velikom broju istraživanja (Medrano et al., 2002; Flexas et al., 2006; Lawlor i Tezara, 2009).

ZAKLJUČAK

Variranje ispitivanih parametara bilo je specifično, i zavisilo je od momentalne vlažnosti zemljišta na primenjenom tretmanu i od genotipa biljke. Na osnovu variranja intenziteta fotosinteze (A), intenziteta transpiracije (E), stomatalne provodljivosti (g_s) i trenutne efikasnosti korišćenja vode (WUE) na tretmanu konstantne suše (S2), populacija L1 se pokazala tolerantnijom na uslove vodnog deficita u poređenju sa populacijom L2. Takođe, konstatovan je uticaj stomatalnih i nestomatalnih činilaca na redukciju intenziteta fotosinteze u uslovima suše, na osnovu variranja sledećih parametara: stomatalne provodljivosti (g_s), intercelularne koncentracije CO₂ (ci) i unutrašnje efikasnosti korišćenja vode (WUEi). Obe populacije su pokazale sličnu dinamiku variranja ispitivanih parametara prilikom oporavka (32%vol) na tretmanu S1.

Zahvalnica

Ovaj rad je realizovan u okviru projekta “Biosensing tehnologije i globalni sistem za kontinualna istraživanja i integrisano upravljanje ekosistemima” (III 43002) finasiranog od strane Ministarstva za prosvetu i nauku Republike Srbije.

LITERATURA

- Abrams, M.D. (1990): Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiology* 7: 227–238.
- Anjum, S.A., Wang, L.C., Farooq, M., Hussain, M., Xue, L.L., Zou, C.M. (2011): Brassinolide application improves the drought tolerance in maize through modulation of enzymatic antioxidants and leaf gas exchange. *Journal of Agronomy and Crop Science* 197: 177–185.
- Aranda I., Gil, L., Pardos, J.A. (2000): Water relations and gas exchange in *Fagus sylvatica* L. and *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl. in a mixed stand at their southern limit of distribution in Europe. *Trees* 14 (6): 344 – 352.
- Bacon, M.A. (2004): Water-use efficiency in plant biology. In: Bacon, M.A. (Ed.). *Water-Use Efficiency in Plant Biology*, Blackwell, pp. 1–26.
- Bota, J., Flexas, J., Medrano, H. (2001): Genetic variability of photosynthesis and water use in Balearic grapevine cultivars. *Annals of Applied Biology* 138: 353–361.
- Bréda, N., Cochard, H., Dreyer, E., Granier, A. (1993): Seasonal evolution of water transfer in a mature oak stand (*Quercus peiraea* Matt. Liehl.) submitted to drought. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1136–1143
- Changhai, S., Baodi, D., Yunzhou, Q., Yuxin, L., Lei, S., Mengyu, L., Haipei, L. (2010): Physiological regulation of high transpiration efficiency in winter wheat under drought conditions. *Plant, Cell and Environment* 56: 340–347.
- Chaves, M.M., Flexas, J., Pinheiro, C. (2009): Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany* 103: 551–560.
- Chaves, M.M., Pereira, J.S., Maroco, J., Rodrigues, M.C., Ricardo, C.P.P., Osorio, M.L., Carvalho, I., Faria, T., Pinheiro, C. (2002): How plants cope with water stress in the field. *Photosynthesis and growth*. *Annals of Botany* 89: 907–916.
- Dickson, R.E., Tomlinson, P.T. (1996): Oak growth, development and carbon metabolism in response to water stress. *Annals of Forest Science* 53: 181–196.
- Dobriyal, P., Qureshi, A., Badola, R., Hussain, S.A. (2012): A review of the methods available for estimating soil moisture and its implications for water resource management. *Journal of Hydrology* 458-459: 110–117.
- Epron, D., Dreyer, E., Aussenac, G. (1993): A comparison of photosynthetic responses to water stress in seedlings from 3 oak species: *Quercus petraea*

- (Matt) Liebl, *Q rubra* L, and *Q cerris* L. *Annals of Forest Science* 50: 48–60.
- Fan, X., Huang, G., Zhang, L., Deng, T., Li, Y. (2013): Adaptability and recovery capability of two maize inbred-line foundation genotypes, following treatment with progressive water-deficit stress and stress recovery. *Agricultural Sciences* 4: 389–398.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T. (1989): Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 503–537.
- Farquhar, G.D., Sharkey, T.D. (1982): Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317–345.
- Farquhar, G.D., von Caemmerer, S., Berry, J.A. (2001): Models of photosynthesis. *Plant Physiology* 125: 42–45.
- Flexas, J., Barón, M., Bota, J., Ducruet, J.M., Gallé, A., Galmés, J., Jiménez, M., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Sajnani, C., Tomàs, M., Medrano, H. (2009): Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* x *V. rupestris*). *Journal of Experimental Botany* 60: 2361–2377.
- Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbó, M. (2006): Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum* 127: 343–352.
- Gallé, A., Feller, U. (2007): Changes of photosynthetic traits in beech saplings (*Fagus sylvatica*) under severe drought stress and during recovery. *Physiol Plantarum* 131 (3): 412–421.
- Gu, S., Fuchigami, L.H., Guah, S.H., Shin, C. (1996): Effects of short-term water stress, hydrophilic polymer amendment and antitranspirant on stomatal status, transpiration, water loss and growth in 'Better Boy' tomato plants. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 121: 831–837.
- Guo, X.-Y., Zhang, X.-S., Huang, Z.-H. (2010): Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. *Journal of Plant Ecology* 3: 79–87.
- Hadžić, V., Belić, M., Nešić, Lj. (2004): Praktikum iz pedologije. Poljoprivredni fakultet Novi Sad. Departman za ratarstvo i povrtarstvo.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Somasundaram, R., Panneerselvam, R. (2009): Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology* 11: 100–105.
- Jones, H.G. (1992): *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*, second edition, University Press, Cambridge.
- Larcher, W. (2003): *Physiological plant ecology*, fourth edition. Springer-Verlag, Berlin.

- Lawlor, D.W., Tezara, W. (2009): Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany* 103: 561–579.
- Liang, Z., Yang, J., Shao, H., Han, R. (2006): Investigation on water consumption characteristics and water use efficiency of poplar under soil water deficits on the Loess Plateau. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces* 53: 23–28.
- Medrano, H., Escalona, J.M., Bota, J., Gulias, J., Flexas, J. (2002): Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* 89: 895–905.
- Miyashita, K., Tanakamaru, S., Maitani, T., Kimura, K. (2005): Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany* 53: 205–214.
- Ni, B.R., Pallardy, S.G. (1992): Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms. *Plant Physiology* 99: 1502–1508.
- Nilsen, E.T., Orcutt, D.M. (1996): *The physiology of plants under stress*. John Wiley and Sons, New York, pp. 322–361.
- Pagter, M., Bragato, C., Brix, H. (2005): Tolerance and physiological responses of *Phragmites australis* to water deficit. *Aquatic Botany* 81: 285–299.
- Pallardy, S.G., Rhoads, J.L. (1993): Morphological adaptations to drought in seedlings of deciduous angiosperms. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1766–1774.
- Raftoyannis, Y., Radoglou, K. (2002): Physiological responses of beech and sessile oak in a natural mixed stand during a dry summer. *Annals of Botany* 89(6): 723–730.
- Romano, N. (2014): Soil moisture at local scale: measurements and simulations. *Journal of Hydrology* 516: 6–20.
- Shao, H.B., Chu, L.Y., Jaleel, C.H., Zhao, C.X. (2008): Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331: 215–225.
- Siddique, M.R.B., Hamid, A., Islam, M.S. (1999): Drought stress effects on photosynthetic rates and leaf gas exchange of wheat. *Botanical Bulletin-Academia Sinica* 40:141–145.
- Stojnić, S., Trudić, B., Galović, V., Šimunovački, Đ., Đorđević, B., Rađević, V., Orlović, S. (2014): Očuvanje genetičkih resursa hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) na području javnog preduzeća „Vojvodinašume“. *Topola* 193/194: 47–71.
- Thomas, F.M., Blank, R., Hartman, G. (2002): Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology* 32: 277–307.
- Xiao, X., Yang, F., Zhang, S., Korpelainen, H., Li, C. (2009): Physiological and proteomic responses of two contrasting *Populus cathayana* populations to drought stress. *Physiologia Plantarum* 136: 150–168.

- Yang, F., Wang, Y., Miao, L.-F. (2010): Comparative physiological and proteomic responses to drought stress in two poplar species originating from different altitudes. *Physiologia Plantarum* 139: 388–400.
- Yin, C., Pang, X., Lei, Y. (2009): *Populus* from high altitude has more efficient protective mechanisms under water stress than from low-altitude habitats: a study in greenhouse for cuttings. *Physiologia Plantarum* 137: 22–35.
- Yin, C., Peng, Y., Zang, R., Zhu, Y., Li, C. (2005): Adaptive responses of *Populus kangdingensis* to drought stress. *Physiologia Plantarum* 123: 445–451.
- Zhang, X., Wu, N., Li, C. (2005): Physiological and growth responses of *Populus davidiana* ecotypes to different soil water contents. *Journal of Arid Environments* 60: 567–579.
- Zhang, X., Zang, R., Li, C. (2004): Population differences in physiological and morphological adaptations of *Populus davidiana* seedlings in response to progressive drought stress. *Plant Science* 166: 791–797.
- Zhu, J.K. (2002): Salt and drought stress signal transduction in plants. *Annual Review of Plant Biology* 53: 247–273.

Summary

THE EFFECT OF DROUGHT STRESS AND RECOVERY ON PEDUNCULATE OAK POPULATIONS GROWN IN SEMI-CONTROLLED CONDITIONS

by

Mirjana Bojović, Nataša Nikolić, Milan Borišev, Slobodanka Pajević, Rita Horák,
Lazar Pavlović, Erna Vaštag

The impact of drought stress and recovery on leaf gas exchange parameters of two pedunculate oak populations were analyzed. The aim of this research was to indicate the potential of the studied populations for survival under changing environmental conditions, in accordance with current climate changes, which include the reduction in amount of rainfall and limited water availability. Obtained results have shown a specific variation of studied parameters which depended on soil humidity on the applied treatment (control, drought followed by recovery and permanent drought), as well as on plant genotype. Significant differences among populations in leaf gas exchange parameters were found, which can give some indications of superiority of certain population in relation to drought stress. The first population (L1) has shown to be more tolerant under water deficiency conditions compared to the second (L2) population. Both populations showed similar dynamics of variation studied parameters in terms of recovery on treatment S1.