

**UNIVERZITET U BEOGRADU  
POLJOPRIVREDNI FAKULTET, BEOGRAD - ZEMUN**

**Sladana Popović, dipl. inž.**

**UTICAJ DELIMIČNOG SUŠENJA  
KORENOVA NA RASTENJE I  
FOTOSINTEZU PARADAJZA  
(*Lycopersicon esculentum L.*)**

**MAGISTARSKI RAD**

**- BEOGRAD 2002. -**

POLJOPRIVREDNI FAKULTET, BEOGRAD – ZEMUN

**Mentor:** dr Radmila Stikić, redovni profesor  
**Članovi komisije:** dr Sofija Pekić, redovni profesor  
dr Jasmina Zdravković, viši naučni  
saradnik Centra za povrtarstvo  
Smederevska Palanka

Datum odbrane teze \_\_\_\_\_

Datum promocije \_\_\_\_\_

---

**Uticaj delimičnog sušenja korenova na rastenje i fotosintezu paradajza (*Lycopersicon esculentum* L.)****Abstrakt**

Efekat delimičnog sušenja korenova (DSK) na biljke paradajza (*Lycopersicon esculentum* L.) je bio predmet istraživanja u ovoj magistarskoj tezi. Biljke paradajza su gajene u komercijalnom supstratu sa korenovim sistemom podeljenim u dve plastične posude. Na kraju vegetativnog i u toku generativnog perioda razvića biljaka polovina korenovog sistema je izlagana suši, dok je ostatak zalivan. Posle c. 10 dana (kada je vlažnost zemljišta redukovana na 30%) izvršena je inverzija što je omogućilo da se optimalno zalivana polovina izlaže suši, dok se suva polovina zaliva.

Za merenje ispitivanih parametara odabrano je deset biljaka po tretmanu. Visina biljaka, broj i površina listova su mereni svakih 5 dana kao i broj cvetnih grana. U toku istog vremenskog intervala mereni su i broj i dijametar plodova. U distalnom delu najmlađeg razvijenog lista merenja razmene gasova (fotosinteze i transpiracije - pomoću infra-crvenog gasnog analizatora), potencijala vode u listovima (pomoću komore pritiska) i apoplastičnog pH (metodom centrifugiranja). Efikasnost korišćenja vode (WUE) je obračunat na nivou listova (kao odnos intenziteta fotosinteze i transpiracije) i na nivou biljaka (kao suva masa plodova po jedinici evapotranspirisane vode). Merenja suve mase izdanka i korena su obavljena na kraju eksperimenata i na osnovu tih rezultata izračunat je odnos koren/izdanak.

Rezultati merenja visine i suve mase su pokazali da je kao posledica DSK tretmana došlo do redukcije rastenja celih biljaka. Redukcija rastenja listova je bila posledica opadanja i broja i površine listova. Odnos koren/izdanak je bio sličan u oba tretmana i stoga nije potvrdio da je DSK tretman ubrzao rastenje korenovog sistema. Vrednosti potencijala vode DSK biljaka nisu se značajno razlikovale od onih koje su izmerene kod optimalno zalivanih biljaka. To je potvrdilo hipotezu da za redukciju rastenja kod DSK biljaka bili odgovorni signali poreklom iz korena a ne iz lista. U našim istraživanjima nije utvrđen efekat DSK tretmana na provodljivost stoma (transpiraciju) i fotosintezu, verovatno zbog toga što nije utvrđen efekat na pH apoplasta, koji bi sa svoje strane mogao da utiče na provodljivost stoma. Alternativno objašnjenje bi moglo da bude u neosetljivosti stominih ćelija ovog genotipa na hemijske signale korena. U poređenju sa efektom na vegetativne organe, DSK efekat na generativne organe je bio manji. Dobijeni rezultati su pokazali da je DSK tretman izazvao značajnu redukciju broja cvetnih grana, ali ne i broja plodova, njihove biomase i dijametra. Efikasnost korišćenja vode listova (WUE) nije se značajno razlikovala između tretmana, dok je WUE na nivou biljaka bila značajno veća kod DSK u odnosu na kontrolne biljke. DSK biljke su obrazovale c. 30% više biomase plodova po  $\text{dm}^{-3}$  vode u odnosu na kontrolne biljke. Ti rezultati ukazuju da je primenom DSK tehnike moguća redukcija količine vode za navodnjavanje, a da se pri tome ne redukuje prinos paradajza.

**Ključne reči:** delimično sušenje korenova (DSK), paradajz, rastenje, fotosinteza, transpiracija, efikasnost korišćenja vode(WUE)

---

**The effect of partial root drying on growth and photosynthesis on tomato (*Lycopersicon esculentum* L.)****Abstract**

The objective of presented master degree thesis was the effect of partial root drying (PRD) on tomato plants (*Lycopersicon esculentum* L.). Tomato plants were grown in commercial compost with the root system divided equally between two plastic pots. At the end of vegetative and during generative stage of development, half of the root system of PRD plants was exposed to drought, while the remainder of the root system was irrigated. After *c.*10 days (when soil water content was reduced to 30%) the treatment was reversed, allowing the previously well-watered side of the root system to dry down while fully irrigating the previously dry side. For measurements of the investigated parameters ten plants per treatment were selected. Plant height, leaf number and leaf area were determined every 5 days, as well as number of flower trusses per plants. Number and diameter of fruit were also monitored during the same time course. In the distal part of the youngest fully expanded leaf, measurements of leaf gas exchange (photosynthesis and transpiration-by infrared gas analyzer), leaf water potential (by pressure probe) and leaf apoplastic pH (by the centrifugation method) were done several times during the experimental period. Water-use efficiency (WUE) was calculated on a leaf level (as the ratio between photosynthetic rate and transpiration rate) and on a crop level (as a fruit dry weight per unit evapotranspired water). At the end of the experiments, measurements of shoot and root dry weight were done and root/shoot ratio was calculated.

Obtained results of plants height and dry weight showed that as a consequence of PRD treatment the growth of whole plants was reduced. Leaf growth reduction was the result of both decrease of the number of leaves and leaf area. Root/shoot ratios were similar in both treatments and they didn't confirm that PRD treatment enhanced root growth. Water potentials values of PRD plants did not differ significantly from those of well-watered plants. During the whole experimental period bulk values were *c.* -0.4 MPa. These results support the hypothesis that a root-sourced signal and not a leaf-sourced signal may be responsible for triggering growth reduction in these PRD plants. In our investigations we founded no effect of PRD on stomatal conductance (or transpiration) and photosynthesis probably because our results didn't confirm any significant differences in apoplastic pH values that in turn might cause changes in stomatal conductance. An alternative explanation is that stomata of the tomato genotype we used were insensitive to the root-sourced chemical signal. Comparing to the PRD effect on vegetative parts, the effects on generative plants organ was smaller. Obtained results showed that PRD caused a significant reduction in fruit trusses but not in fruits numbers, their biomass and diameters. Leaf WUE was not different between treatments, although crop water-use efficiency was significantly higher in PRD than in control plants. PRD plants produced *c.*30% more fruit biomass per  $\text{dm}^{-3}$  water compared to control plants. It is clear that highly significant increases in crop WUE have been achieved. These results pointed out that with PRD technique is possible to reduce irrigation water without significant reduction effect on tomato yield.

**Key words:** partial root drying (PRD), tomato, growth, photosynthesis, transpiration, water use efficiency (WUE)

---

***E**ksperimentalni deo ovog magistarskog rada urađen je na Katedri za agrohemiju i fiziologiju biljaka Poljoprivrednog fakulteta u Zemunu. Pre svega želim da se zahvalim mom mentoru dr Radmili Stikić koja je pratila izradu ovog rada od prve pa do završne faze. Njena nesebična pomoć, saveti i entuzijizam su me podsticali u trenucima kada mi je bilo najteže. Zahvaljujem se članovima komisije dr Sofiji Pečić i dr Jasmini Zdravković za savete i sugestije koje su mi uputile prilikom čitanja ovog rada. Svim kolegama i saradnicima koji su mi izlazili u susret i pomagali takođe se zahvaljujem.*

*Želim da se zahvalim mojoj porodici i prijateljima na podršci. Posebnu zahvalnost dugujem mom suprugu Dejanu za razumevanje, podršku, pažnju kao i za tehničku obradu ovog rada.*

---

1.	UVOD .....	1
2.	CILJ RADA .....	3
3.	PREGLED LITERATURE.....	4
3.1.	O PARADAJZU ( <i>LICOPERSICON ESCULENTUM L.</i> ) .....	4
3.1.1.	Poreklo i botaničke osobine paradajza.....	4
3.1.2.	Optimalni ekološki uslovi za gajenja paradajza .....	6
3.1.3.	Nutritivna vrednost paradajza .....	7
3.2.	RASTENJE I RAZMENA GASOVA .....	8
3.2.1.	Analiza rastenja i produktivnosti.....	8
3.2.2.	Hormonalna regulacija rastenja .....	9
3.2.3.	Rastenje i fotosinteza .....	10
3.2.4.	Razmena gasova i provodljivost stoma .....	10
3.3.	UTICAJ SUŠE NA RASTENJE BILJAKA I RAZMENU GASOVA.....	11
3.3.1.	Mehanizmi delovanja vodnog deficita (suše) .....	11
3.3.2.	Uticaj delimičnog sušenja korenova (DSK) na rastenje i fotosintezu .....	14
3.3.3.	Agronomski značaj hemijskih signala .....	14
4.	MATERIJAL I METOD RADA .....	16
4.1.	BILJNI MATERIJAL .....	16
4.2.	GAJENJE BILJAKA .....	16
4.2.1.	Vodni režim supstrata.....	17
4.3.	METODE ISPITIVANJA .....	18
4.3.1.	Parametri rastenja.....	18
4.3.2.	Parametri fotosinteze i transpiracije .....	18
4.3.3.	Izračunavanje osnovnih parametara razmene gasova .....	21
4.3.4.	Obrada rezultata merenja gasne razmene .....	23
4.4.	STATISTIČKA OBRADA PODATAKA .....	24
5.	REZULTATI .....	25
5.1.	PARAMETRI RASTENJA.....	25
5.1.1.	Visina biljaka .....	25
5.1.2.	Broj i površina listova .....	27
5.1.3.	Rastenje i razviće generativnih organa .....	30
5.2.	BIOMASA BILJAKA .....	36
5.2.1.	Suva masa izdanka, suva masa korena i odnos suve mase koren/izdanak .....	36
5.3.	PARAMETRI RAZMENE GASOVA I VODNOG REŽIMA.....	42
5.3.1.	Asimilacija (A), transpiracija (E), provodljivost lista za H <sub>2</sub> O ( $g_{wa}$ ), CO <sub>2</sub> ( $g_{Ca}$ ) i unutarćelijska koncentracija CO <sub>2</sub> (Ci) .....	42
5.4.	VODNI REŽIM I EFIKASNOST KORIŠĆENJA VODE (WUE) .....	45
6.	DISKUSIJA .....	48
7.	ZAKLJUČCI.....	52
8.	LITERATURA .....	54

---

## 1. UVOD

Biljna proizvodnja je veoma često ograničena delovanjem spoljašnjih faktora među kojima je posebno izražen efekat suše (*Christiansen, 1982*). Zbog klimatskih promena do kojih je poslednjih godina došlo i tzv. efekta “staklene bašte” realno je očekivati da će i u budućnosti problem suše biti veoma izražen. I u našoj zemlji suša je značajan stresni činilac, a njeno negativno dejstvo se posebno odražava na gajenje i produkciju poljoprivrednih kultura (*Spasova i sar., 1997*).

Prema *Hsiao-u (1973)* suša ima efekat na skoro sve procese u biljci uključujući: rastenje ćelija, sintezu proteina i ćeliskog zida, deobu, aktivnost enzima, hormone, ponašanje stoma, fotosintezu itd. Od svih ovih procesa rastenje je najosetljivije na pojavu vodnog deficita. Uticaj suše na fiziološke procese biljaka je kompleksan i zavisi od njenog intenziteta, vremena trajanja kao i od biljne vrste koja je izložena stresu.

Reakcije biljaka na stres uglavnom su regulisane promenom hormonalnog balansa u ćelijama. Biljni hormoni (fitohormoni) su organska jedinjenja koja deluju na fiziološke procese u vrlo niskim koncentracijama. Went je 1928. godine otkrio i opisao prvi biljni hormon - auksin (hormon rasta), a potom su otkriveni i drugi hormoni iz grupe stimulatora (giberelini i citokinini) i inhibitora rastanja (abscisinska kiselina i etilen). Abscisinska kiselina (ABA) i etilen su od posebnog značaja za reakcije biljaka na stresne uslove.

Navodnjavanjem biljaka se može najlakše rešiti problem suše u poljoprivrednoj proizvodnji. Primena ove agrotehničke mere je veoma često ograničena, posebno u nedovoljno razvijenim zemljama koje su suočene sa problemima, kako nedostatka, tako i lošeg kvaliteta vode za navodnjavanje (usled viška soli ili toksičnih jona). Takav problem postoji i u našoj zemlji. Zbog toga se poslednjih godina pristupilo ispitivanju mogućnosti da se količina vode za navodnjavanje redukuje u toj meri da se izazovu adaptivne reakcije biljaka na sušu. Taj postupak se naziva kontrolisani deficit navodnjavanja (Regulated Deficit Irrigation - RDI) i on u svetu dobija sve veću primenu (*Alegre i sar., 1999*). Adaptivne reakcije su one reakcije koje poljoprivrednim kulturama omogućavaju ne samo preživljavanje suše, već i postizanje određenog prinosa u uslovima suše. One mogu biti rezultat različitih fizioloških ili biohemiskih procesa, ali takođe i određenih morfoloških i anatomskih karakteristika različitih organa biljaka (*Stikic i sar., 1997*).

Jedna od metoda postupka kontrolisanog deficita navodnjavanja je delimično sušenje korenova (DSK) (engleski Partial Root Drying - PRD), sa čijom se primenom u svetu počelo pre nekoliko godina (*Gowing i sar., 1990*). Postupak se sastoji u tome da se korenovi razdvoje i da se potom naizmenično zalivaju razdvojene polovine. Naizmeničnim zalivanjem i sušenjem u

korenovima se indukuje sinteza hemijskih signala značajnih za regulisanje fizioloških procesa u uslovima suše.

*Gowing i sar.* (1990) su pokazali da produkcija i ekspanzija listova kod jabuke može biti značajno smanjena navodnjavanjem samo polovine korenovog sistema biljaka. Ova redukcija se javlja bez značajnog uticaja tretmana na vodni status nadzemnog dela biljke. Ovi autori su uspjeli da odstranjivanjem dela korena koji je bio u kontaktu sa suvim zemljištem uspostave normalno rastenje izdanka. Oni su na osnovu toga zaključili da suvo zemljište indukuje sintezu hemijskih signala u korenu i potom njihov transport ka izdanku transpiracionim tokom, gde oni zatim izazivaju redukciju rasteња a da se pri tome vodni režim izdanka ne menja.

Gajenje poljoprivrednih kultura DSK postupkom danas sve više dobija na značaju. Ova tehnika se veoma uspešno primenjuje pri navodnjavanju vinograda u južnoj Australiji i pokazano je da se pored povećanja efikasnosti u usvajanju vode, povećava kako prinos tako i kvalitet plodova (*Dry i sar.*, 2000). Rezultati *Davies i sar.* (2000) su pokazali da su plodovi paradajza gajenog DSK metodom slađi, manje zeleni, boljeg ukusa, odnosno kvalitetniji u odnosu na plodove optimalno zalivanih biljaka.

U našoj zemlji ovaj postupak gajenja povrtarskih ili voćarskih kultura, međutim, nije korišćen iako je to u osnovi jednostavan postupak kojim se bez genetičkih manipulacija može poboljšati kvalitet plodova.



## 2. CILJ RADA

Delimično sušenje korenova (DSK) je kao tehnika gajenja biljaka novijeg datuma i ona je do sada obuhvatila samo nekoliko kultura, dok u našoj zemlji do sada nije ni korišćena. Dosadašnja ispitivanja DSK postupka u svetu nisu, međutim, u značajnoj meri obuhvatila ispitivanja fotosinteze i transpiracije, iako od ovih procesa zavisi rastenje i produktivnost biljaka. Stoga je cilj ove teze bio da se ispita fiziološka osnova procesa koji su u osnovi redukcije rasteња kod biljaka gajenih DSK postupkom, kao i da se utvrdi da li se ovim postupkom gajenja biljaka može povećati efikasnost korišćenja vode kod paradajza, a da pri tome ne dođe do redukcije prinosa.

Ova ispitivanja bi sa jedne strane mogla da doprinesu razumevanju dejstva suše na rastenje i produkciju paradajza, a sa druge prevazilaženju nepovoljnog dejstva suše na ovu kulturu. Stoga bi ova istraživanja pored teorijskih imala i praktičan značaj i mogla da predstavljaju teorijsku osnovu za buduća istraživanja i primenu DSK postupka u navodnjavanju paradajza.

## 3. PREGLED LITERATURE

### 3.1. O paradajzu (*Lycopersicon esculentum* L.)

#### 3.1.1. Poreklo i botaničke osobine paradajza

**Poreklo:** Poreklo kultivisanog paradajza je u neku ruku nejasno. Rod *Lycopersicon*, botanička grupa kojoj pripada paradajz, je poreklom iz Južne Amerike, i jedino *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme*, divlja višnjasta forma kultivisane vrste, se raširila preko Latinske Amerike. Smatra se da je Meksiko domaćin paradajza i mesto najranijih pojavljivanja, a divlji višnjasti paradajz je očigledno najdirektniji predak. Kao činjenica stoji i to da je većina istorijskog, lingvističkog, arheološkog i etnobotaničkog beleženja vezana za Meksiko, naročito za oblast Vera Cruz-Puebla, kao mesto odakle potiče gajeni paradajz koji je prenesen u Stari Svet.

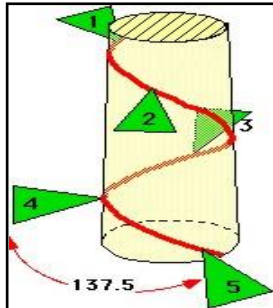
Paradajz nije bio poznat u Evropi do otkrića i osvajanja Amerike, a opis i crteži su se prvo pojavili u evropskim herbarijumima sredinom i krajem 16-tog veka. Pronađeni crteži i opisi jasno ukazuju da je čovek tokom vremena pokušavao da poboljša veličinu paradajza i raznolikost oblika i boja.

Kada je paradajz stigao u Evropu, javnost je reagovala sa strahom zbog nekoliko očiglednih razloga. Paradajz pripada familiji *Solanaceae*, u koju spada i *Datura* i *Belladonna* – smrtonosna noćna senka, i mnoge druge otrovne vrste. U Nemačkoj je zbog svog karakterističnog mirisa bio odbačen. Paradajz je dobijao razna imena kao npr. jabuke đavolskih vukova – “Devil's wolf apple”. Dugo vremena u Evropi je gajen samo kao ukrasna biljka, a tek polovinom 18-tog veka paradajz se počeo koristiti kao povrće, najpre u Italiji, Španiji, Portugaliji i Francuskoj. U našim krajevima paradajz je masovno počeo da se gaji tek polovinom 19-tog veka. Strah od toksičnosti je danas prevaziđen zbog viševjekovnog korišćenja, međutim toksičnost familije *Solanaceae* se još uvek intenzivno istražuje zato što je većina pripadnika ove familije otrovna.

Mnogi divlji rođaci paradajza kao što su *L. esculentum* var. *cerasiforme*, *L. chilense*, *L. peruvianum*, *L. hirsutum* i *L. pimpinellifolium* su veoma značajan genetički materijal za selekciju (cross breeding). Skoro sve efektivne otpornosti paradajza na virulentne bolesti su otkrivene pomoću divljih vrsta *Lycopersicon* i *Solanum*. Američki genetičar Davis je još 1948. godine putovao u Ande i Centralnu Ameriku u potrazi za novim vrstama. Od tada, istraživači su sakupili germplazmu za otpornost na 42 bolesti. Samo još par drugih biljnih vrsta imaju tako veliku kolekciju divljih formi. Ti divlji rođaci su vredan izvor genetičkog materijala za kontrolu i prevenciju bolesti, poboljšanje kvaliteta plodova, povećanje tolerancije na abiotički stres itd.

**Botaničke osobine paradajza:** Paradajz je jednogodišnja zeljasta biljka. U direktnoj setvi samo za 4-5 nedelja posle nicanja centralni koren dostiže dubinu od 100 do 150cm i zahvata veliku masu zemljišta. Time se

objašnjava relativno velika otpornost na sušu useva iz direktne setve. Kada se paradajz gaji preko rasada, centralni koren se prekida, čime se potencira razvoj bočnih korenova. Glavna masa korena se razvija u površinskom sloju zemljišta (20 do 40cm). Vegetativni deo biljke je sposoban da u povoljnim uslovima obrazuje adventivne korenove. Naročito lako se obrazuju adventivni korenovi na stablu. Najsnažniji korenovi formiraju se na člancima stabla (Marković, 1997; Damjanović i sar., 2001).



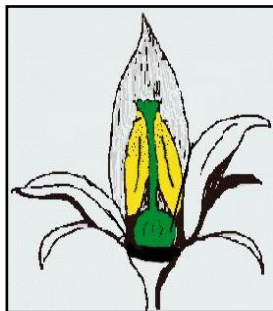
Sl.3.1

Stablo paradajza je okruglo ili uglasto i njegov prečnik iznosi 3-4cm. Ono se jako grana, pa biljka dobija žbunast izgled. Dužina stabla zavisi od sorte, uslova gajenja i primenjene agrotehnike. U izvesnim slučajevima stablo ovog povrća dostiže dužinu 3-4m. Raspored listova na stablu je spiralan (Sl.3.1) (Marković, 1997; Damjanović i sar., 2001).

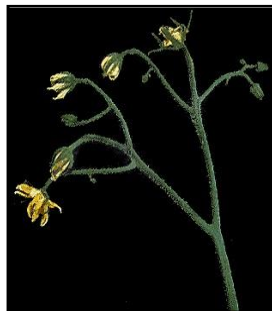


Sl.3.2

List je neparno perast, sa liskom razdeljenom dubokim urezima na izdvojene manje ili veće listiće (Sl.3.2). Kod paradajza se razlikuju dva tipa lista: obični (normalni) i krompirasti tip. Listovi krompirastog tipa imaju jednostavniju građu, mesnatiji su i tamnije obojeni. Pretežni deo kulturnih formi paradajza ima obični tip lista. Iz pazuha listova, a ponekad i iz drški cvasti, izbijaju bočni izdanci. Dinamika obrazovanja i razvijanja bočnih izdanaka je sortna osobina. Zeleni delovi biljke paradajza obrasli su sitnim dlačicama iz kojih se pri dodiru izlučuje tečnost žute boje i neprijatnog mirisa. Miris ove tečnosti odbija pčele i druge insekte, pa oni ne posećuju cvetove paradajza (Marković, 1997; Damjanović i sar., 2001).



Sl.3.3



Sl.3.4

Cvetovi su sakupljeni u cvasti. Cvast paradajza može biti prosta i složena. U proste cvasti cvetovi se razvijaju na njenoj osovini, a u složene cvasti na bočnim granama (Sl.3.4). Prva cvast formira se iznad određenog broja listova, što zavisi od sorte i uslova gajenja. Cvetovi paradajza sadrže 5-7 čašičnih i 5-7 kruničnih listića. U većine varijeteta i sorata cvet ima 6 čašičnih i 6 kruničnih listića. Prašnika

je 5 i oni su pričvršćeni za kruničnu cev. Za prašnike je karakteristično da su srasli u vidu konusa koji potpuno obuhvata plodnik i tučak (Sl.3.3). Zbog pomenute okolnosti paradajz je samooplodna biljka (Marković, 1997; Damjanović i sar., 2001).



Sl.3.5



Sl.3.6

Plod je bobica (Sl.3.5 i Sl.3.6). Najveći deo ploda otpada na placentu. Iz tkiva placentne obrazuje se sočni deo zrelog ploda u koji su utopljene semenke. Pri sazrevanju ovaj sočni deo postaje sluzast i razara se. Seme je smešteno u semenim komorama. Broj komora je sortna osobina i varira od 2 do 20 u jednom plodu. Sorte sa većim brojem komora imaju veći postotak semena i mekši plod. Normalno razvijen plod paradajza sadrži 100-300 semenki. Plod paradajza varira u širokim granicama u pogledu veličine, oblika i boje. Veličina ploda je sortna osobina, ali ona zavisi i od uslova gajenja i primenjene agrotehnike. Plodovi ovog povrća svrstavaju se u sitne (mase ispod 60g), srednje (mase između 60g i 120g) i krupne (mase iznad 120g). Oblik i boja ploda su osobine varijeteta, odnosno sorte. U većine sorata plodovi su okruglasti ili pljosnati i glatki. Boja ploda može biti crvena, narandžasta i žuta. Najviše se gaje sorte sa crvenim plodovima (*Marković, 1997; Damjanović i sar., 2001*).

### 3.1.2. Optimalni ekološki uslovi za gajenja paradajza

Paradajz može da uspeva u širokom arealu gajenja, ali pošto je to tropska biljka koja ima vrlo izražene zahteve u pogledu toplote, svetlosti i vlage, gaji se masovno samo u predelima gde godišnje ima 150 dana bez mraza. Za normalan razvoj biljke paradajza iziskuju temperature između 18 i 25 °C. Na temperaturi ispod 15 °C prestaje cvetanje, a ispod 9 °C zaustavlja se rastenje. Optimalna noćna temperatura za polinaciju je između 20 i 24 °C (*Benton Jones, 1999*), međutim polinacija se dešava i kada su noćne temperature između 13 i 24 °C, a dnevne temperature između 15.5 i 32 °C. Noćne temperature od 30 °C i više izazivaju abortivnost cvetova. Mlade biljke su osetljivije na niske temperature u poređenju sa starijim. Kasni prolećni mrazovi sa temperaturama ispod -2 °C uništavaju biljke. Biljke paradajza najbolje se razvijaju na temperaturi zemljišta između 24 i 31 °C, temperatura od 33 °C usporava porast, a na 35 °C biljke prestaju da rastu (*Benton Jones, 1999*).

Paradajz ima visoke zahteve prema svetlosti, naročito u fazi rasada. U uslovima nedovoljne osvetljenosti biljke se loše razvijaju, plodonošenje kasni a plodovi se slabo zameću. Naročito se pogoršava kvalitet plodova, posebno u pogledu sadržaja šećera i vitamina C. Paradajz dobro raste pri kontinuiranom osvetljenju između 400 i 500  $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , a biljke paradajza saturišu 13  $\text{MJm}^{-2}\text{dan}^{-1}$  svetlosti (*Benton Jones, 1999*).

Paradajz je  $C_3$  biljka, te je zbog toga osetljiva na promene koncentracije  $\text{CO}_2$  u atmosferi. Normalna atmosfera sadrži oko 300  $\text{mg l}^{-1}$   $\text{CO}_2$ . Povećanje koncentracije  $\text{CO}_2$  u staklenicima do 1000  $\text{mg l}^{-1}$  ima značajan efekat na rast i prinos paradajza. Međutim koncentracije  $\text{CO}_2$  iznad 1000  $\text{mg l}^{-1}$  imaju toksično dejstvo na biljke paradajza (*Benton Jones, 1999*).

Povoljan režim zemljišne vlage je od izvanrednog značaja za razvoj paradajza. Optimalna vlažnost zemljišta za paradajz je između 70 i 75% od poljskog vodnog kapaciteta. *Benton Jones* (1999) smatra da za paradajz gajen na polju optimalna količina vode je 2000-6600 m<sup>3</sup>H<sub>2</sub>O ha<sup>-1</sup>, a za paradajz gajen u stakleniku to je oko 1dm<sup>3</sup>H<sub>2</sub>O dan<sup>-1</sup> po biljci pri normalnoj temperaturi spoljašnjeg vazduha.

Smatra se da je optimalna relativna vlažnost vazduha za razvoj paradajza između 50 i 60%. Visoka zasićenost vazduha vlagom ometa zametanje plodova i pogoduje razvoju gljivičnih oboljenja. Topli i suvi vetrovi izazivaju opadanje cvetova i druge poremećaje na biljkama. Solarna radijacija je važan činilac koji utiče na potrošnju vode. Oko 65% radijacije koju apsorbuje usev troši se na odavanje vode. Na temperaturi od 20 °C potrebno je 585 calm<sup>-2</sup> za evaporaciju 1cm<sup>3</sup> vode (*Benton Jones*, 1999).

Paradajz se može gajiti gotovo na svakom tipu zemljišta, počev od aluvijalnih terena pa do teških smonica. Međutim, najpogodnija su laka, propustljiva za vodu i strukturarna zemljišta, bogata humusnim materijama. Pošto biljke paradajza razvijaju korenov sistem dosta duboko, treba izbegavati zemljišta sa visokim nivoom podzemne vode, kao i niske terene sklone zabarivanju. Optimalna pH zemljišta kreće se u granicama između 5.8 i 6.8. Paradajz je kultura koja za uspešan razvoj iziskuje obilnu i pažljivo izbalansiranu ishranu. Najbolji rezultati postižu se kombinovanim đubrenjem stajnjakom i mineralnim đubrenjem. Na istu površinu paradajz može da se vrati posle 3 ili 4 godine. Ne treba da dođe posle krompira, paprike i plavog patlidžana. Kao predkultura dobar je za korenasto povrće i lukove. Za setvu treba koristiti selekcionisano, dezinfikovano i kvalitetno seme.

### **3.1.3. Nutritivna vrednost paradajza**

Za kvalitet plodova paradajza veoma je bitna pH vrednost. Ona bi trebala da bude u granicama između 4.0 i 4.5. Kod većine plodova prosečno je 4.3 ili 4.4 jedinice. Ukoliko je pH izvan ovih granica dolazi do pogoršavanja kvaliteta ploda zbog narušenog odnosa kiselina i šećera u plodu. Paradajz se u ishrani koristi kako u svežem tako i u prerađenom stanju.

Hemijski sastav zelenog i zrelog ploda paradajza predstavljen je u Tabeli 3.1.

Tabela 3.1 Nutritivna vrednost zrelog i zelenog ploda paradajza (*Benton Jones, 1999*)

<u>Sastav</u>	<u>zeleni</u>	<u>zreli</u>
	<u>plod</u>	<u>plod</u>
	(%)	
Voda	93	94
Masti	0.2	0.2
<b><u>Na 100g jestivog dela paradajza (ploda)</u></b>		
Proteini (g)	1.2	0.9
Ugljeni hidrati (g)	5.1	4.3
Biljno vlakno (g)	0.5	0.8
Gvožđe (g)	0.5	0.5
Kalcijum (mg)	13	7.0
Fosfor (mg)	28	23
Natrijum (mg)	13	8.0
Kalijum (mg)	204	207
Tiamin (mg)	0.06	0.06
Riboflavin (mg)	0.04	0.05
Niacin (mg)	0.50	0.60
Askorbinska kiselina (mg)	23.4	17.6
Vitamin B6 (mg)	-	0.05
Energetska vrednost (kcal)	2	19
Vitamin A (IU)	1133	7600

## 3.2. Rastenje i razmena gasova

### 3.2.1. Analiza rastenja i produktivnosti

Jedna od definicija rastenja je da je rastenje povećanje suve materije ili volumena biljaka, a u funkciji je genotipa i kompleksa spoljašnje sredine (*Krug, 1997*). Rastenje i razviće biljaka u osnovi zavise od energije stvorene asimilacijom CO<sub>2</sub> u ugljene hidrate u toku fotosinteze. Takođe zavisi od translokacije fotoasimilata od mesta sinteze (source) do mesta potrošnje ili

skladištenja (sink). U skladu sa ovim, biljni organi mogu da se podele u dve grupe (*Sonnewald i Willmitzer, 1992*):

- *Fotosintetski aktivni organi-proizvođači* (neto-izvoznici, koje predstavljaju uglavnom zreli listovi).
- *Fotosintetski neaktivni organi* (uvoznici fiksiranog ugljenika), mogu biti potrošači (visoko metabolički aktivna tkiva kao što su meristemi i nezreli listovi) i rezervni organi (kao što su stablo seme ili koren).

Kada analiziramo rasteenje i produktivnost možemo to da posmatramo sa većeg broja aspekata. Analiza rasteenja u velikoj meri se koristi u različitim oblastima proučavanja biljnog sveta, kao što su selekcija, fiziologija ili ekologija biljaka (*Poorter, 1989*). Prema *Chiariello-u i sar. (1989)*, u ekologiji se primenjuju dva različita, ali komplementarna načina proučavanja rasteenja tzv. tradicionalna i demografska analiza rasteenja. Tradicionalna analiza obuhvata: klasičnu, integralnu i funkcionalnu analizu (*Chiariello i sar., 1989; Poorter, 1989*). Takođe postoje i drugi načini izučavanja rasteenja, koji se retko koriste kao što su fiziološka analiza rasteenja i analiza komponenata prinosa. Veoma često se kao ključni faktor rasteenja uzima lisna površina (*Cambridge i Lambers, 1998*).

Najčešće se za analizu rasteenja i produktivnosti koristi klasična (tradicionalna) analiza. Ona je nastala početkom ovog veka, a bazira se na merenju biomase ili asimilacione površine u određenom vremenskom intervalu. Na osnovu tih podataka određuje se brzina rasteenja, efikasnost asimilacione površine kao i produktivnost pojedinih biljaka ili njihovih populacija (*Poorter, 1989; Poorter i Gariner, 1996*).

### 3.2.2. Hormonalna regulacija rasteenja

U procesu rasteenja primarnu ulogu igraju hormoni iz grupe auksina. Auksini imaju ulogu u stimulaciji sinteze komponenti ćeliskog zida i aktivaciji enzima koji kontrolišu proces ćeliske ekspanzije. Efekat auksina na ćeliski zid objašnjava se teorijom “kiselog” rasta (“acid growth”). Po toj teoriji auksini potpomažu acidifikaciju (zakišeljavanja) zida do koje dolazi usled povećane aktivnosti protonske pumpe na plazmamembrani. Oslobođanje protona dovodi do pada pH, koji potom aktivira enzime koji kontrolišu ekspanziju tako što prekidaju ključne veze polimera u ćelijskom zidu. Na taj način se slabljenjem određenih strukturnih veza unutar zida povećava njegova istegljivost (plastičnost) i stvaraju uslovi za izduživanje ćelija.

Rezultati poslednjih godina ukazuju da biohemijska regulacija rasteenja uključuje i nekoliko enzima koji kontrolišu ćelijsku ekspanziju kao što su: XET, peroksidaze i ekspanzini (*Davies i Gowing, 1999*).

- *Ksiloglukanendotransglikolaza (XET)* spada u grupu enzima transglikolaze i on katalizuje prekidanje i ponovno spajanje ksiloglikanskih molekula što uslovljava istanjivanje zida koje je neophodno za ćelijsku ekspanziju.
- *Peroksidaze* vezane za ćelijski zid učestvuju u obrazovanju dimera ferulinske kiseline koja povezuje polisaharide matriksa zida biljaka i na taj način sprečavaju dalje izduživanje ćelije.

- *Ekspanzini* su visokozavisni pH enzimi koji su sposobni za katalizu i reverzibilnu ekstenziju ćelijskog zida i oni premeštaju ksiloglukane od mikrofibrila razdvajanjem vodonične veze.

Od dinamike rastenja i formiranja lisne površine zavisi proces fotosinteze, a samim tim i produkcija gajenih biljaka.

### **3.2.3. Rastenje i fotosinteza**

Fotosinteza je fiziološki proces koji je svojstven biljkama i nekim bakterijama. Predstavlja niz reakcija u kojima se pomoću energije svetlosti iz neorganskih jedinjenja, CO<sub>2</sub> i vode sintetiše organska materija bogata energijom. Evidentno je da ovaj proces omogućava rastenje i razviće biljaka, a samim tim, dalje u lancu ishrane, i rastenje i razviće drugih organizama. Iz ovog proizilazi da su procesi rastenja i fotosinteze međusobno uslovljeni. Reakcije koje se dešavaju u toku fotosinteze su strogo regulisane i podrazumevaju interakciju različitih biljnih organela i organa. Na fotosintezu utiče veliki broj spoljašnjih činilaca, kao što su: intenzitet svetlosti, koncentracija ugljendioksida, temperatura i vlažnost vazduha. Takođe postoje i unutrašnji činioci regulacije, kao što je zavisnost fotosintetskog kapaciteta od starosti listova i biljke, i odnosa između proizvođača i potrošača asimilata (*Herold, 1980; Dale i Milthorpe, 1983; Saftić, 1990*). Proces fotosinteze obuhvata svetlu fazu (elektronski transport i sintezu adenzin-3-fosfata-ATP-a i redukujućeg molekula nikotinamid-adenin-dinukleotid-fosfata-NADPH<sub>2</sub>) i tamnu fazu (usvajanje i redukcija CO<sub>2</sub>). Redukcija CO<sub>2</sub> kod C<sub>3</sub> biljaka (kojima pripada i paradajz) vrši se u Calvin-Bensonovom ciklusu (*Benson i Calvin, 1950; Calvin i Bassham, 1962*). Poseban značaj za fotosintezu kao i transpiraciju ima stepen otvorenosti i provodljivosti stoma, od koga zavise difuzija CO<sub>2</sub> i H<sub>2</sub>O.

### **3.2.4. Razmena gasova i provodljivost stoma**

Najvažniji faktor u regulaciji odavanja vodene pare i usvajanja CO<sub>2</sub> jesu stome, iako površina koju one zauzimaju u ukupnoj površini lista iznosi svega 0.2 do 2%. Stomatarni otpor je jedini faktor koji podleže regulaciji, jer stepen otvorenosti stoma zavisi od odnosa vodnog statusa epidermalnih ćelija i ćelija zatvaračica. Manji turgor u ćelijama zatvaračicama, u odnosu na epidermalne ćelije, dovodi do zatvaranja stoma. Pored vodnog režima listova i vodni režim zemljišta utiče na provodljivost stoma.

Međutim, kod nekih biljnih vrsta može doći do smanjenja provodljivosti stoma i pored toga što je stanje vode u biljci ostalo nepromenjeno. U nekim eksperimentima, na korenove u suvom zemljištu je primenjen pneumatski pritisak tako da su se vodni odnosi u izdanku zadržali na vrednostima koje su uporedive sa onima kod biljki koje su normalno zalivane. Uprkos tome stome su ostale delimično zatvorene (*Gollan i sar., 1986*), a rastenje izdanka i dalje ograničeno (*Passioura, 1988*). Takođe i eksperimenti sa delimičnim sušenjem korenova su osmišljeni da ispituju efekte suše bez promena u vodnom statusu izdanka (*Gowing i sar., 1990*). Ovi eksperimenti ukazuju da neka jedinjenja koja se sintetišu u korenu (hemijski signali) u uslovima suše regulišu otvorenost i provodljivost stoma. Pokazano je da je u biljkama kukuruza, koje su izložene suši, abscisinska kiselina (ABA) glavni faktor koji je odgovoran za zatvaranje stoma (*Tardieu i Davies, 1993*).



Postavlja se pitanje da li je u uslovima suše ABA i kod drugih biljnih vrsta hemijski signal, i da li efekat ABA nastaje usled promene koncentracije ABA u ksilemskom soku ili ukupne količine ABA u listu (*Schulze, 1993*). Niz rezultata ukazuje da promene koncentracije ABA u apoplastu epidermalnih ćelija i ćelija zatvaračica imaju veći fiziološki značaj od ukupne količine ABA u samim stominim ćelijama. *Tardieu i Davies (1993)* su na osnovu poljskih ogleda na kukuruзу, ukazali da postoji i interakcija između vodnog potencijala lista i ABA u regulisanju ponašanja stoma. Na osnovu toga su zaključili da je opadanje potencijala vode u listovima izazvalo povećanje osetljivosti stoma na ABA. *Gollan i sar. (1992)*; *Wilkinson i Davies (1997)*; *Wilkinson i sar. (1998)* su ukazali da, pored interakcije ABA i potencijala vode, postoji i interakcija između pH ksilemskog soka i ABA u regulisanju ponašanja stoma.

Stepen otvorenosti stoma zavisi i od koncentracije CO<sub>2</sub> u stomama. Stome odgovaraju i na intenzitet svetlosti zahvaljujući prisustvu hloroplasta, ali i posebnog sistema koji absorbuje u plavom delu spektra i koji je osetljiv na niske intenzitete upadne svetlosti. U uslovima konstantne razlike u koncentraciji vodene para u listu i u vazduhu, povećanje temperature do 35° C stimuliše otvaranje stoma (*Nobel, 1991*).

### 3.3. Uticaj suše na rastenje biljaka i razmenu gasova

#### 3.3.1. Mehanizmi delovanja vodnog deficita (suše)

##### *Hidraulični i hemijski signali suše*

Prestanak rasta i razvoja useva usled vodnog deficita je jedna od adaptivnih reakcija biljka, koja međutim rezultira velikim gubicima prinosa. Duži vremenski period se smatralo da do redukcije rastenja i zatvaranja stoma isključivo dolazi jer smanjena količina vode u supstratu izaziva pad turgora u ćelijama. Sa opadanjem turgora ispod određenog nivoa ćelije gube sposobnost za ekspanziju (*Boyer, 1968*). Pad turgora ćelija zatvaračica dovodi do zatvaranja stoma, što značajno smanjuje kapacitet apsorpcije CO<sub>2</sub> i dovodi do opadanja fotosinteze (*Bradford i Hsiao, 1982*).

Sve ove činjenice ukazuju da promene u suši nastaju kao rezultat "hidrauličnih" efekata na ćelije korena, odnosno ukazuju na postojanje "hidraulične signalizacije". Veći broj istraživanja je pokazao da pored "hidrauličnih signala" (odnosno pada turgora u uslovima vodnog deficita) postoje i "nehidraulični" ("hemijski") signali. Ispitivanja su vršena kod pšenice (*Masle i Passioura, 1987*) i kukuruza (*Davies i sar., 1986*) i utvrđeno je da do inhibicije rastenja dolazi i u uslovima umerene suše koja još nije izazvala opadanje turgora.

Mesto sinteze hemijskih signala je koren. Rezultati poslednjih godina ukazuju da je koren veoma značajan "senzor" promena u zemljištu (pre svega deficita vode i promena u mehaničkom sastavu) o kojima "obaveštava" nadzemni deo tako što sintetiše hemijska jedinjenja koji se ksilemom transportuju do listova gde izazivaju različite reakcije (utiču na provodljivost stoma, fotosintezu, redukuju lisnu ekspanziju). Iz ovoga sledi da "hemijski

signali” predhode “hidrauličnim” i zato se mogu označiti kao signali “ranog upozoravanja” biljaka na stres (*Dodd i sar., 1997*).

Hemijski signali suše mogu biti pozitivni i negativni. Negativni se obrazuju u korenovima turgidnih biljaka i dovode do otvaranja stoma i rastečenja, tako da njihova produkcija i transport opadaju ukoliko stres suše raste. Tipičan primer su citokinini. Pozitivni signali su oni čija produkcija raste ukoliko se zemlja u kontaktu sa korenom suši. Tipičan pozitivni signal suše je abscisinska kiselina (ABA), zatim to su: etilen, pH ksilema takođe može biti dodatni signal (*Dodd i sar., 1997*). U uslovima jačeg vodnog deficita hemijski i hidraulični signali mogu da interaguju i tako da utiču na reakcije biljaka.

#### Abscisinska kiselina (ABA) kao hemijski signal

Smatra se da je ABA univerzalni hormon stresa. Prema načinu delovanja ABA se svrstava u grupu inhibitora rastečenja. Do njene akumulacije u biljkama dolazi usled delovanja različitih stresnih faktora kao što su: suša (*Hsiao, 1973*), mineralni stres (*Wolf i sar., 1991*), kompaktnost zemljišta (*Mulholland i sar., 1996a; Hussain i sar., 1999*) i drugih stresnih faktora. Svoje dejstvo u uslovima suše ABA ispoljava preko niza fizioloških reakcija koje biljkama omogućavaju održavanje optimalnog vodnog balansa i nastavak rastečenja i razvića i u tim nepovoljnim uslovima. Fiziološki procesi na koje deluje ABA su: abscisija (listova, pupoljaka, cvetova i plodova), mirovanje (semena, pupoljaka, krtola), cvetanje, zatvaranje stoma, inhibicija rastečenja.

Niz rezultata ukazuju da ABA predstavlja vezu između korenovog sistema kada se nađe u uslovima stresa i redukcije provodljivosti stoma i rastečenja (*Mulholland i sar., 1996a; Munns i Cramer, 1996; Hussain i sar., 1999*). Osim što dovodi do redukcije rastečenja izdanka povećana koncentracija ABA u ksilemskom soku dovodi i do povećanja rasta korenovog sistema. Time se u uslovima suše povećava odnos koren/nadzemni deo (R/S). *Saab i sar. (1990)* su koristeći inhibitore biosinteze ABA utvrdili da se povećava lisna ekspanzija i inhibira rastečenje korenovog sistema, odnosno smanjuje se odnos R/S.

Prema tome, osnovna uloga ABA je da u uslovima suše smanji provodljivost stoma, odnosno da smanji transpiraciju kako bi biljku sačuvala od preteranog odavanja vode. To indirektno može da utiče na redukciju rastečenja biljaka jer dolazi do smanjenja intenziteta fotosinteze zbog nemogućnosti biljke da preko stoma, koje imaju smanjenu provodljivost, usvaja dovoljnu količinu CO<sub>2</sub>.

*Stillwell i sar. (1989)* su opisali mehanizam delovanja ABA na stomine ćelije. ABA direktno utiče na plazmalemu stominih ćelija tako što menja njenu propustljivost za određene jone. Smanjenje koncentracije K<sup>+</sup> u stominim ćelijama dovodi do redukcije turgora, a to dalje izaziva zatvaranje stoma.

Međutim, do zatvaranja stoma može doći i pre nego što dođe do određenog pada turgora u listovima i do sinteze ABA. Dakle promene koncentracije ABA u apoplastu epidermalnih i ćelija zatvaračica bi trebalo da imaju veći fiziološki značaj od ukupne količine ABA u samim stominim ćelijama. Postavlja se pitanje: na koji način dolazi do brzih promena koncentracije ABA u apoplastu, što predstavlja jedan od glavnih preduslova za njeno delovanje na plazmalemu stominih ćelija. *Kaiser i Hartung (1985)* su

pokazali da je alternativni mehanizam za brze promene nivoa ABA u okolini stominih ćelija redistribucija postojeće ABA u mezofilu lista. Postojeća endogena ABA u turgidnim listovima na početku stresa bi mogla biti redistribuirana između ćelijskih kompartmenata prema Handerson - Hassebalch-ovoj jednačini, što bi rezultovalo akumulacijom ABA u okolnom kompartmentu, kao što je citoplazma. Pokazano je da se pH gradient između citoplazme i apoplasta mezofila lista gubi u dehidriranim listovima pre nego što turgor dostigne nultu vrednost (*Hartung i Slovik, 1991*). Kako pH citoplazme, floema i stominih ćelija ostaje skoro nepromenjen u tim uslovima, ostvarena alkalizacija apoplasta bi bila odgovorna za dobijeni pad gradijenta (*Hartung i Slovik, 1991*). Ova promena pH vodi promeni nivoa ABA u apoplastu, bez povećanja ukupnog sadržaja ABA u listu što na kraja dovodi do zatvaranja stoma.

Mehanizam kojim ABA inhibira rastenje listova je mnogo manje proučen od njenog dejstva na stome. Neki rezultati ukazuju da ABA inhibira protonsku pumpu na nivou plazmamembrane i na taj način sprečava acidifikaciju ćelijskog zida koja je neophodna za izduživanje. Pored toga deluje i na promene u sastavu ugljenih hidrata zida, odnosno ABA ima inhibitorno dejstvo u toku sinteze celuloze i hemiceluloze. Najnoviji rezultati ukazuju da ABA povećava aktivnost peroksidaze ćeliskog zida i tako inhibira izduživanje ćelija (*Bacon i sar., 1998*).

#### *pH kao hemijski signal*

Sa isušivanjem zemljišta i odsustvom promene vodnog statusa izdanka vezana je još jedna hemijska promena a to je povećanje pH ksilemskog soka (*Schurr i sar., 1992*). Kod paradajza (*Lycopersicon esculentum L.*) pH ksilemskog soka raste od pH 5 do pH 8 sa isušivanjem zemljišta (*Davies i sar., 1998*). *Wilkinson i Davies (1997)* su pokazali da, slično porastu u koncentraciji ABA, i porast u pH vrednostima ksilema može da deluje kao signal za zatvaranje stoma. Osim isušivanja zemljišta i faktori kao što su intenzitet svetlosti (*Cowan i sar., 1982*), snabdevanje nitratima (*Clarkson i Touraine, 1994*), plavljenje zemljišta (*Else, 1996*), utiču na stome i transpiraciju tako što predhodno menjaju pH ksilema/apoplasta.

Povećanje pH bi moglo biti mehanizam kojim dolazi do akumulacije ABA u okolini stominih ćelija što dovodi do njihovog zatvaranja (*Thompson i sar., 1997; Wilkinson i Davies, 1997*). Takođe promena pH ksilema dovodi i do povećane akumulacije ABA u apoplastu koji okružuje ćelije elongacione zone lista u koncentraciji koja je dovoljna za inhibiciju rastenja (*Dodd i Davies, 1994*).

Sve ovo ukazuje da povećanje pH u ksilemskom soku može izazvati zatvaranje stoma promenom raspodele ABA koja je već prisutna, bez sinteze ABA "de novo" (*Schurr i sar., 1992; Slovik i Hartung, 1992a, 1992b*). Danas je takođe jasno da veliki deo ABA u listu nikada ne dolazi do mesta dejstva, jer da je to tako stome bi bile uvek zatvorene. Mehanizam kojim se to reguliše je pH u različitim kompartmentima u listovima. Kada je pH sredine kiseo (kao kod optimalno zalivanih biljaka), veći deo ABA se raspoređuje daleko od mesta dejstva.

Etilen

Jedan od hemijskih signala koji potiče iz korena je etilen (*Jacskon*, 1993). Etilen može biti transportovan od korena prema izdanku u formi rastvorljivog prekursora, 1-aminociklopropan-1-karboksilne kiseline (ACC). Ispitivanja vršena kod korenova koji su rasli u uslovima kompaktnog zemljišta ukazuju na povećanu sintezu etilena. U tom slučaju etilen podstiče radijalno rastenje korena (*Kays, Nicklow i Simons* 1974; *Sarquis, Jordan i Morgan* 1991; *Morgan i sar.*, 1993; *He i sar.*, 1996), kao i penetraciju korenovog sistema (*Hettiaratchi*, 1990). Takođe povećana koncentracija etilena uočena je i kada su biljke gajene u zaslanjenom zemljištu (*GomezCadenas i sar.*, 1998), kao i kod biljaka gajenih DSK tehnikom.

### 3.3.2. Uticaj delimičnog sušenja korenova (DSK) na rastenje i fotosintezu

Postoje literaturni podaci koji ukazuju da rastenje izdanaka i razmena gasova kod biljaka mogu biti ograničeni kao rezultat i hemijskih i hidrauličnih efekata (signala) nastalih pod dejstvom suše (*Davies i sar.*, 1994). *Gowing i sar.* (1990) su koristili biljke sa razdvojenim korenovima ("split-root" tehnika) da bi pokazali efekte signala koji potiču od korena. Ovi eksperimenti su pokazali da kada je polovina korenovog sistema u dodiru sa zemljištem koje se suši dolazi do redukcije rasteња izdanka. Sa druge strane uklanjanje ovog dela korena je bilo praćeno brzim oporavkom rasteња izdanka u odnosu na biljku koja se normalno zaliva. Zaključak ovog eksperimenta je da korenovi u dodiru sa suvim zemljištem mogu biti izvori inhibitora rasteња, a da se uklanjanjem ovih korenova uklanjaju i izvori inhibicije. To potom omogućava obnavljanje normalnih fizioloških procesa kod izdanka, uključujući rastenje i provodljivost stoma.

Veoma je značajno da se utvrdi zašto DSK postupak redukuje rastenje izdanka, ali nema uticaj na rastenje i razvoj plodova. Jedna od hipoteza je da se hemijski signali nastali u korenu transportuju u izdanak kroz ksilem, ali da je njihov transport u plod ograničen zbog prekida veze između ploda i ksilema. Dugo se već zna da se kod mnogih vrsta veliki procenat vode u toku rasteња plodova transportuje u plod kroz floem. Na primer, *Greenspan i sar.* (1994) su pokazali da kod vinove loze najveći deo vode dolazi u plod kroz floem. Ova tendencija je takođe delimično izražena i kod paradajza i u kasnijim fazama rasteња plodova gde 90% vode može biti transportovano kroz floem (*Ho i sar.*, 1987).

Vodni deficit i visoki salinitet u zoni korena dovode do deficita kalcijuma u zrelih plodovima (*Ehret i Ho*, 1986, *Ho i sar.*, 1987, 1993, 1995; *Mitchell i sar.*, 1991a, 1991b; *Adams i Ho*, 1993, *Araki i sar.*, 1998). Pošto je Ca element koji se uglavnom transportuje ksilemom, ovi podaci takođe ukazuju da se mehanizmi transporta kroz ksilem menjaju u toku sazrevanja plodova.

### 3.3.3. Agronomski značaj hemijskih signala

U prošloj dekadi mnogobrojni ogledi rađeni u poljskim uslovima su potvrdili postojanje hemijske signalizacije, što se podudara sa mnogim ogledima rađenim u kontrolisanim uslovima. *Loveys* (1991) je prvi primenio split-root tehniku za indukovanje hemijskih signala u korenovom sistemu kod

vinove loze. Sa ovim rezultatima on je ukazao da je moguće koristiti sistem delimičnog sušenja korenova (DSK) ili engleski partial root drying (PRD) u proizvodne svrhe. To je posebno značajno za poljoprivredne kulture kao što je vinova loza kod kojih može da se razvije veoma bujna vegetativna masa. Da bi se to izbeglo kod vinove loze se u postupku rezidbe uklanjaju listovi i tako se povećava količina raspoloživih fotoasimilata za razvoj generativnih organa.

*Dry i sar.* (1996) i *Stoll i sar.* (2000) su uspešno primenili DSK postupak da bi smanjili potrebu za rezidbom vinove loze u vinogradima južne Australije. Naizmeničnim zalivanjem obe strane korenova vinove loze pri primeni DSK uspeali su da uštede 30% vode za zalivanje, a da pri tome nije došlo do smanjenja broja plodova, dok je njihov kvalitet čak bio i poboljšan (*Loveys i sar.*, 2000).

Ovi rezultati, iako malobrojni jer je tehnika novijeg datuma, ukazuju na značaj koji bi ova tehnika mogla da ima u proizvodnji i drugih voćarskih i povrtarskih kultura. Time bi se, uz postojeću opremu, postigla značajna ušteda u količini vode za navodnjavanje, čiji nedostatak u našoj zemlji kao i u svetu u značajnoj meri ograničava postizanje optimalnih prinosa poljoprivrednih kultura.

## 4. MATERIJAL I METOD RADA

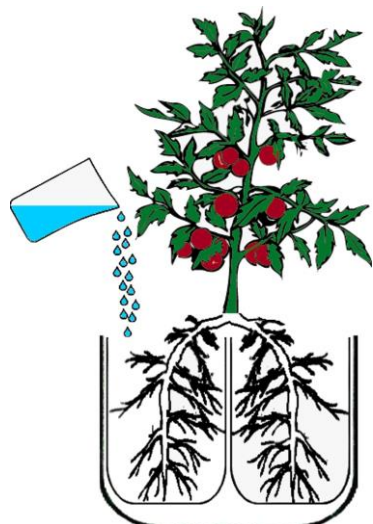
### 4.1. Biljni materijal

Za ispitivanje je odabrana linija paradajza (*Lycopersicon esculentum* L.) L-4 koja je selekcionisana u Centru za povrtarstvo “Palanka”, Instituta “Srbija” u Smederevskoj Palanci. Linija L-4 pripada paradajzu sa determinantnim tipom rasta biljke. Raste oko 100-120cm i na vrhu se stablo završava sa cvetom, odnosno plodovima. Spada u grupu ranostasnih linija, nicanje-fiziološka zrelost iznosi 116 dana. Na glavnom stablu formira 4-5 prostih grana na kojoj se formira 4-7 plodova mase oko 120g. U pazuhu listova formira bočne grane I i II reda. Plodovi ni u zrelom, ni u zelenom stanju nemaju zelenu kragnu, okruglog su do blago spljoštenog oblika i bez rebara. U fiziološkoj zrelosti plodovi su intenzivno crvene boje i ne pucaju. Plodovi imaju dobru čvrstinu. Linija je dobar kombinator naročito za svojstvo ranostasnosti, mase ploda i prinosa, poseduje ugrađenu VFN otpornost.

### 4.2. Gajenje biljaka

Gajenje biljaka je obavljeno u dva eksperimentalna sistema od kojih je prvi obuhvatio ogled u uslovima staklenika, a drugi ogled u fitotronskej komori za gajenje biljaka. Ogled u stakleniku (Ogled I) je imao za cilj da se utvrdi efekat različitog stepena stresa suše kome će biljke biti izlagane na ispitivane parametre i zato je u ovom ogledu obavljano postepeno smanjivanje količine vode u supstratu.

Ogled u komori za gajenje biljaka (Ogled II) predstavljao je klasičan DSK (delimično sušenje korenova) ili engleski PRD (partial root drying) postupak (Davies i sar., 2000).



Semena paradajza (*Lycopersicon esculentum* L.) su naklijana u supstratu (u kojem su i kasnije gajene biljke) i gajena u stakleniku do pojave petog lista. Kada su biljke bile u fazi petog lista koren svake biljke je razdvojen na dva dela, a centralni koren je zasečen. Potom su biljke zasađene u Mičerlihove sudove koji su podeljeni u dve polovine tako što su u njih stavljanje po dve plastične kese sa supstratom. Kесе su zatim međusobno spojene selotejp-trakom tako da je jedna polovina korena stavljanja u jednu a druga polovina korena u drugu kesu sa supstratom. Na taj način omogućeno je nesmetano zalivanje jedne strane i zasušivanje druge strane, odnosno indukcija

suše u polovini korenovog sistema. Na početku eksperimenta i u toku prvih petnaest dana zalivane su obe strane korena kod svih tretmana da bi se biljke oporavile od presađivanja i dovoljno ukorenile. Potom su biljke izlagane dejstvu suše. Uslovi u komori za gajenje biljaka su bili sledeći: temperatura od 28/18°C, relativna vlažnost vazduha od 70%, osvetljenost (PAR) od 300  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$  i dužina fotoperioda od 12h.

Za gajenje biljaka u oba eksperimentalna sistema korišćen je supstrat sledećeg sastava:

- 60% komposta (iz toplih leja, 2-3 godine kompostiran)
- 20% treseta “GALICINA”- iz Ukrajine
- 20% ZEOPLANTA- proizvodi rudnik “Nemetala”

Supstrat je spravljao dr Milan Damjanović iz Centra za povrtarstvo “Palanka”, Instituta “Srbija” u Smedervskoj Palanci.

#### **4.2.1. Vodni režim supstrata**

U Ogledu I (postepeno smanjivanje količine vode u supstratu) biljke su zalivane svakodnevno, ali se razlikovala količina vode kojom je zalivana jedna i druga strana korena. Ovaj eksperimentalni sistem je obuhvatio sledeće varijante zalivanja biljaka:

- S<sub>1</sub>) 900+900 ml H<sub>2</sub>O
- S<sub>2</sub>) 630+630 ml H<sub>2</sub>O
- S<sub>3</sub>) 900+630 ml H<sub>2</sub>O
- S<sub>4</sub>) 900+450 ml H<sub>2</sub>O

U Ogledu II zalivanje je obavljeno sa klasičnom DSK tehnikom u kojoj je jedna polovina korenovog sistema izložena suši, a druga polovina se nalazila u uslovima optimalne vlažnosti (*Davies, i sar.*, 2000). To je obavljeno tako što je prekinuto zalivanje jedne strane korenovog sistema do momenta dok vlažnost supstrata nije dostigla 30% od optimalnog vodnog režima supstrata. Istovremeno je supstrat u drugoj polovini korenovog sistema optimalno zalivan. Posle ovog perioda je izvršena inverzija postupka tako što je zalivana zasušivana strana, dok se zalivana (kontrolna) zasušivala i tako naizmenično do kraja ispitivanog perioda. Jedan ciklus DSK tretmana je trajao od 10 do 14 dana. Učestanost rotiranja je povećavana kako su biljke rasle. Zreloj biljci sa plodovima je potrebno otprilike 6 dana da smanji vlažnost u saksiji na 30%.

Za svaki tretman korišćeno je po deset biljaka. Kao kontrola koristile su se biljke kod kojih su obe polovine korena bile optimalno zalivane.

### 4.3. Metode ispitivanja

Kod ogleda sa postepenim smanjivanjem količine vode u supstratu (Ogled I) mereni su parametri rastenja, a kod ogleda sa klasičnom DSK tehnikom mereni su parametri rastenja, parametri fotosinteze i transpiracije. Sa merenjem ispitivanih parametara započelo se od faze 7-og lista i to tako da su parametri rastenja mereni svakog petog dana 2001. godine, a svakog trećeg dana 2002. godine, dok su parametri fotosinteze i transpiracije mereni svakog trećeg dana.

#### 4.3.1. Parametri rastenja

Ispitivanja rastenja biljaka su obuhvatila merenja sledećih parametara:

- visine biljaka
- broja listova
- površine listova
- broja cvetnih grana
- broja plodova
- prečnika plodova.

Za merenje ispitivanih parametara korišćene su nedestruktivne metode i merenja su obavljana na intaktnim biljkama. To je omogućilo da se na osnovu dobijenih podataka prati dinamika rastenja u toku ontogeneze kontrolnih i biljaka izloženih DSK tretmanu.

Visina biljaka merena je lenjirom od prvog stalnog lista pa do vrha. Brzina rastenja biljaka je izražena u cm/dan. Površina lista određena je metodom konture lista na papiru prema sledećoj formuli (Džamić *i sar.*, 1999):

$$P_1 = (m_1 P) / m \quad (1)$$

gde je:

P-površina kvadrata (100cm<sup>2</sup>)

m-masa kvadrata (g)

m<sub>1</sub>-masa konture lista (g)

P<sub>1</sub>-površina konture lista (cm<sup>2</sup>)

Za merenje dijametra ploda korišćen je nonijus. Povećanje broja cvetnih grana i broja plodova praćeno je u vremenskom intervalu od pet dana 2001. godine i u vremenskom intervalu od tri dana 2002. godine.

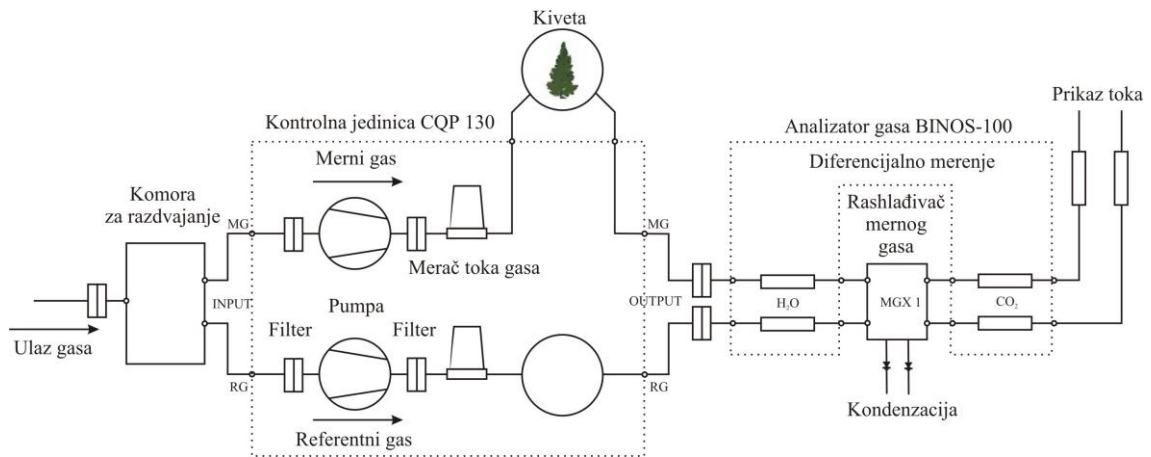


### 4.3.2. Parametri fotosinteze i transpiracije

Za ispitivanje procesa fotosinteze i transpiracije korišćeni su sledeći parametri:

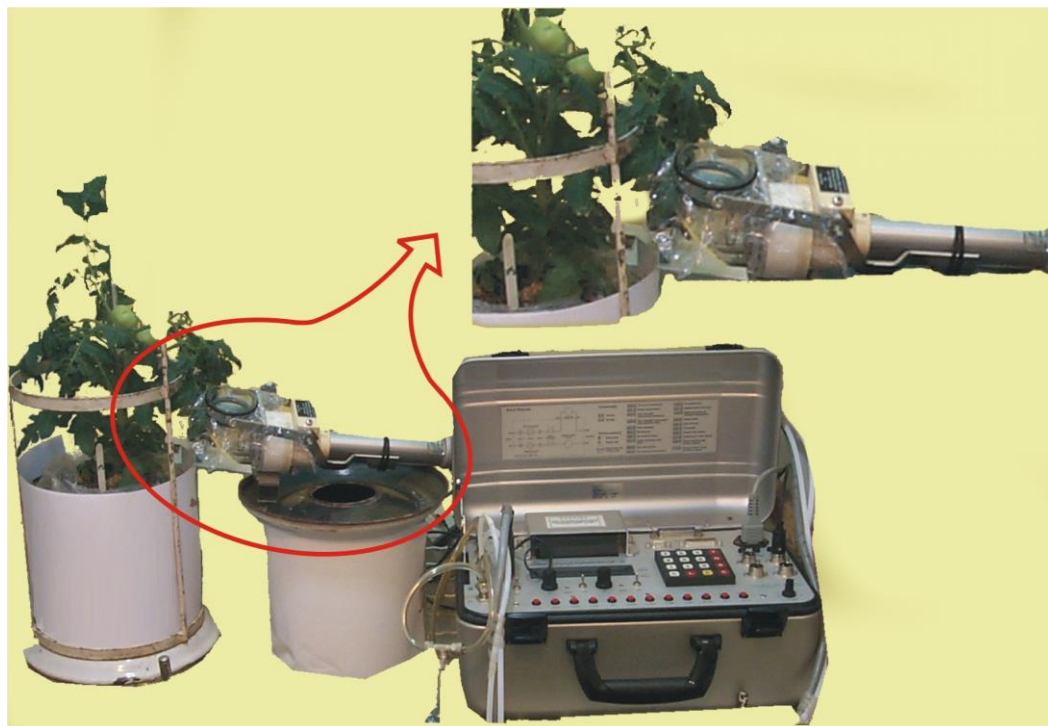
- intenzitet transpiracije ( $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
- intenzitet fotosinteze ( $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
- provodljivost lista za vodu ( $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
- provodljivost lista za  $\text{CO}_2$  ( $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )
- unutarćelijska koncentracija  $\text{CO}_2$  ( $\text{mll}^{-1}$ )
- efikasnost korišćenja vode.

Merenja datih parametara vršena su pomoću infracrvenog gasnog analizatora (*Walz GmbH model CQP 130*).



Sl.4.1 Shematski prikaz infracrvenog gasnog analizatora Walz uređaja za merenje fotosintetske aktivnosti i razmene gasova na listu.

Rad ovog analizatora se zasniva na principu apsorpcije infracrvenog zračenja gasova  $\text{CO}_2$  i  $\text{H}_2\text{O}$  čija je to hemijska osobina. Na osnovu merenja tako apsorbovane svetlosti može se odrediti koncentracija  $\text{CO}_2$  i  $\text{H}_2\text{O}$ .



Sl.4.2 Walz aparat korišćen za merenje razmene gasova na listovima paradajza.

Aparat radi tako što spoljašnji vazduh prolazi kroz komoru u kojoj se vazдушna struja ustaljuje da bi se izbegao uticaj kratkotrajnih vibracija koncentracije CO<sub>2</sub> i vlažnosti vazduha (Sl.4.1 i Sl.4.2). Nakon toga sledi jedinica za sušenje (tj. za smanjenje vlažnosti) vazduha koja se koristi za kontrolu relativne vlažnosti vazduha u mernoj kivetici. Posle toga vazdušni tok se deli na merni i referentni. Obe gasne struje pumpaju se kroz sistem gasnim pumpama i to može da se prati korišćenjem elektronskog kontrolora toka gasa. Na obe gasne struje su instalirani filteri. Oba gasna toka zatim protiču kroz gasni analizator u kome se meri razlika u sadržaju CO<sub>2</sub> i H<sub>2</sub>O između referentnog i mernog gasa. U komori za list nalaze se i senzori za merenje vlažnosti, temperature vazduha i temperature lista. Aparat takođe daje podatke o svetlosti, temperaturi i vlažnosti u komori, kao i u spoljašnjoj sredini.

Izmerene vrednosti se sve prikupljaju preko akvizicionog sistema i čuvaju u memoriji do prebacivanja u računar. Svi merni kanali imaju analogni izlaz (0...10V) sa kojih se podaci mogu dalje distribuirati, na primer za pokretanje analognog pisaa.

Svaki pojedinačni podatak uključuje test i identifikator objekta kao i vreme i datum koji se čuvaju u memoriji bilo automatski ili ručno. Podaci se najpre čuvaju u internoj RAM memoriji, a zatim mogu da se obrađuju. RAM memorija ima mesta za matricu od 1000 nizova podataka svih praćenih parametara, a litijumska baterija omogućava čuvanje podataka i po isključenju napajanja. Deponovani podaci mogu da budu preneti preko paralelnog izlaza na pisaa ili do nekog računara preko serijskog izlaza (RS232C) (Milovanović, 2001).

Pored ovih direkto izmerenih podataka, instrument može da izračuna, sačuva i prikaže izvedene podatke o brzini transpiracije (E), asimilacije (A),

deficitu pritiska vodene pare u graničnom sloju između lista i okoline (ALVPD), molarnom gasnom toku ( $u_e$ ) i provodljivosti stoma za vodu (*Field i sar.*, 1989). Dobijeni rezultati omogućavaju i izračunavanje efikasnosti korišćenja vode (water use efficiency – WUE).

### 4.3.3. Izračunavanje osnovnih parametara razmene gasova

Transpiracija i usvajanje CO<sub>2</sub> - mere se kao razlika u količini vodene pare i CO<sub>2</sub> u vazduhu koji ulazi i vazduhu koji izlazi iz kivete za merenje, a računaju se po sledećim formulama:

$$sE = u_o w_o - u_e w_e \quad (2)$$

gde je:

$E$  - intenzitet transpiracije ( $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

$u_e, u_o$  - vazдушna stuja koja ulazi i izlazi iz kivete ( $\text{mols}^{-1}$ )

$w_e, w_o$  - odgovarajuće frakcije vodene pare

$$sA = u_e c_e - u_o c_o \quad (3)$$

gde je:

$A$  - usvajanje CO<sub>2</sub> (intenzitet fotosinteze) ( $\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

$c_e, c_o$  - odgovarajuće frakcije CO<sub>2</sub>.

Usled procesa fotosinteze dolazi do potrošnje CO<sub>2</sub> u kiveti za merenje koja se kompenzuje oslobađanjem kiseonika. Međutim, oslobađanje vodene pare sa lista povećava tok gasa koji napušta kivetu za količinu  $sE$ . Tako dobijamo jednačinu:

$$u_o = u_e + (u_e w_o - u_o w_e) \quad (4)$$

$$u_e = \frac{u_e (1 - w_e)}{1 - w_o} \quad (5)$$

$$E = \frac{u_e}{s} = \frac{w_o - w_e}{1 - w_o} \quad (6)$$

Ako se kombinuju peta i šesta jednačina, dobijamo izraz za brzinu usvajanja CO<sub>2</sub>:

$$A = \frac{u_e \cdot s(1-w_e)}{(1-w_o)} \quad (7)$$

$$\Delta c = \Delta CO_2(mp) - \Delta CO_2(zp) \quad (8)$$

gde je:

*mp* - koncentracija CO<sub>2</sub> nakon stavljanja lista u komoru

*zp* - koncentracija CO<sub>2</sub> u komori bez lista.

Na brzinu usvajanja CO<sub>2</sub> utiče brzina transpiracije, tako da su izračunati nivoi niži od onih dobijenih računanjem bez uzimanja u obzir vlaženja vazduha koji napušta kivetu za merenje.

$$A = \frac{u_e}{s \left( c_e - \frac{c_o(1-w_e)}{1-w_o} \right)} \quad (9)$$

Provodljivost lista za vodu ( $g_{wa}$ ) je recipročna vrednost otpora, dobijena analogijom procesa usvajanja CO<sub>2</sub> i električnog kola koju je dao *Gastra* (1959) i koji je pretpostavio da difuzija CO<sub>2</sub> između atmosfere i mesta gde se vrši karboksilacija podrazumeva tri vrste otpora (otpor površinskog sloja vazduha na listu, stomatarni otpor i otpor mezofilnog sloja), a dobija se iz jednačine:

$$g_{wa} = E \frac{1-w}{w_i - w_a} \quad (10)$$

$$w_i - w_a = ALVPD \quad (11)$$

gde je:

$g_{wa}$  - provodljivost lista za vodu (molm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)

ALVPD (*Air to Leaf water Vapor Pressure Deficit*) - deficit pritiska vodene pare u graničnom sloju između lista i okoline.

Provodljivost lista za CO<sub>2</sub> ( $g_{ca}$ ) razlikuje se od provodljivosti lista za vodu po faktorom proporcionalnosti i dobija se iz jednačine:

$$g_{ca} = \frac{g_{wa}}{1.56} \quad (12)$$

gde je:

$g_{ca}$  - provodljivost lista za CO<sub>2</sub> (molm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>).

Intracelularna koncentracija ugljendioksida u listu (C<sub>i</sub>) izračunava se na sledeći način, pri čemu se uzima da je molarna koncentracija CO<sub>2</sub> van lista (u vazduhu) 350 ppm:

$$C_i = \frac{\left(g_{CO_2} - \frac{E}{2}\right)C_a - A}{g_{CO_2} + \frac{E}{2}} \quad (13)$$

$$C_i = \frac{A}{g_{CO_2}} \quad (14)$$

gde je:

C<sub>i</sub> – unutarćelijska koncentracija CO<sub>2</sub> (mll<sup>-1</sup>)

Efikasnost korišćenja vode (WUE) na nivou lista izračunat je na osnovu dobijenih rezultata za intenzitet fotosinteze (A) i intenzitet transpiracije (E). Obračun je izvršen na sledeći način:

$$WUE=A/E \quad (15)$$

gde je:

A - usvajanje CO<sub>2</sub> (intenzitet fotosinteze) (molm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)

E - intenzitet transpiracije (molm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>).

Efikasnost korišćenja vode (WUE) na nivou cele biljke izračunat je na osnovu formirane suve mase nadzemnog dela biljke, odnosno suve mase plodova i količine utrošene vode. Jedinica kojom se izražava je gdm<sup>-3</sup>.

#### **4.3.4. Obrada rezultata merenja gasne razmene**

Walz aparat poseduje program kojim se podaci dobijeni merenjem mogu preneti na personalni računar (PC) što omogućava automatsko izračunavanje brzine transpiracije, neto brzine fotosinteze, intracelularnu koncentraciju ugljendioksida, provodljivost stoma za vodu i ugljendioksid. Izmereni i izračunati podaci dobijaju se u formi tabela i grafika. Ako je PC povezan sa mernim sistemom u toku merenja, PC može da se koristi za obradu podataka. Izmereni podaci takođe mogu da budu obrađeni korišćenjem standardnih aplikacionih programa, kao što je *Quattro Pro 9*, koji je korišćen u ovom radu. Mi smo obrađene podatke iz programskog paketa *Quattro Pro 9*, prebacivali u programski paket *SigmaPlot 4.0* da bismo grafički prikazali rezultate.

#### **4.4. Statistička obrada podataka**

Dobijeni rezultati su statistički obrađeni uz korišćenje Studentovog t-testa u *SigmaPlot 4.0* (Jandel Scientific, Erkhart, Germany).

## 5. REZULTATI

Ova magistarska teza imala je za cilj da ispita efekat delimičnog sušenja korenova na rasteenje i razmenu gasova kod paradajza. U ovom poglavlju su prikazani dobijeni rezultati kao i njihova statistička obrada.

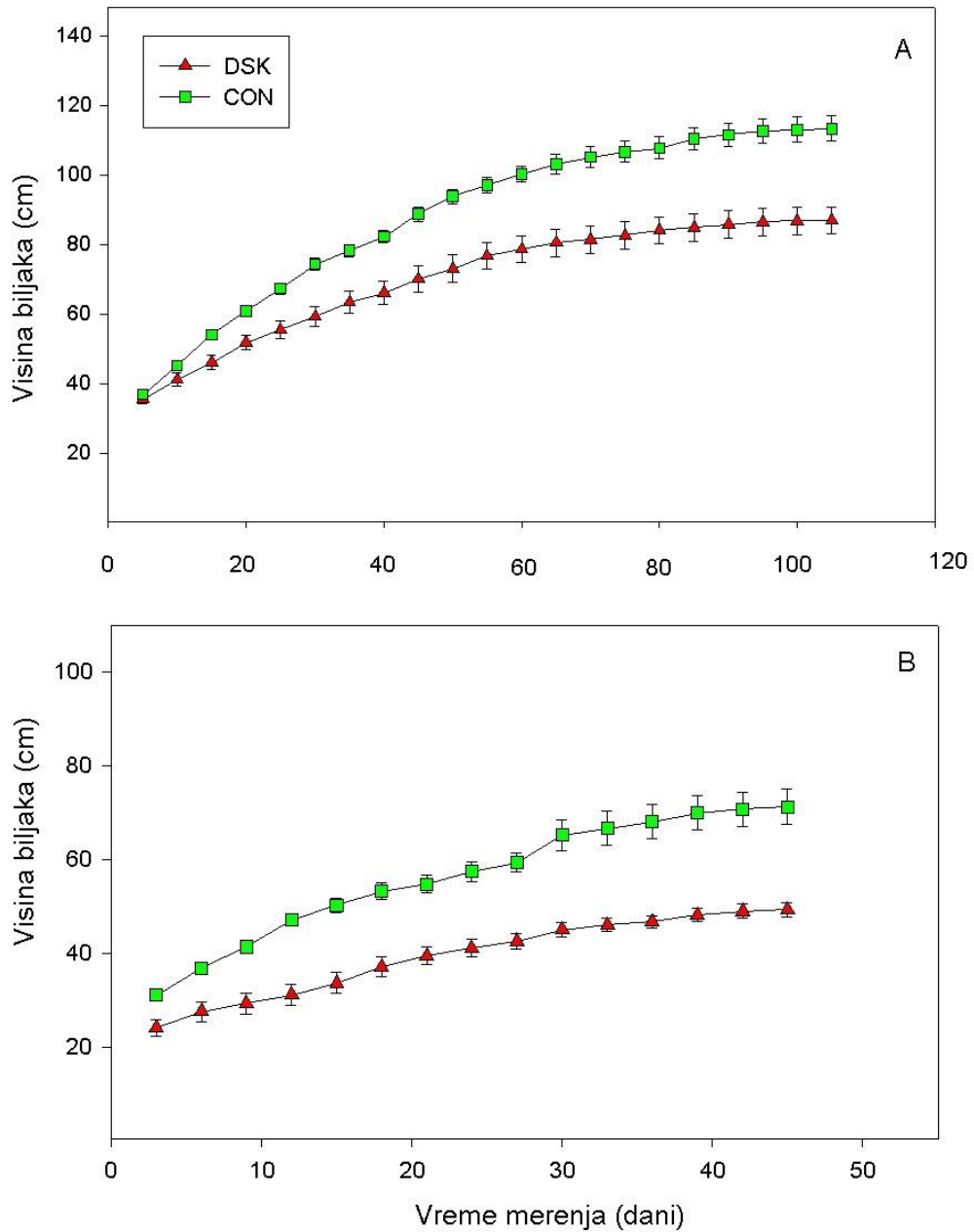
### 5.1. Parametri rasteenja

Sa merenjem parametara rasteenja kao i parametara razmene gasova započelo se neposredno posle početka primene tretmana. U toku prvog ciklusa ispitivanja (2001. godine) merenja su vršena svaki peti dan, dok su u toku 2002. godine ona obavljana svaki treći dan. Mereno je deset biljaka po tretmanu.

#### 5.1.1. Visina biljaka

Efekat delimičnog sušenja korenova (DSK) ispitivanih biljaka na visinu paradajza prikazan je na Sl.5.1. Visina biljaka merena je od prvog stalnog lista. Sa grafika je uočljivo da je delimično sušenje korenova izazvalo redukciju visine biljaka. Na kraju prvog ciklusa ispitivanja prosečna visina DSK biljaka bila je 86.95cm, a kontrolnih biljaka 113.22cm (Sl.5.1-A). I na kraju druge godine (Sl.5.1-B) prosečna visina DSK biljaka bila je manja (49.34cm) od visine kontrolnih biljaka (71.21cm). Statistička obrada podataka (t-testom) je pokazala da je ova razlika u oba ciklusa ispitivanja bila veoma značajna i to:  $P < 0.001$  (A) i  $P < 0.001$  (B).

Sl.5.1 Efekat delimičnog sušenja korenova na visinu ispitivanih biljaka paradajza (A-rezultati prve godine; B-rezultati druge godine).



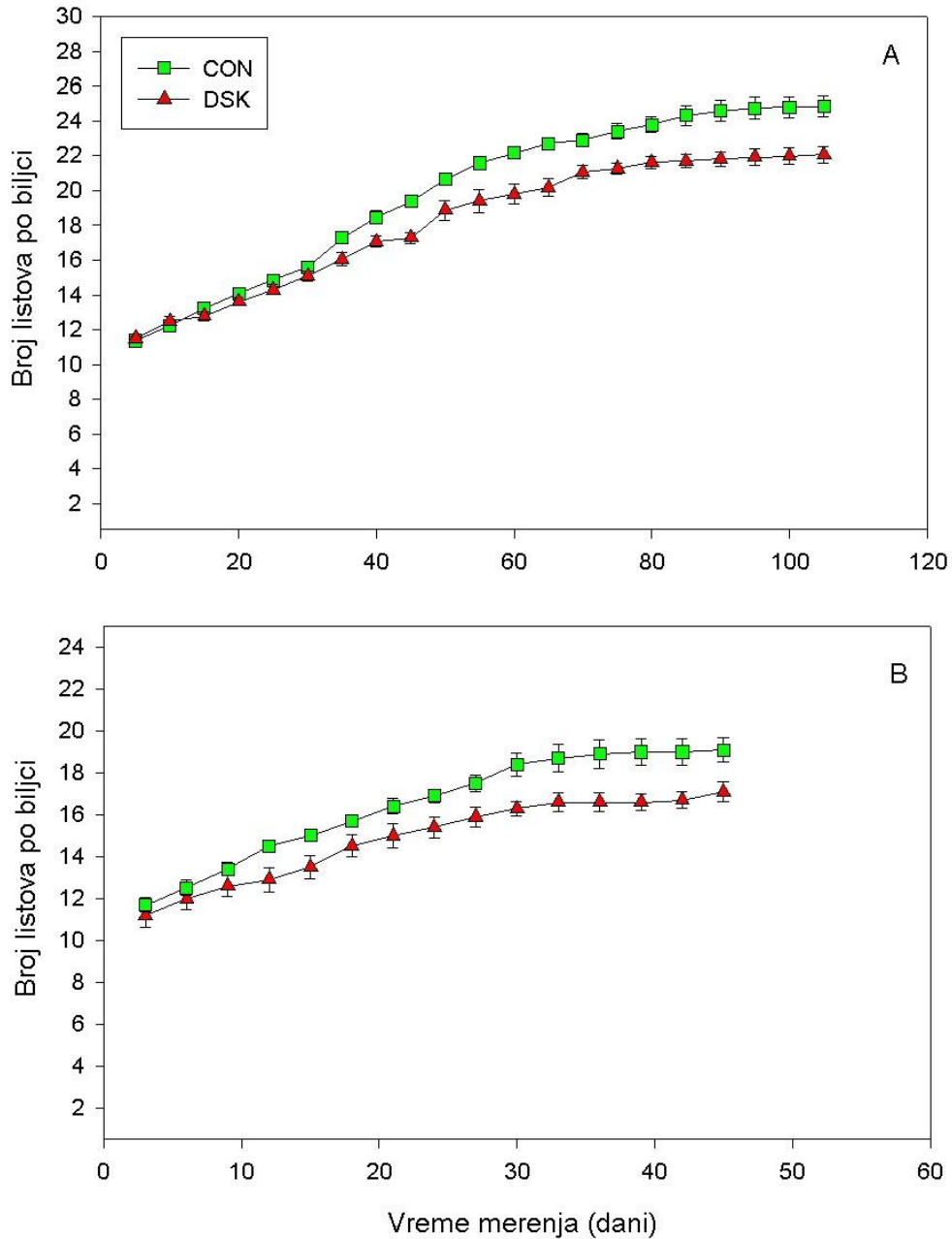


### **5.1.2. Broj i površina listova**

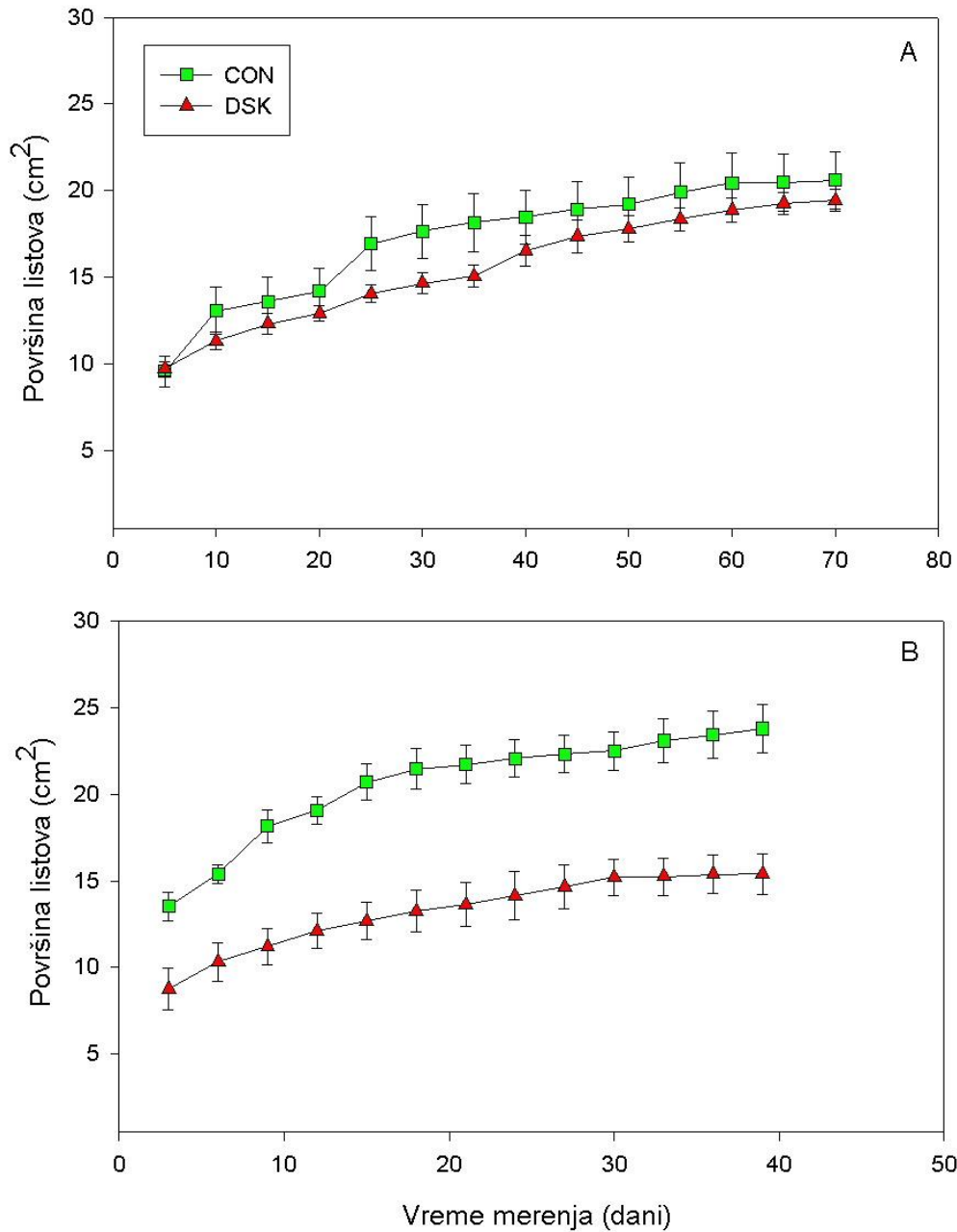
Efekat delimičnog sušenja korenova ispitivanih biljaka na broj i površinu listova paradajza prikazan je na Sl.5.2 i Sl.5.3. Sa slike 5.2 je uočljivo da je delimično sušenje korenova imalo uticaja na redukciju broja listova. Kao i kod visine biljaka, tako i kod broja i površine listova najveća razlika je bila na kraju eksperimenta. Na kraju prve godine ispitivanja DSK biljke su prosečno imale po 22.06 listova, dok su kontrolne biljke imale u proseku po 24.85 listova (Sl.5.2-A). U drugoj godini situacija je bila slična. DSK biljke su prosečno imale 17.10 listova, dok su kontrolne biljke prosečno imale po 19.10 listova (Sl.5.2-B). Statistička obrada podataka pokazuje da je kod prosečnog broja listova razlika između tretmana bila značajna u obe godine i to:  $P < 0.01$  (A) i  $P < 0.05$  (B).

Delimično sušenje korenova imalo je efekta i na redukciju lisne površine (Sl.5.3). Za merenje lisne površine uzimana je vršna liska sedmog lista. Na kraju prvog ciklusa ispitivanja kod DSK biljaka liska je bila prosečne površine  $19.41 \text{ cm}^2$ , dok je kod kontrolnih biljaka liska bila prosečne površine  $20.59 \text{ cm}^2$  (Sl.5.3-A). U ovom ispitivanom periodu razlika između tretmana nije bila statistički značajna. Na kraju drugog ciklusa ispitivanja kod DSK biljaka liska je bila prosečne površine  $15.40 \text{ cm}^2$  dok kod kontrolnih biljaka liska je bila prosečne površine  $23.79 \text{ cm}^2$  (Sl.5.3.-B). Redukcija lisne površine u ovom ciklusu bila je daleko veća nego u prvom ciklusu ispitivanja i razlike su bile na nivou značajnosti od  $P < 0.01$ .

## Sl.5.2 Efekat delimičnog sušenja korenova na broj listova kod ispitivanih biljaka paradajza (A-rezultati prve godine; B-rezultati druge godine).



## S1.5.3 Efekat delimičnog sušenja korenova na površinu listova kod ispitivanih biljaka paradajza (A-rezultati prve godine; B-rezultati druge godine).



### **5.1.3. Rastenje i razviće generativnih organa**

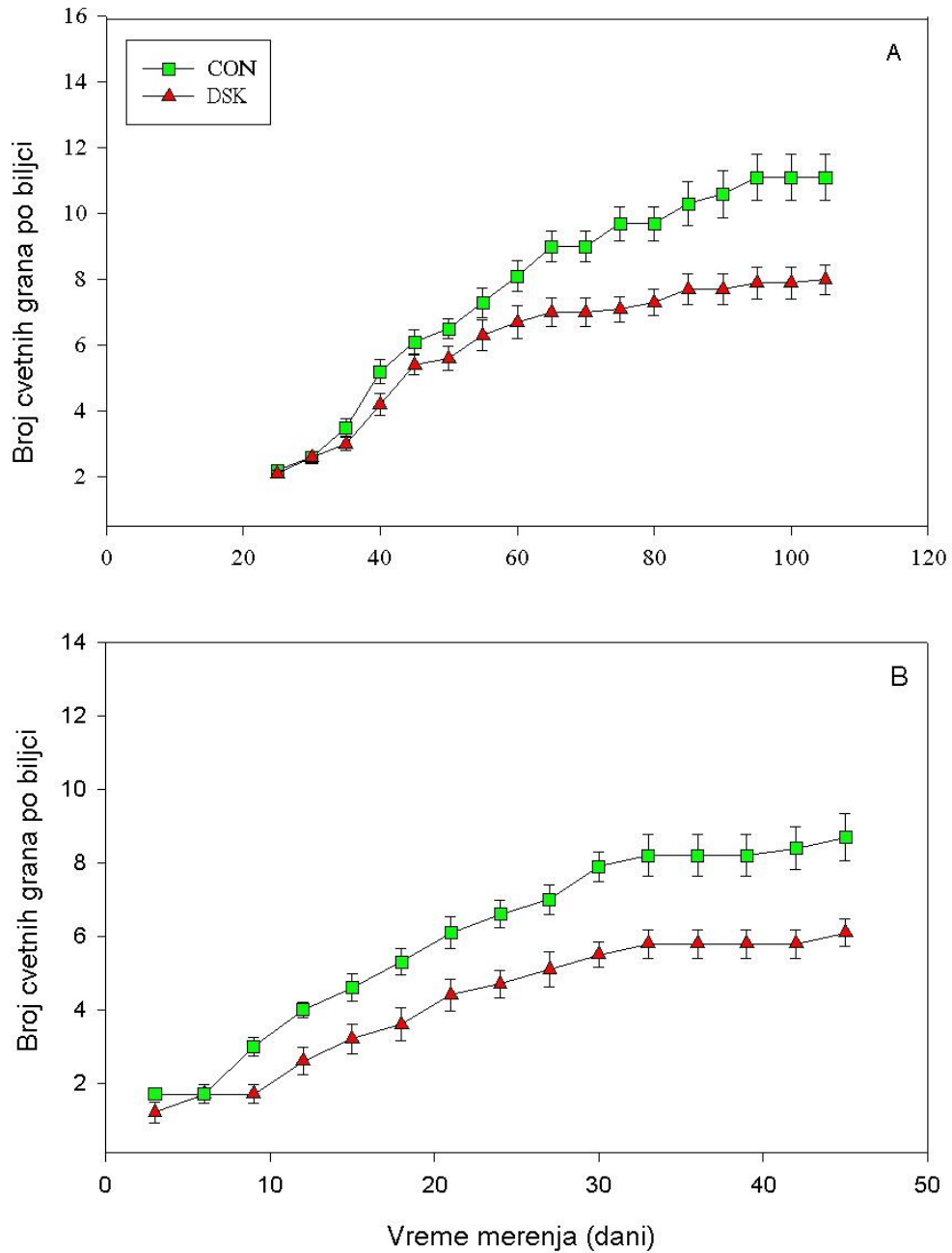
Efekat delimičnog sušenja korenova ispitivanih biljaka na broj cvetnih grana po biljci paradajza prikazan je na Sl.5.4. Sa grafika je uočljivo da je delimično sušenje korenova imalo uticaja na redukciju broja cvetnih grana. Na kraju prve godine ispitivanja DSK biljke su prosečno imale po 8.00 cvetnih grana, dok su kontrolne biljke imale u proseku po 11.10 cvetnih grana (Sl.5.4-A). Na kraju druge godine DSK biljke su prosečno imale po 6.10 cvetnih grana, dok su kontrolne biljke prosečno imale po 8.70 cvetnih grana (Sl.5.4.-B). Ovi rezultati pokazuju da je kod prosečnog broja cvetnih grana DSK i kontrolnih biljaka utvrđena statistički značajna razlika u oba eksperimentalna perioda i to od  $P < 0.01$  (A) i  $P < 0.01$  (B).

Efekat delimičnog sušenja korenova ispitivanih biljaka na broj plodova i prečnik ploda paradajza prikazan je na Sl.5.5 i Sl.5.6. Sa grafika je uočljivo da je delimično sušenje korenova imalo uticaja na povećanje broja plodova u prvom ciklusu ispitivanja (Sl.5.5-A), dok u drugom ciklusu delimično sušenje korenova nije imalo uticaja na broj plodova (Sl.5.5-B). Na kraju prve godine DSK biljke su prosečno imale po 3.90 plodova, dok su kontrolne biljke imale u proseku po 2.20 ploda (Sl.5.5-A).

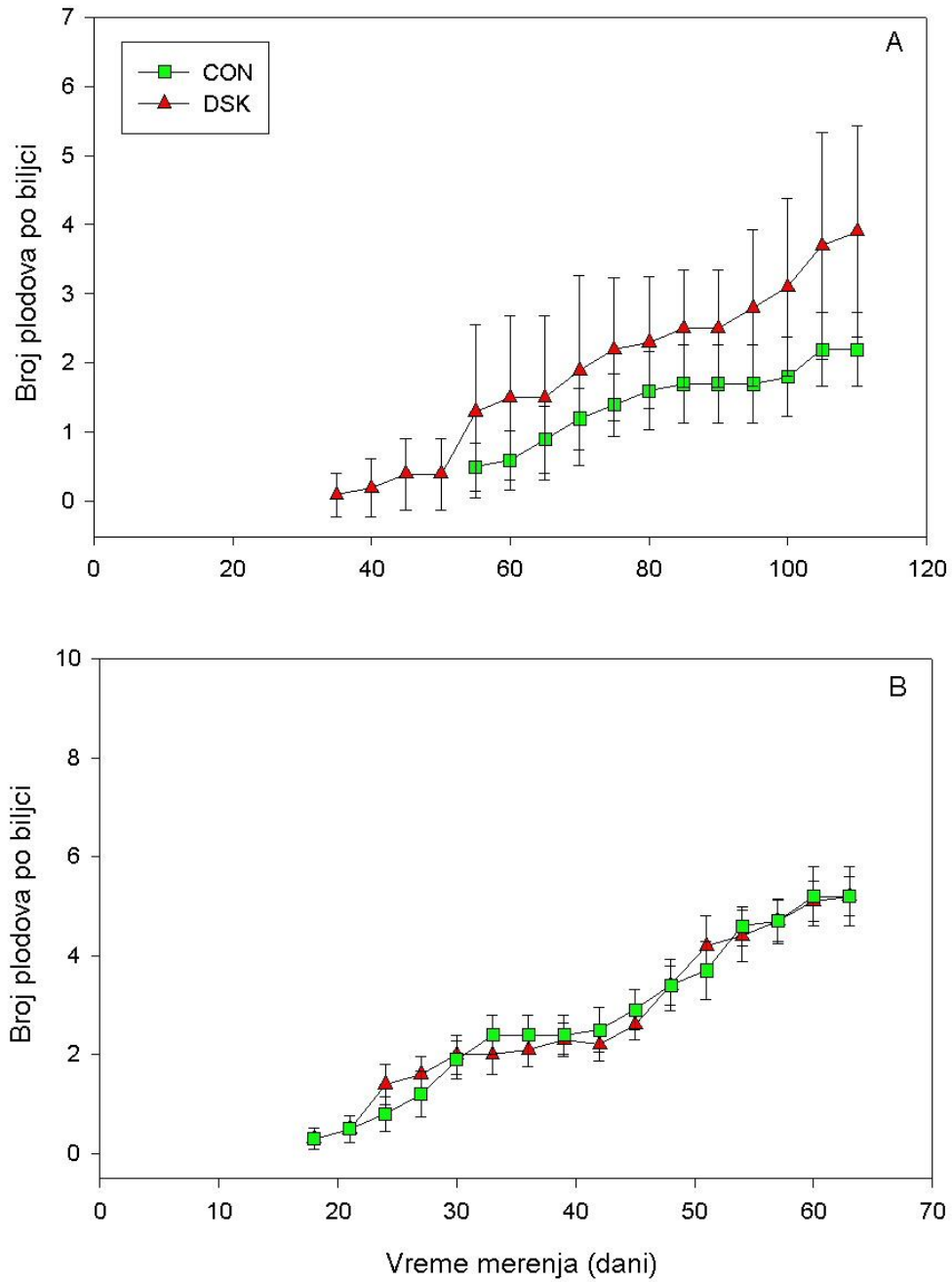
U prvoj godini ispitivanja uočena je ranija pojava plodova kod DSK biljaka, dok u drugom ciklusu takva pravilnost nije uočena jer su tokom celog eksperimentalnog perioda i DSK i kontrolne biljke imale približno isti broj plodova. Na kraju druge godine DSK i kontrolne biljke su prosečno imale po 5.20 ploda (Sl.5.5-B) tako da povećanja broja plodova u ovom eksperimentu nije bilo. Kada se upoređi broj plodova sa brojem cvetnih grana uočava se da je mnogo manja abortivnost cvetova bila kod DSK biljaka u odnosu na kontrolne biljke.

Delimično sušenje korenova imalo je uticaja na povećanje prečnika ploda u prvoj godini (Sl.5.6-A), dok u drugoj godini delimično sušenje korenova nije imalo uticaja na ovu osobinu plodova (Sl.5.6-B). Na kraju prve godine kod DSK biljaka u proseku prečnik ploda bio je 36.07 mm, dok je kod kontrolnih biljaka u proseku prečnik ploda bio 32.06mm (Sl.5.6-A). Tokom celog drugog ciklusa ispitivanja DSK i kontrolne biljke su imale približno isti prečnik ploda (42.88mm i 43.00 mm).

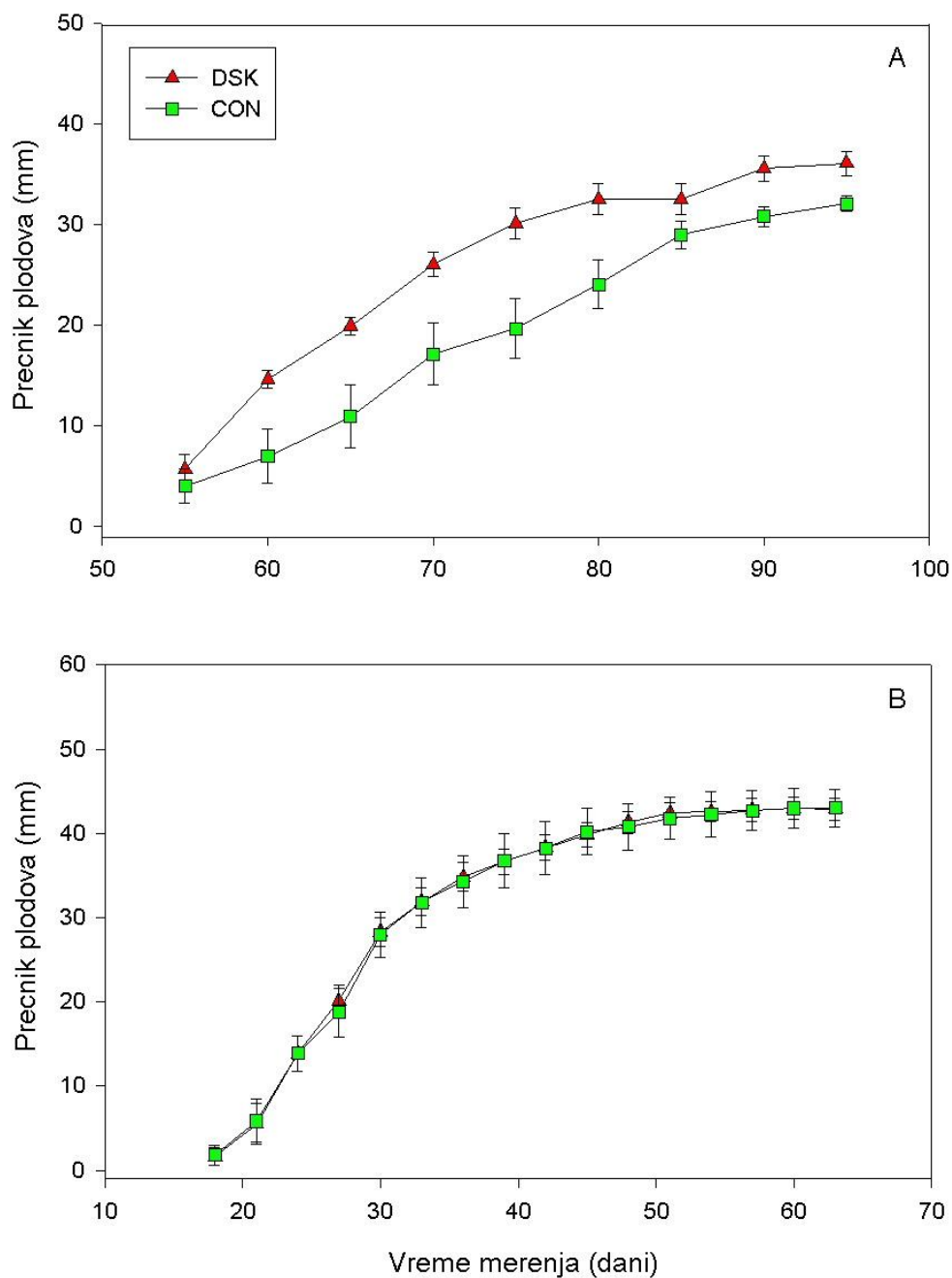
## Sl.5.4 Efekat delimičnog sušenja korenova na broj cvetnih grana po biljci kod paradajza (A-rezultati prve godine; B-rezultati druge godine).



Sl.5.5 Efekat delimičnog sušenja korenova na broj plodova po biljci kod paradajza (A-rezultati prve godine; B-rezultati druge godine).



Sl.5.6 Efekat delimičnog sušenja korenova na prečnik plodova paradajza (A-rezultati prve godine; B-rezultati druge godine).



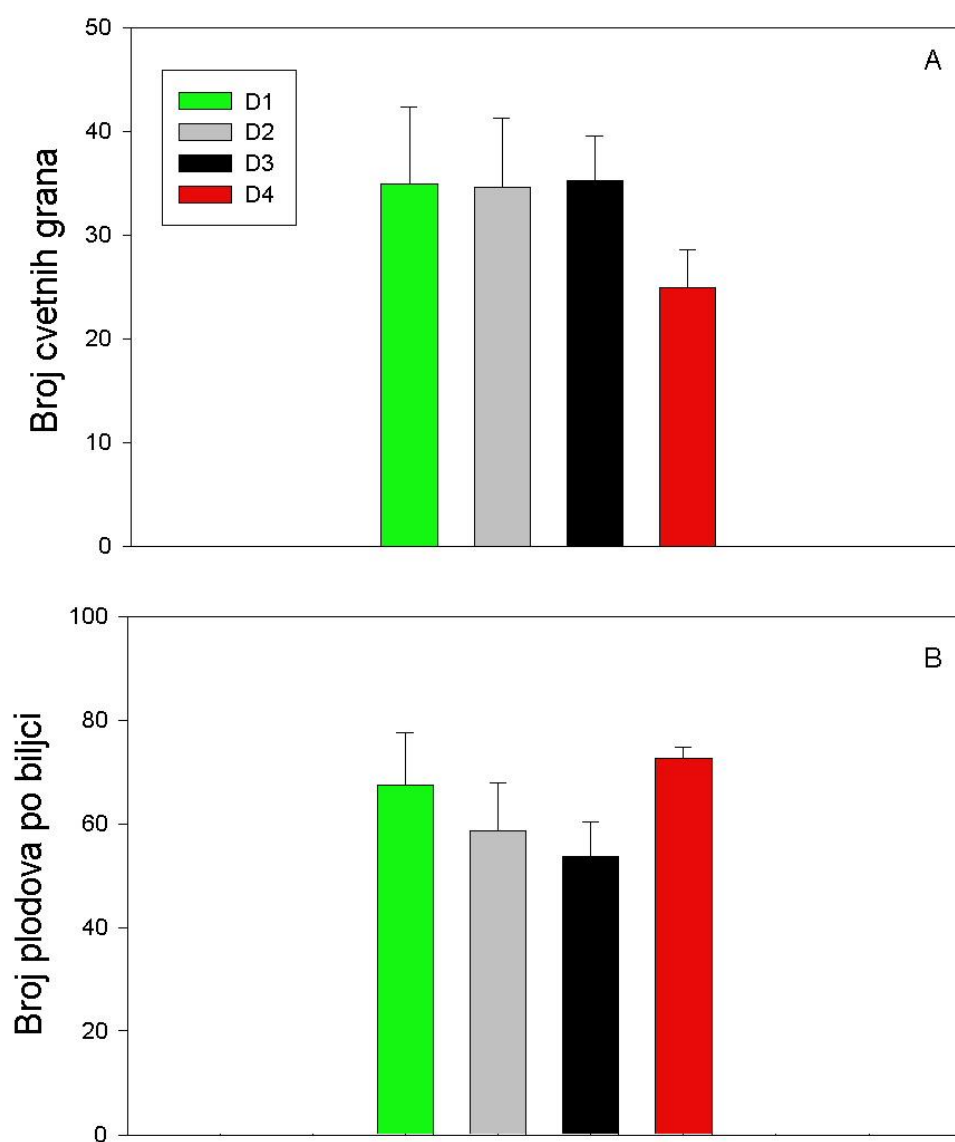
Kada se posmatra broj plodova u odnosu na broj cvetnih grana kod DSK biljaka i kontrolnih biljaka uočava se da je delimično sušenje korenova uticalo na redukciju broja cvetnih grana, a ne na povećanje broja plodova. Slični rezultati dobijeni su i u istraživanjima koja su vršena na biljkama paradajza koje su gajene u stakleniku i obuhvatila su postepeno smanjivanje količine vode na jednoj strani korena dok je druga strana optimalno zalivana. Merene su po četiri biljke po tretmanu. Cilj ovih istraživanja je bio da se vidi da li manji stepen zasušivanja od klasičnog DSK tretmana daje bolje efekte na parametre rastenja i produktivnosti paradajza. Efekat postepenog smanjivanja količine vode na jednoj strani korena ispitivanih biljaka na broj cvetnih grana i broj plodova paradajza prikazan je na Sl.5.7.

Ispitivanja postepenog smanjivanja količine vode na jednoj strani korena obuhvatila su sledeće tretmane: D1-obe strane korena zalivane su sa po 900ml (900ml+900ml); D2-jedna strana korena zalivana je sa 900ml, a druga sa 630ml (900ml+630ml); D3-obe strane korena zalivane su sa po 630ml (630ml+630ml); D4- jedna strana korena zalivana je sa 900ml, a druga sa 450ml (900ml+450ml). Tretman D1 je bio kontrolni kao i D3 tretman (ali sa manjom količinom vode). Ovi rezultati su pokazali da količina vode u D3 tretmanu (630ml+630ml) nije uticala na broj cvetnih grana, ali je zato bio redukovan broj plodova u odnosu na D1 tretman. D2 tretman takođe nije dao zadovoljavajuće rezultate jer iako su biljke imale isti broj cvetnih grana, broj plodova je bio manji u odnosu na D1 tretman.

Prosečan broj cvetnih grana kod D1 tretmana je bio 35.00, dok je kod D4 tretmana prosečan broj cvetnih grana bio 25.00 (Sl.5.7-A). Biljke na koje je primenjen D4 tretman imale su u proseku za 28.60% manje cvetnih grana u odnosu na D1, što se poklapa sa vrednostima redukcije cvetnih grana koju izaziva klasičan DSK tretman. Prosečan broj plodova kod D1 tretmana je bio 67.33 dok je kod D4 tretmana prosečan broj plodova bio 72.67 (Sl.5.7-B), odnosno veći za 7.90%. Ovi rezultati ukazuju da smanjivanje količine vode na jednoj strani korenovog sistema u ovom obimu nije bilo dovoljno da izazove reakciju izdanka. Na ostalim ispitivanim parametrima rastenja razlika između ovih tretmana se nije ispoljila.



Sl.5.7 Efekat postepenog smanjivanja vode u supstratu jedne strane korena na broj cvetnih grana po biljci (A) i broj plodova po biljci (B) kod paradajza: (D1-900+900ml); (D2-900+630); (D3-630+630) i (D4-900+450).



## 5.2. Biomasa biljaka

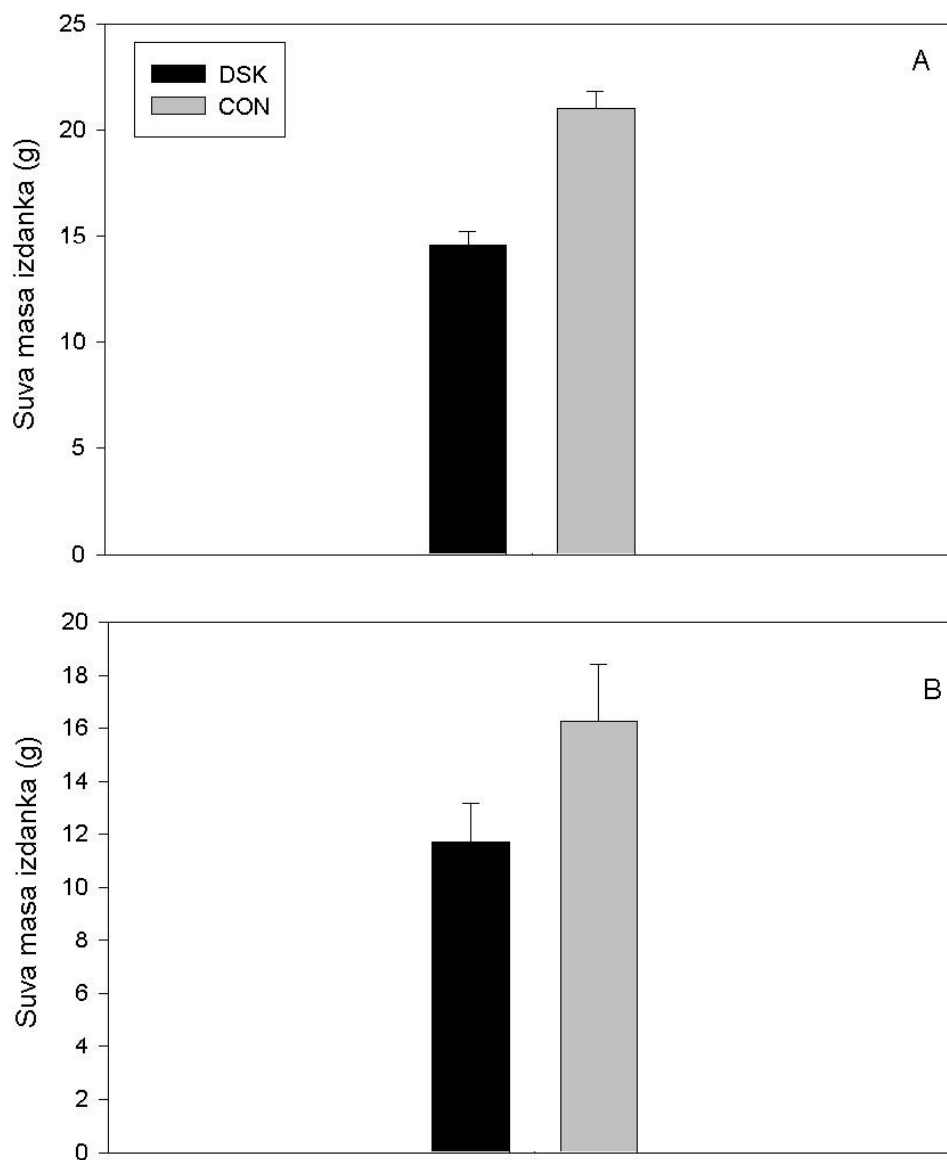
### 5.2.1. Suva masa izdanka, suva masa korena i odnos suve mase koren/izdanak

Efekat delimičnog sušenja korenova ispitivanih biljaka na suhu masu izdanka ispitivanih biljaka paradajza prikazan je na Sl.5.8. Sa grafika je uočljivo da je delimično sušenje korenova imalo uticaja na redukciju suve mase izdanka. U prvoj godini prosečna suva masa izdanka DSK biljaka bila je 14.59g, dok je prosečna suva masa izdanka kontrolnih biljaka bila 21.06g (Sl.5.8-A). U drugom ciklusu eksperimenata prosečna suva masa izdanka DSK biljaka bila je 11.72g, dok je prosečna suva masa izdanka kontrolnih biljaka bila 16.26g (Sl.5.8-B). Statistička analiza ovih podataka pokazuje razliku između tretmana na nivou značajnosti od  $P < 0.001$  (A) i  $P < 0.001$  (B). Uzimajući u obzir sve eksperimente prosečna suva masa izdanka biljaka na koje je primenjen DSK tretman bila je 13.16g, dok je prosečna suva masa izdanka kontrolnih biljaka bila 18.66g. Kod DSK biljaka u proseku suva masa izdanka bila je manja za 29.50% u odnosu na kontrolne biljke.

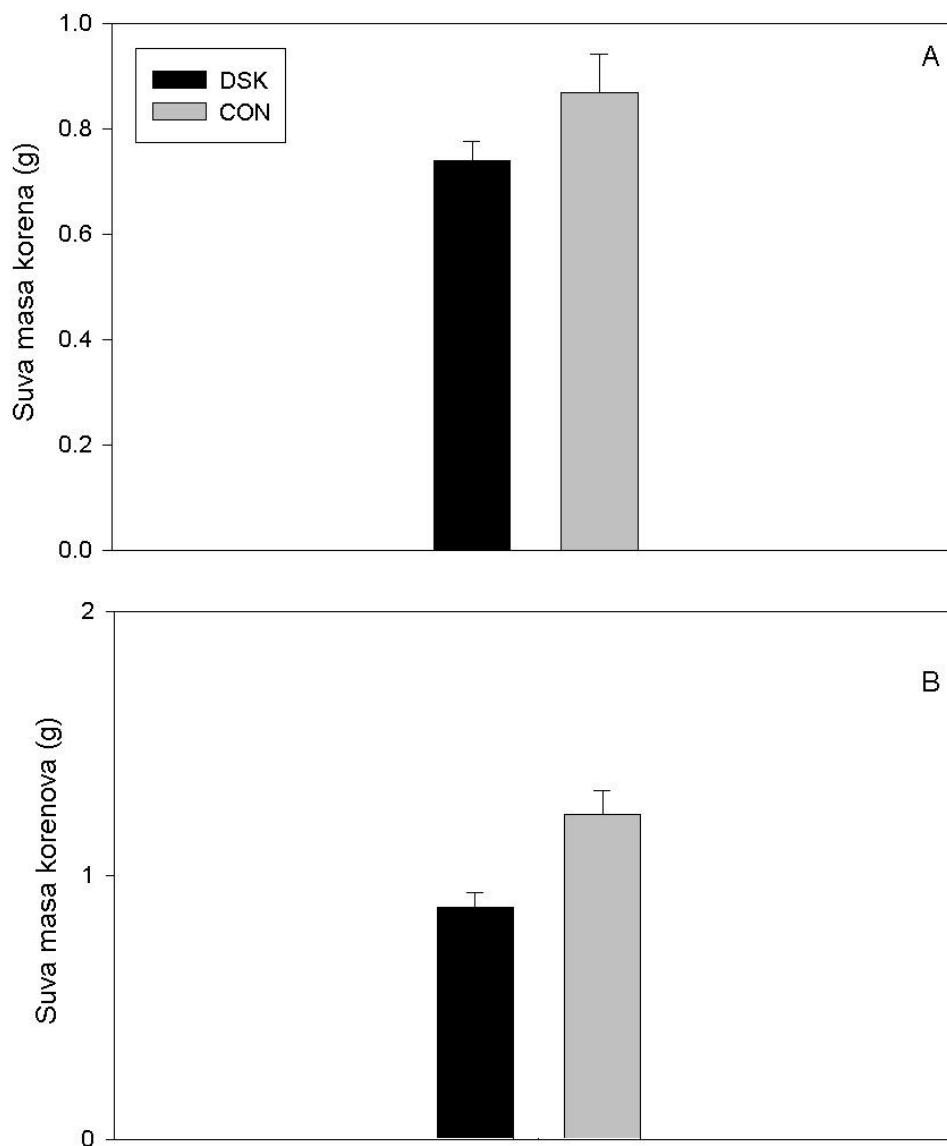
Efekat delimičnog sušenja korenova ispitivanih biljaka na suhu masu korena biljaka paradajza prikazan je na Sl.5.9. Sa grafika je uočljivo da je delimično sušenje korenova imalo uticaja na redukciju suve mase korena. U prvoj godini prosečna suva masa korena DSK biljaka bila je 0.74g, dok je prosečna suva masa korena kontrolnih biljaka bila 0.87g (Sl.5.9-A). U drugom eksperimentu prosečna suva masa korena DSK biljaka bila je 0.88g, dok je prosečna suva masa korena kontrolnih biljaka bila 1.23g (Sl.5.9-B). Ovi rezultati pokazuju da je utvrđena statistički značajna razlika i to samo u drugom eksperimentu ( $P < 0.01$ ). Uzimajući u obzir sva merenja prosečna suva masa korena biljaka na koje je primenjen DSK tretman bila je 0.81g, dok je prosečna suva masa izdanka kontrolnih biljaka bila 1.05g. Kod DSK biljaka u proseku suva masa korena bila je manja za 23% u odnosu na kontrolne biljke.

Efekat delimičnog sušenja korenova ispitivanih biljaka na odnos koren/izdanak biljaka paradajza prikazan je na Sl.5.10. Sa grafika je uočljivo da delimično sušenje korenova nije imalo uticaja na odnos korena/izdanak. U prvoj godini prosečan odnos koren/izdanak kod DSK biljaka bio je 0.050, dok je prosečan odnos koren/izdanak kod kontrolnih biljaka bio 0.045 (Sl.5.9-A). U drugom ciklusu ispitivanja prosečan odnos koren/izdanak kod DSK i kontrolnih biljaka bio je 0.08 (Sl.5.10-B). Uzimajući u obzir sva obavljena merenja prosečan odnos korena/izdanak kod biljaka na koje je primenjen DSK tretman bio je 0.070, dok je prosečan odnos koren/izdanak kod kontrolnih biljaka bio 0.065. Statistička analiza ovih podataka pokazuje da razlika između tretmana nije statistički značajna.

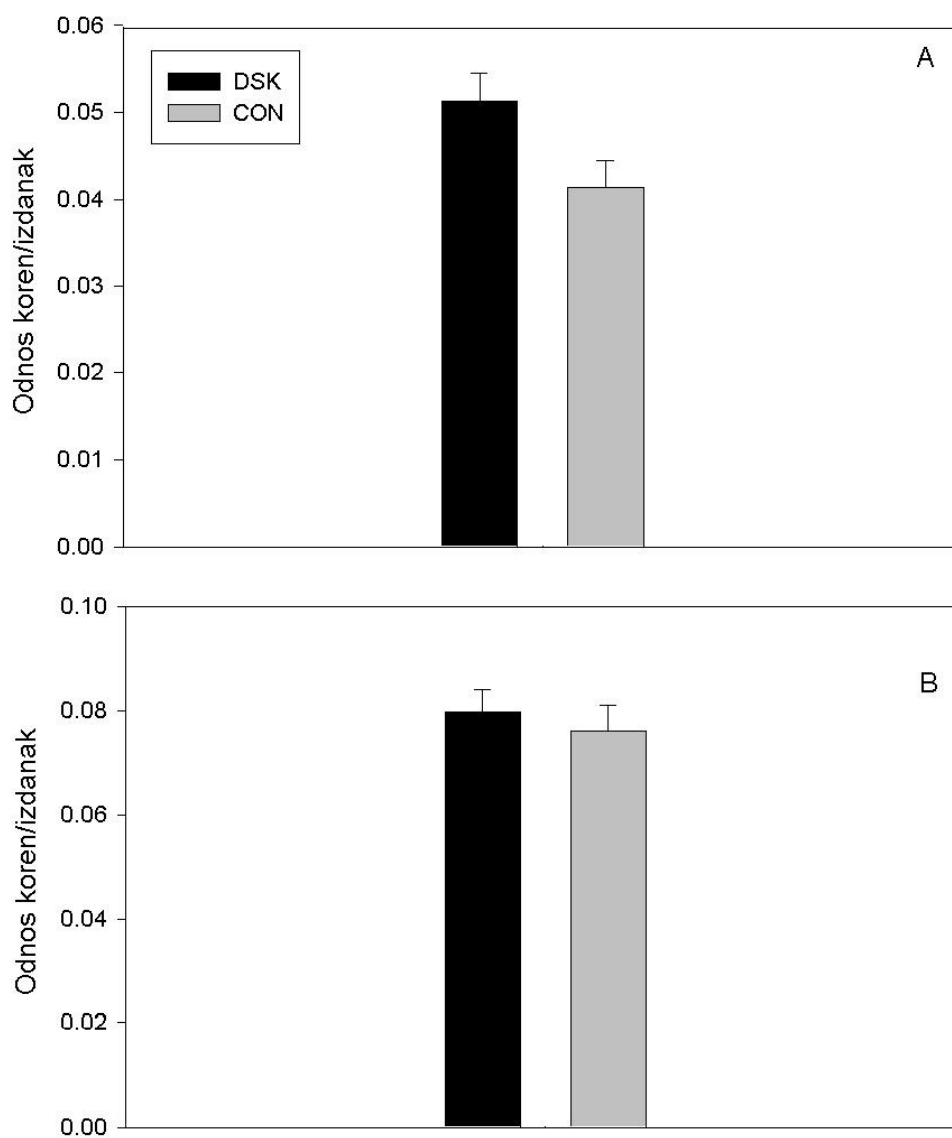
Sl.5.8 Efekat delimičnog sušenja korenova na suhu masu nadzemnog dela ispitivanih biljaka paradajza (A-rezultati prve godine; B-rezultati druge godine).



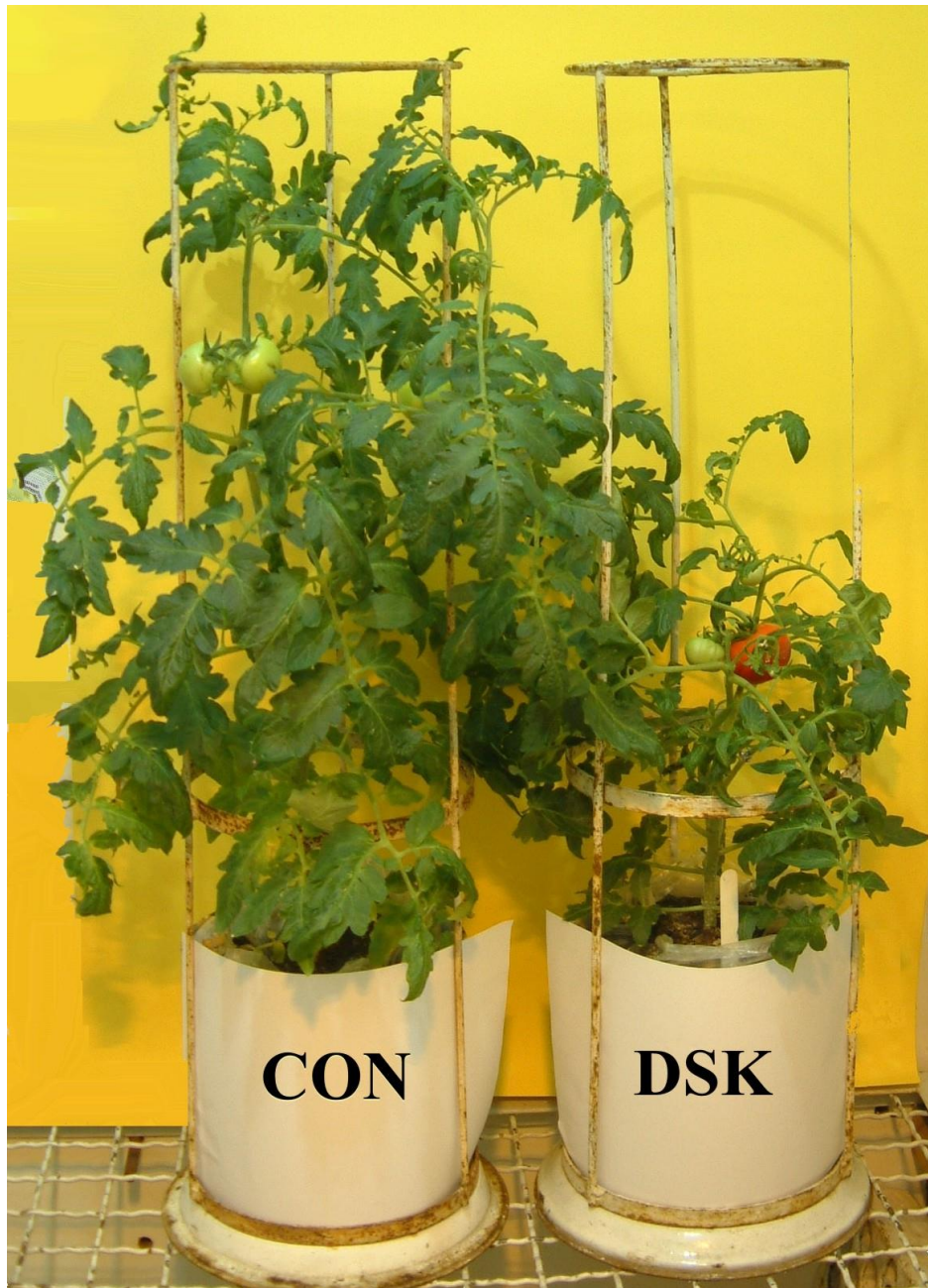
Sl.5.9 Efekat delimičnog sušenja korenova na suhu masu korena kod ispitivanih biljaka paradajza (A-rezultati prve godine; B-rezultati druge godine).



Slika 5.10 Efekat delimičnog sušenja korenova na odnos suve masu korena i izdanka kod paradajza (A-rezultati prvog eksperimenta; B-rezultati drugog eksperimenta).



Sl.5.11 Fotografija biljaka gajenih u uslovima optimalne vlažnosti (CON) i izlaganih delimičnom sušenju korenova(DSK)



Sl.5.12 Ispitivane biljke paradajza u komori za gajenje biljaka



### 5.3. Parametri razmene gasova i vodnog režima

#### 5.3.1. Asimilacija ( $A$ ), transpiracija ( $E$ ), provodljivost lista za $H_2O$ ( $g_{wa}$ ), $CO_2$ ( $g_{ca}$ ) i unutarćelijska koncentracija $CO_2$ ( $C_i$ )

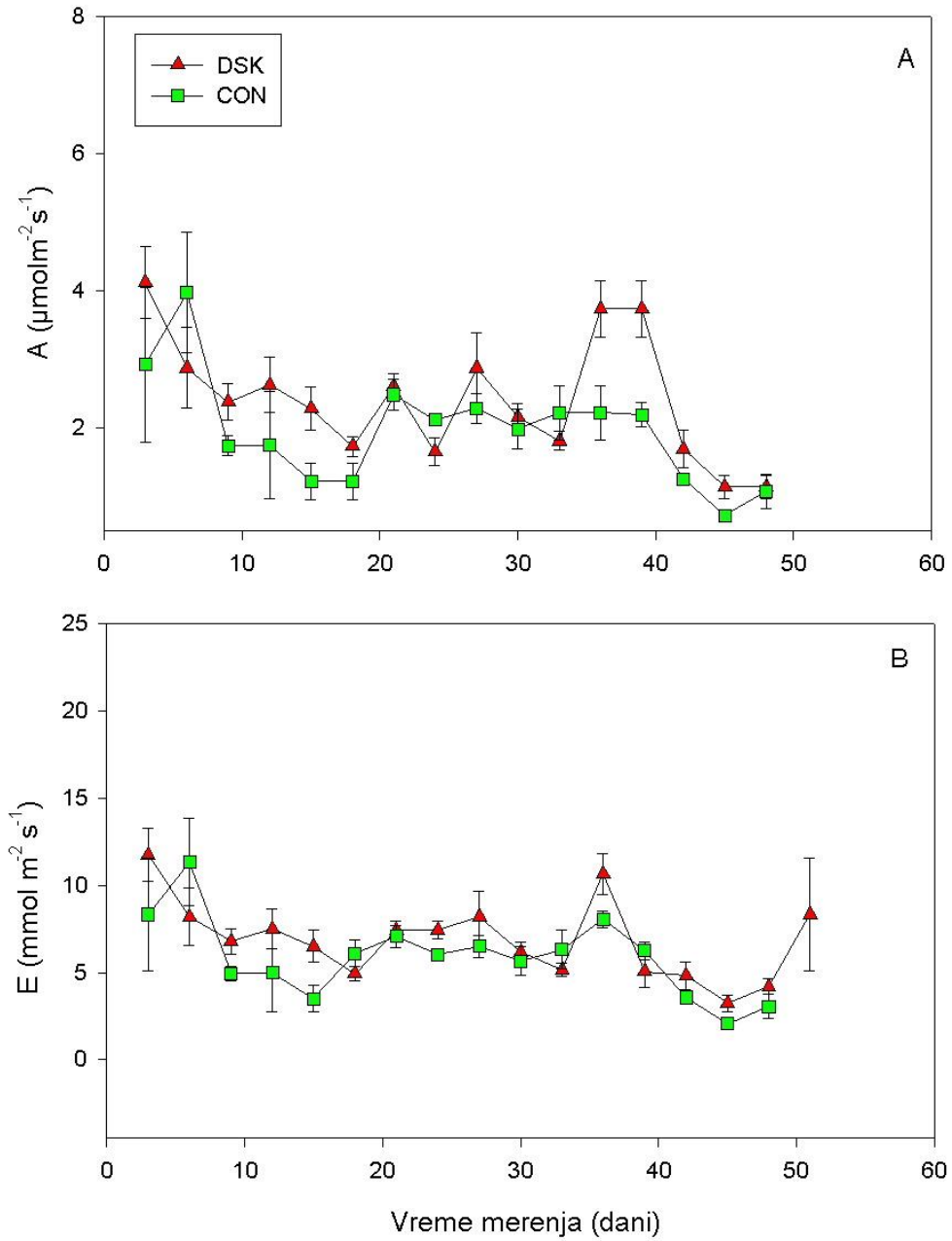
Efekat delimičnog sušenja korenova ispitivanih biljaka paradajza na asimilaciju i transpiraciju prikazan je na Sl.5.13. Sa grafika je uočljivo da delimično sušenje korenova nije imalo uticaja na asimilaciju (Sl.5.13-A) kao ni na transpiraciju (Sl.5.13-B). Efekti delimičnog sušenja korenova ispitivanih biljaka paradajza na provodljivost lista za  $H_2O$ ,  $CO_2$  i unutarćelijsku koncentraciju  $CO_2$  prikazani su na Sl.5.14. Sa grafika je uočljivo da delimično sušenje korenova nije imalo uticaja na provodljivost lista odnosno stoma za  $H_2O$  (Sl.5.14-A) kao ni na provodljivost stoma za  $CO_2$  (Sl.5.13-B) i unutarćelijsku koncentraciju  $CO_2$  (Sl.5.13-C) što ukazuje da postupak delimičnog sušenja korenova nije imao uticaja na razmenu gasova.

Sa grafika je takođe uočljivo (Sl.5.13.i Sl. 5.14) da je samo u nekim periodima ontogeneze povećana razmena gasova kod DSK biljaka. To se javilo u početku obrazovanja plodova i pred početak sazrevanja prvih plodova (15 i 36 dan merenja). Obrnuta promena (veća kod kontrolnih u odnosu na DSK biljke) je utvrđena samo za unutarćelijske koncentracije  $CO_2$  u pomenutim periodima. Može se pretpostaviti da je u tim periodima proces fotosinteze bio intenzivniji kod DSK biljaka, a što se potom odrazilo i na distribuciju  $CO_2$ .

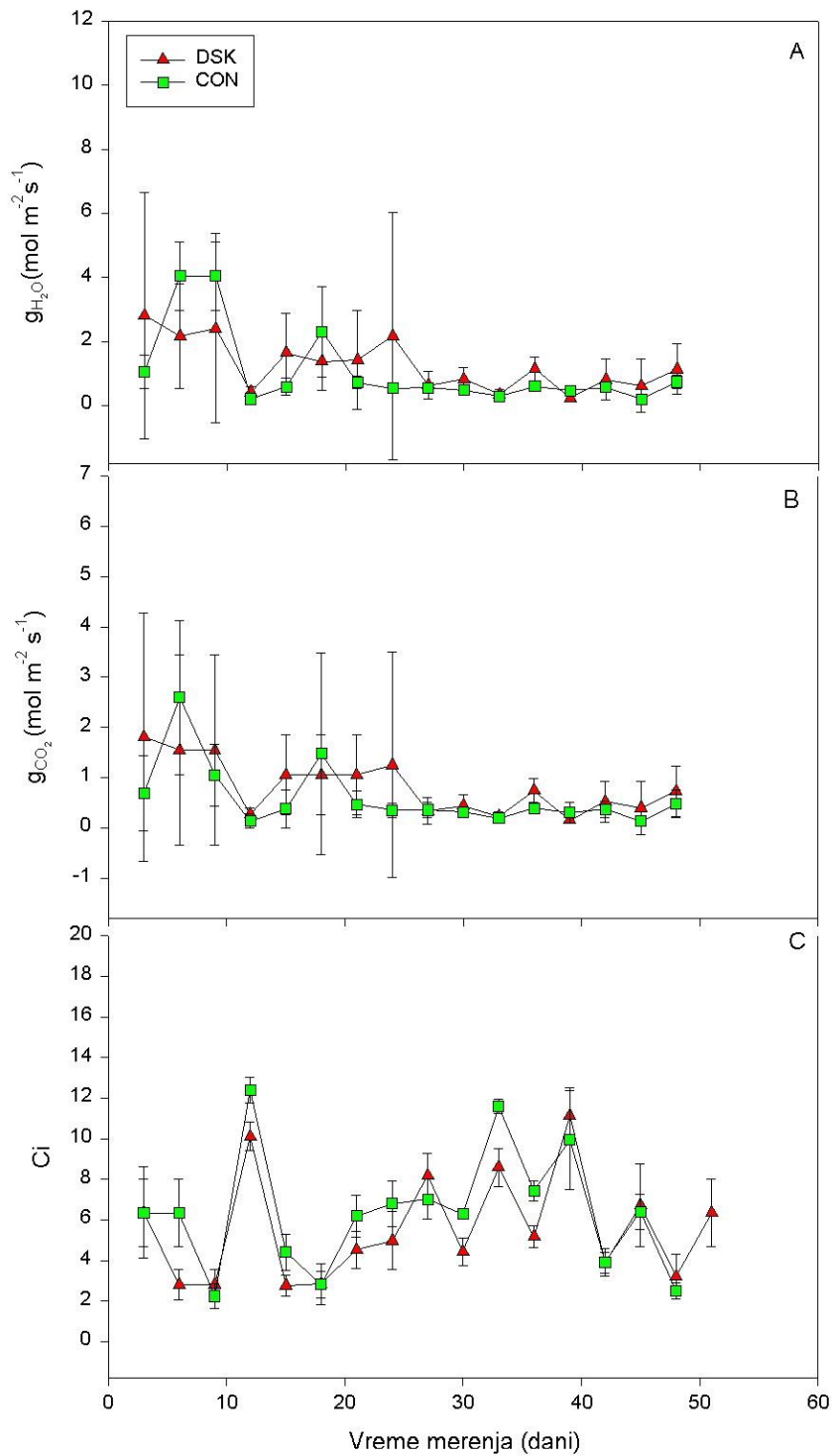
Intenzitet fotosinteze (IF) je petnaestog dana merenja bio  $2.22 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$  kod DSK biljaka, a kod kontrolnih biljaka  $1.22 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ . U istom periodu intenzitet transpiracije (IT) je iznosio  $6.51 \text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  (DSK tretman) i  $3.49 \text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  (kontrola). Trideset šestog dana od početka tretmana IF je za DSK tretman iznosio  $3.74 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , a kod kontrolnih biljaka  $2.22 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ , dok su izmerene vrednosti IT iznosile  $10.67 \text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  (DSK) i  $8.05 \text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$  (kontrola). U istom periodu promene koncentracije  $CO_2$  su se kretale u dijapazonu od 2.77 do 5.17 (DSK tretman) i od 4.41 do 7.43 (kontrola). Iako prethodni podaci ukazuju na razlike u razmeni gasova u pojedinim periodima rastenja, generalno posmatrano nije utvrđena statistički značajna razlika između DSK tretmana i kontrole.



Sl.5.13 Efekat delimičnog sušenja korenova na asimilaciju (A) i transpiraciju (B) kod ispitivanih biljaka paradajza.



Sl.5.14 Efekat delimičnog sušenja korenova na provodljivost lista za H<sub>2</sub>O (A), provodljivost za CO<sub>2</sub> (B) i unutarčelijsku koncentraciju CO<sub>2</sub> (C) kod paradajza.



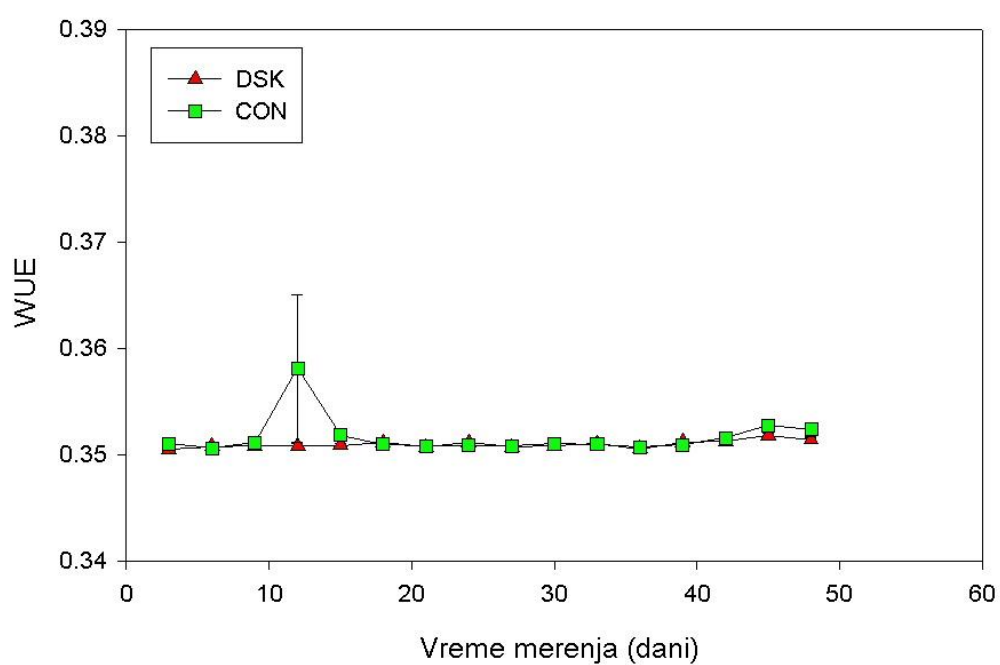
#### 5.4. Vodni režim i efikasnost korišćenja vode (WUE)

Kao pokazatelj vodnog režima biljaka korišćen je ukupan potencijal vode u listovima. Vrednosti ovog parametra se nisu razlikovale kod ispitivanih biljaka. Tokom celog eksperimentalnog perioda najveći deo rezultata je bio oko  $-0.40$  MPa. To ukazuje da je redukcija rastenja celih biljaka i listova do koje je došlo kao posledica DSK tretmana, rezultat dejstva hemijskih a ne hidrauličnih signala.

Efekat delimičnog sušenja korenova ispitivanih biljaka na efikasnost korišćenja vode u listovima ispitivanih biljaka (WUE) prikazan je na Sl.5.15. Efikasnost korišćenja vode (WUE) na nivou lista je izračunata kao odnos između fotosinteze i transpiracije. Sa grafika je uočljivo da delimično sušenje korenova nije imalo uticaja na efikasnost korišćenja vode na nivou lista što je i logično imajući u vidu da delimično sušenje korenova nije uticalo na reakcije stoma. Prosečna vrednost efikasnosti korišćenja vode tokom eksperimenta kod DSK biljaka i kod kontrolnih biljaka bila je 0.35 (Tabela 5.2).

Efikasnost korišćenja vode (WUE) na nivou celih biljaka je izračunata kao odnos suve mase plodova i količine evapotranspirisane vode. Ovi rezultati su, međutim, pokazali da je DSK postupak imao statistički veoma značajan uticaj ( $P < 0.001$ ) na povećanje efikasnosti korišćenja vode na nivou celih biljaka. Prosečna vrednost efikasnosti korišćenja vode (WUE) je za DSK tretman iznosila  $0.340 \text{ gdm}^{-3}$ , dok je kod kontrolnih biljaka bila  $0.214 \text{ gdm}^{-3}$  (Tabela 5.2). Efikasnosti korišćenja vode na nivou biljke bila je veća za 59% kod DSK biljaka u odnosu na kontrolne biljke.

## Sl.5.15 Efekat delimičnog sušenja korenova na efikasnost korišćenja vode kod ispitivanih biljaka paradajza.



Na kraju su tabelarno prikazani parametri razmene gasova, efikasnost korišćenja vode (WUE), pH apoplasta i vodni potencijal ( $\Psi_1$ ), i to prosečno za oba eksperimentalna ciklusa.

Tabela 5.2 Efekat delimičnog sušenja korenova na parametre razmene gasova, efikasnost korišćenja vode (WUE), pH apoplasta i vodni potencijal ( $\Psi_1$ ).

<b>Parametri razmene gasova</b>	<b>CON</b>	<b>s.e.</b>	<b>DSK</b>	<b>s.e.</b>	<b>Nivo značajnosti</b>
Intenzitet transpiracije ( $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	3.06	0.719	4.20	0.439	ns
Intenzitet fotosinteze ( $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	1.08	0.252	1.39	0.150	ns
WUE na nivou biljke ( $\text{gdm}^{-3}$ )	0.214	-	0.340	-	$P < 0.001$
WUE na nivou lista ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ )	0.35	$6.13 \times 10^{-4}$	0.35	$1.52 \times 10^{-5}$	ns
pH apoplasta	6.18	0.12	6.11	0.07	ns
Vodni potencijal (-MPa)	0.38	0.026	0.40	0.027	ns

Dobijeni rezultati nisu potvrdili postojanje razlike u pH apoplasta između DSK i kontrolnih biljaka. Tokom celog eksperimentalnog perioda pH apoplasta je bio približno 6.1.

## 6. DISKUSIJA

U ovom radu su kod biljaka sa delimično sušenim korenovima (DSK biljke) praćeni procesi rastenja i razmene gasova. Hipoteze od kojih se pošlo jesu da će se između DSK biljaka i kontrolnih biljaka (obe polovine korenova su optimalno zalivane) pojaviti razlike i između parametara rastenja i razmene gasova. Biljke izložene delimičnom sušenju korenova bi trebalo da su nižeg rasta i manje lisne površine. To bi opravdalo hipotezu o sintezi i akumulaciji ABA kao “hemijskog signala” suše koja se ksilemom transportuje u vegetativne organe i potom redukuje njihovo rasteenje.

Takođe kod DSK biljaka prinos bi trebao da se zadrži na istom nivou ili da bude čak i veći, što bi bilo u skladu sa hipotezom da se ABA ne transportuje u plodove zbog njihove hidraulične izolovanosti i da se zbog redukcije lisne površine veći deo asimilata transportovao u plodove. Ispitivanja fotosinteze bi mogla da ukažu da li je veći prinos i kvalitet DSK plodova rezultat efekta na transport asimilata ili sam proces fotosinteze.

Naši rezultati su pokazali da je delimično sušenje korenova značajno uticalo na rasteenjima cele biljke, i da je visina biljaka na kraju eksperimenata u obe godine prosečno za oba merenja bila za 29.6% niža u odnosu na normalno zalivane biljke (Sl.5.1). Redukcija rasta biljaka je rezultat i pada broja listova (za *ca.* 10.5%-Sl.5.2) i lisne površine (za *ca.* 21.5%-Sl.5.3). *Davies i sar.* (2000) u dosadašnjim istraživanjima efekata delimičnog sušenja korenova na rasteenje paradajza su takođe utvrdili redukciju rastenja izdanka, visine biljaka za 25%, a lisne površine za 11%.

Rezultati merenja obrazovane biomase su takođe potvrdili značajan efekat primenjenog DSK tretmana na rast korena i izdanka. Redukcija suve mase izdanka prosečno za oba eksperimentalna ciklusa bila je 30% (Sl.5.8), a suve mase korena 23% (Sl.5.9). *Davies i sar.* (2000) su u svojim ispitivanjima efekta DSK na akumulaciju suve mase utvrdili veći stepen redukcije biomase izdanka (čak za 40%). Pošto je u ovim ispitivanjima korišćena druga sorta paradajza (sorta *Alisa Craig* proizvedena u UK) može se pretpostaviti da postoje i genotipske razlike u odgovoru biljaka paradajza na DSK tretman.

Delimično sušenje korenova nije imalo efekta na odnos koren/izdanak. Naši rezultati su pokazali da je odnos koren/izdanak prosečno za obe godine ispitivanja kod tretmana bio 0.070, a kod kontrole 0.065 (Sl.5.10) i da ta razlika nije bila statistički značajna. Na osnovu toga se može zaključiti da delimično sušenje korenova, za razliku od klasične suše (*Saab i sar.*, 1990), nije izazvalo povećano rasteenje korena.

*Davies i sar.* (1987) su pokazali da za redukciju rasta izdanka mogu da budu odgovorni kako hidraulični, tako i hemijski signali. *Jones* (1990) je prvi istakao da, ukoliko bi efekat redukcije rastenja izdanka bio rezultat hidrauličnih efekata (opadanje turgora u ćelijama), to bi moralo da izazove redukciju ukupnog potencijala vode ( $\Psi_1$ ). Naši rezultati u obe godine istraživanja su, međutim, pokazali da se izmerene vrednosti  $\Psi_1$  kod DSK biljaka nisu znatno razlikovale od vrednosti  $\Psi_1$  biljaka koje su optimalno zalivane.

Tokom celog eksperimentalnog perioda vodni potencijal biljaka je bio oko -0.4 MPa (Tabela 5.2). Ovi rezultati su u skladu sa drugim rezultatima kod biljaka gajenih DSK postupkom (*Davies i sar.*, 2000; *Dry i sar.*, 2000).

Naši rezultati isključuju hidraulične signale i podržavaju hipotezu da su hemijski signali, poreklom od korena (verovatno ABA), bili odgovorni za redukciju rasta kod ispitivanih DSK biljaka. *Davies i Zhang* (1991) su prvi pokazali da dehidrirani korenovi u suvom zemljištu sintetišu ABA u količinama mnogo većim od turgidnih korenova i da je kao rezultat te sinteze porasla koncentracija ABA u ksilemskom soku, koja se potom transportovala prema izdancima gde je delovala kao signal za zatvaranje stoma i redukciju raste listova. Takva reakcija stominih ćelija je od posebnog značaja jer omogućava biljci da pri izlaganju stresu suše iskoristi efikasnije vodu za procese raste i da minimizuje oštećenja nastala tokom dehidracije (*Jones*, 1980; *Zhang i Davies*, 1989).

Sušenje, odnosno zalivanje polovine korenovog sistema, je esencijalno za sintezu i kontinualni transport signala od korena ka izdanku. To je neophodno da bi se efekat delimičnog sušenja mogao održati jer ABA ima karakteristiku prolazne akumulacije u korenovima u uslovima suše (*Dry i sar.*, 1996; *Loveys i sar.*, 2000). Učestalost prekidanja zalivanja zavisi od tipa zemljišta i ostalih faktora kao što su količina padavina i temperatura. Naša istraživanja su potvrdila rezultate drugih autora (*Davies i sar.*, 2000; *Stoll i sar.*, 2000) da je jedan optimalan DSK ciklus traje 10 do 15 dana.

Ispitivanja *Stoll i sar.* (2000) sa raznim genotipovima vinove loze gajenim u DSK postupku su pokazala da je redukciju raste, pored povećane sinteze i akumulacije ABA, pratila i smanjena sinteza hormona citokinina u korenovima, kao i da su se između genotipova ispoljile i razlike u produkciji etilena. *Hussain i sar.* (1999a) su pokazali da je smanjena površina listova kod biljaka paradajza izloženih mehaničkom stresu povezana sa porastom etilena. Visoka koncentracija etilena takođe inhibira razvoj ksilema (*Zabel i Roberts*, 1978), tako što inhibira polarni transport auksina (*Beyer i Morgan*, 1971) koji je neophodan za samu ksilemsku diferencijaciju (*Sugiyama i Komamine*, 1990). Ovakvi rezultati ukazuju da se DSK tehnikom gajenja biljaka menja balans skoro svih hormona (citokinina, auksina, etilena), a ne samo abscisinske kiseline.

Naša istraživanja nisu obuhvatila merenja hormonalnog statusa ispitivanih biljaka i, posebno, abscisinske kiseline tako da se uloga ABA (kao i drugih hormona) u reakciji ispitivanih biljaka može samo pretpostaviti. Na osnovu dostupnih literaturnih podataka o akumulaciji i transportu hemijskih signala (*Dodd i sar.*, 1997) može se pretpostaviti da je do redukcije raste biljaka izloženih DSK tretmanu došlo kao rezultat povećane akumulacije ABA u korenu (uz smanjenu sintezu CK), transporta ABA ksilemom do izdanka gde je potom došlo do redukcije raste. Može se takođe pretpostaviti da je i došlo do akumulacije etilena u listovima i plodovima DSK biljaka, a da su pri tome sinteza i transport auksina bili smanjeni.

Delimično sušenje korenova je značajno uticalo na redukciju broja cvetnih grana. Redukcija broja cvetnih grana prosečno za oba eksperimenta bila je 28.8% (Sl.5.5). *Davies i sar.* (2000) takođe su u svojim eksperimentima imali manji broj cvetova a veći broj plodova kod DSK biljaka u odnosu na kontrolne

biljke. S obzirom na manji broj cvetnih grana, a veći broj plodova kod DSK ispitivanih biljaka paradajza, može se zaključiti da je kod ovih biljaka bila daleko manja abortivnost cvetova u odnosu na kontrolne biljake koje su imale veći broj cvetnih grana a manji broj plodova. Veoma značajno za razumevanje dejstva delimičnog sušenja korenova bilo bi da se utvrdi uzrok veće abortivnosti cvetova kod kontrolnih biljaka. Preliminarna istraživanja koja su obuhvatila postepeno smanjivanje količine vode na jednoj strani korena pri zalivanju paradajza pokazala su da je kod biljaka kod kojih su obe strane zalivane najvećom količinom vode, 900ml+900ml, broj cvetnih grana bio veći za 28.5%, u odnosu na biljke koje su zalivane sa 900ml+450ml (Sl.5.7-A). Broj plodova bio je nešto veći kod tretmana (900ml+450ml) i to za 7.9%, ali ta razlika nije bila statistički značajna (Sl.5.7-B). Cilj ovih istraživanja je bio da se vidi da li manji stepen zasušivanja od klasičnog DSK tretmana daje bolje efekte na rastenje biljaka i plodova. Zaključak je da su ovi tretmani uticali na broj plodova, ali da je taj efekat bio manji u odnosu na klasičan DSK tretman.

Naši rezultati pokazuju da je delimično sušenje korenova, uzimajući u obzir obe godine istraživanja, izazvalo značajno povećanje broja plodova (za oko 23%-Sl.5.5), ali da pri tome nije uticalo na prečnik ploda. Dosadašnja istraživanja efekata DSK tretmana ukazuju da se usled redukcije lisne površine veći deo asimilata transportovao u plodove (*Dry i sar.*, 2000). Prema *Davies-u i sar.* (2000) hidraulična izolovanost plodova jedan je od razloga zbog čega delimično sušenje korenova ne izaziva redukciju broja plodova. Ova hipoteza je bazirana na proučavanju transporta vode i asimilata koja se u toku sazrevanja plodova obavlja većim delom kroz floem. *Ho i sar.* (1987) su utvrdili da se u kasnijim fazama rasteња plodova paradajza zbog smanjenja površine ksilema čak 90% vode transportuje kroz floem. Zbog toga su plodovi hidraulično izolovani od izdanka i ABA, koja se transportuje ksilemom, ne može da se transportuje u plodove.

Može se takođe pretpostaviti da je povećanje efikasnosti korišćenja vode kod proizvodnje biomase ploda (Tabela 5.2), nastalo kao rezultat povećanja transporta asimilata ka plodu DSK biljaka. Ovu hipotezu, međutim, tek treba istražiti. Delimično sušenje korenova nije imao efekta na efikasnost korišćenja vode na nivou lista što je i logično imajući u vidu da su naša istraživanja pokazala da na provodljivost stoma nije uticao DSK tretman (Sl.5.15). U našim istraživanjima, promene u razmeni gasova su bile manje nego očekivane. Ovi rezultati se razlikuju od većine objavljenih radova kod kojih je pod dejstvom hemijskih signala došlo do zatvaranja stoma (*Davies i sar.*, 2000; *Holbrock i sar.*, 2002). Ipak, *Saab i Scharp* (1989) takođe nisu zabeležili promene u provodljivosti stoma kod biljaka kukuruza izloženih suši iako je istovremeno došlo do redukcije rasteња.

Jedno od objašnjenja takve reakcije može biti da osetljivost stoma na hemijske signale kao što je ABA zavisi od pH ksilema. *Hartung i sar.* (1988) su pokazali da pri izlaganju biljaka suši u ksilemu i apoplastu dolazi do alkalizacije pH. Kako se ABA akumulira u kompartmentima sa višom pH, ovo povećanje pH bi moglo biti mehanizam kojim dolazi do akumulacije ABA u okolini stominih ćelija što zatim dovodi do njihovog zatvaranja (*Thompson i sar.*, 1997; *Wilkinson i Davies*, 1997). *Dodd i Davies* (1994) su sugerisali da promena pH ksilema dovodi i do povećane akumulacije ABA u apoplastu koji okružuje ćelije elongacione zone lista u koncentraciji koja je dovoljna za inhibiciju



rastinja. *Wilkinson i Davies* (2002) su utvdili da porast pH ksilema povećava osetljivost stoma na ABA. Naši rezultati nisu potvrdili nikakvu znatnu razliku u pH apoplasta a koja bi mogla da izazove promene u provodljivosti stoma. U toku ispitivanja nije utvrđen uticaj tretmana na pH ksilema koji je bio oko 6.1 (Tabela 5.2).

*Croker i sar.* (1998) su pokazali značajne genotipske razlike u osetljivosti stoma na nehidraulične (hemijske) signale kod više različitih vrsta. Shodno tome, drugo alternativno objašnjenje za utvrđenu razmenu gasova je da su stome genotipa paradajza koga smo mi koristili manje osetljive na hemijske signale koji potiču od korena u odnosu na genotip paradajza koga su koristili *Davies i sar.* (2000). Buduća istraživanja trebalo bi da ukažu da li su ovi rezultati od značaja za odabir genotipova na koje bi se primenjivao DSK tretman.

Naši rezultati su pokazali da je došlo do porasta efikasnosti korišćenja vode (WUE) biljaka izloženih delimičnom sušenju korenova. To podrazumeva da su DSK biljke proizvele više biomase ploda po  $\text{dm}^{-3}$  vode u odnosu na kontrolne biljke. Kontrolne biljke su proizvele  $0.214 \text{ gdm}^{-3}$ , a DSK biljke  $0.340 \text{ gdm}^{-3}$  (Tabela 5.2). To povećanje efikasnosti korišćenja vode (WUE) u našim eksperimentima bilo je 58.8%. Ti rezultati ukazuju da je primenom DSK tehnike moguća redukcija količine vode za zalivanje biljaka, a da se pri tome ne redukuje prinos paradajza. Povećanje efikasnosti korišćenja vode kod DSK biljaka dobili su i *Davies i sar.* (2000). U njihovim eksperimentima efikasnost korišćenja vode je povećana za 48% kod DSK biljaka.

Dobijeni rezultati su pokazali da DSK tretman nije uticao na sam proces fotosinteze, već se može pretpostaviti da se efekat ovog tretmana ispoljio na transport asimilata i da je to indirektno uticalo na povećanje WUE. Kako nutritivna vrednost paradajza zavisi od transporta i akumulacije asimilata i vode (prvenstveno šećera, kalcijumskih jona itd.), veoma značajno je da se u budućnosti ispituju mehanizmi transporta asimilata, kao i uticaj koji oni mogu da imaju na prirodu signala korena i njihovo dejstvo na biljke.

## 7. ZAKLJUČCI

Na osnovu ostvarenih rezultata mogu se izvući sledeći zaključci:

- Ispitivanja efekata delimičnog sušenja korenova na rastenje biljaka paradajza pokazala su da je ovaj postupak gajenja biljaka značajno redukovao rast vegetativnih delova (visinu biljaka, broj i površinu listova).
- Do redukcije rastenja izdanka je došlo u odsustvu bilo kakve promene u vodnom statusu izdanka. Vodni potencijal nije se razlikovao između kontrole i tretmana tokom celog eksperimentalnog ciklusa i bio je  $-0.4\text{MPa}$ . To jasno ukazuje da je efekat redukcije rastenja bio rezultat dejstva hemijskih signala (verovatno sinteze abscisinske kiseline), a ne hidrauličnih signala.
- Na osnovu naših rezultata možemo zaključiti da je delimično sušenje korenova paradajza imalo efekta na redukciju suve mase izdanka, kao i suve mase korena, ali ne i na odnos koren/izdanak. Na osnovu toga se može zaključiti da delimično sušenje korenova, za razliku od klasične suše, nije izazvalo povećano rastenje korena.
- Delimično sušenje korenova je značajno redukovalo broj cvetnih grana, dok se broj plodova povećao. Na osnovu toga možemo zaključiti da je daleko veća abortivnost cvetova bila kod kontrolnih biljaka. Efekat DSK tretmana nije uticao na prečnik plodova. To sve ukazuje da je DSK efekat na rastenje vegetativnih organa bio mnogo više izražen u odnosu na rastenje generativnih organa (cvetova i plodova).
- Izmerene vrednosti pH apoplasta se nisu statistički značajno razlikovale kod tretmana i kontrole i tokom celog eksperimenta njihove vrednosti su bile oko 6.1.
- Delimično sušenje korenova nije imalo efekta na razmenu gasova (fotosintezu i transpiraciju) kod paradajza. Može se zaključiti da su u osnovi toga moguća dva objašnjenja i to kao prvo da zbog toga što DSK tretman nije promenio pH apoplasta nije došlo do promena u razmeni  $\text{H}_2\text{O}$  i  $\text{CO}_2$ . Drugo alternativno objašnjenje je vezano za genotipske karakteritike linije L-4 i moguću neosetljivost stominih ćelija ovog genotipa paradajza na hemijske signale izazvane DSK tretmanom.
- Delimično sušenje korenova nije imalo efekta na efikasnost korišćenja vode na nivou lista, što je i logično imajući u vidu da DSK tretman nije uticao na razmenu  $\text{H}_2\text{O}$  i  $\text{CO}_2$  na nivou listova.
- Merenja parametara procesa fotosinteze (intenziteta asimilacije i koncentracije  $\text{CO}_2$ ) ukazuju da veći prinos i kvalitet plodova nisu bili rezultat promena u ovom procesu, već su verovatno nastali kao rezultat efekta DSK na transport fotosintetskih asimilata.

- Primena DSK postupka je pokazala da je delimično sušenje korenova rezultiralo značajnim povećanjem u efikasnosti korišćenja vode na nivou celih biljaka. DSK biljke su obrazovale c. 30% više biomase plodova po  $\text{dm}^3$  vode u odnosu na kontrolne biljke. Ovo povećanje efikasnosti korišćenja vode pri proizvodnji biomase plodova paradajza kod DSK biljaka najverovatnije je bilo rezultat povećanja transporta asimilata ka plodovima. Ti rezultati takođe ukazuju da je primenom DSK tehnike moguća redukcija količine vode za zalivanje biljaka, a da se pri tome ne redukuje prinos paradajza.
- Dobijeni rezultati ukazuju da DSK tehnika gajenja biljaka ima veliki teorijski značaj za razumevanje efekata suše na paradajz. Promena nutritivnog sastava plodova, do koje takođe može doći kao rezultat DSK tretmana, mogla bi biti od značaja i za komercijalnu proizvodnju paradajza, dok bi nastavak istraživanja u poljskim i stakleničkim uslovima mogao da ukaže i na novu strategiju navodnjavanja i, verovatno, đubrenja paradajza, ali i drugih povrtarskih i voćarskih kultura.

## 8. LITERATURA

- Adams, P. Ho, L.C. 1993. Effects of environment on the uptake and distribution of calcium in tomato and on the incidence of blossom-end rot. *Plant and Soil* 154, 127-132.
- Alegre, S., Girona, J., Arbones, A., Mata, M., Montagut, D., Teixido, F., Motilva, M.J., Romero, M.P. 1999. Regulated deficit irrigation in olive trees. *Acta Horticulturae* 474, 373-376.
- Araki, T., Kitano, M., Hamakoga, M., Eguchi, H. 1998. Analysis of growth, water balance and respiration of tomato fruits under water deficit by using a multiple chamber system. *Biotronics* 27, 61-68.
- Bacon, M.A., Wilkinson, S., Davies, W.J. 1998. pH-regulated leaf cell expansion in droughted plants is abscisic acid dependent. *Plant Physiol.* 118, 1507-1515.
- Beyer, E.M., Morgan, P.W. 1971. Abscission: the role of ethylene modification of auxin transport. *Plant Physiol.* 48, 208-212.
- Boyer, J.S. 1968. Relationship of water potential to growth of leaves. *Plant Physiol.* 43, 1056-1062.
- Bradford, K.J., Hsiao, T.C. 1982. Physiological responses to moderate stress. In: *Physiological Plant Ecology II. Water relations and carbon assimilation.* (O.L. Lange., P.S. Nobel., C.B. Osmond, H. Ziegler, eds.), pp 264-312. Springer Verlag, New York.
- Cambridge, L.M., Lambers, H. 1998. Specific leaf area and functional leaf anatomy in western Australian seagrasses. Inherent variation in plant growth. *Physiological mechanisms and ecological consequences.* (H. Lambers., H. Pooter, eds.) pp 101-119 M.M.I. Van Vuuren.
- Chiariello, N.R., Mooney, H.A., Williams, K. 1989. Growth carbon allocation and cost of plant tissues. In: *Physiological Plant Ecology.* (R.W. Pearcy., H.A. Ehleringer., H.A. Mooney., P.W. Rundel, eds.). pp 327-366.
- Christiansen, M.N. 1982. World environmental limitations to food and fiber culture. In: *Breeding Plants for Less Favorable Environments.* (M.N. Christiansen., C.F. Lewis, eds.), Wiley Interscience, New York.
- Clarkson, D.T., Touraine, B. 1994. Morphological responses of plants to nitrate-deprivation: a role for abscisic acid? In: *A Whole Plant Perspective on Carbon-Nitrogen interactions.* (J. Roy., E Garnier, eds.), pp 187-196. SPB Academic Publishing, The Hague, pp 187-196.
- Cowan, I.R. 1982. Regulation of water use in relation to carbon in higher plants. In: *Physiological Plant Ecology II.* (O.L. Lange., P.S. Nobel., C.B. Osmond., H. Yeigler, eds.), pp 589-614. Springer-Verlag, Berlin.
- Crocker, J.L., Williard, T.W., Auge, R. 1998. Stomatal sensitivity of six temperate, deciduous tree species to non-hydraulic root-to-shoot signalling of partial soil drying. *Journal of Experimental Botany* 49, 761-774.

- Damjanović, M., Zdravković, J., Stevanović, D., Marković, Ž., Zdravković, M. 2001. Proizvodnja povrća u plastenicima. Izd. Present, Požarevac.
- Davies, W.J., Bacon, M.A., Thompson, D.S., Sobeigh, W., Rodriguez, L.G. 2000. Regulation of leaf and fruit growth in plants in drying soil: exploitation of the plant's chemical signalling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture. *Journal of Experimental Botany* 51, 1617-162.
- Davies, W.J., Gowing, D. J. 1999. Plant responses to small perturbation in soil water status. In *Physiological Plant Ecology*. (J. Sholes., Barker eds.), pp. 67-89. British Ecological Society Symposium Series, London.
- Davies, W.J., Metcalfe, J., Lodge, T.A., Kosta, A.R. 1986. Plant growth substances and the regulation of plant growth under drought. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 105-125.
- Davies, W.J., Metcalfe, J.C., Schurr, U., Taylor, G., Zhang, J. 1987. Hormones as chemical signals involved in root-to-shoot communication of effects of changes in the soil environment. In: *Hormone action in plant development-critical appraisal*. (G.V. Hoad., M.B. Jackson., J.R. Lenton., R. Atkin, eds.), pp 201-216. Butterworths, London.
- Davies, W.J., Tardieu, F., Trejo, C.L. 1994. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil? *Plant Physiol.* 104, 309-314.
- Davies, W.J., Thompson, D.S., Taylor, J.E. 1998. Manipulation of growth of horticultural crops under environmental stress. In: *Genetic and Environmental Manipulation of Horticultural Crops*. (K.E. Cockshull., D. Gray., G.B. Seymour., B.Thomas, eds.), pp 157-174. CAB INTERNATIONAL, London.
- Davies, W.J., Zhang, J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42, 55-76.
- Dodd, I.S., Davies, W.J. 1994. Leaf growth responses to ABA are temperature dependent. *Journal of Experimental Botany* 45, 903-907.
- Dodd, I.S., Stikić, R., Davies, W.J. 1997. chemical regulation of gas exchange and growth of plants in drying soil in the field. *Journal of Experimental Botany. Environmental Perspectives* 1996/7, 1475-1490.
- Dry, P., Loveys, B.R., Botting, D., During, H. 1996. Effects of partial root-zone drying on grapevine vigour, yield, composition of fruit and use of water. *Proceedings of ninth Australian wine industry technical conference*, 129-131.
- Dry, P.R., Loveys, B.R., During, H. 2000. Partial drying of rootzone of grape.I. Transient changes in shoot growth and gas exchange. *Vitis* 39, 3-7.
- Džamić, R., Stikić, R., Nikolić, M., Jovanović, Z. 1999. *Fiziologija biljaka (praktikum)*. Izd. Naučna Knjiga, Beograd, str. 114-121.
- Ehret, D.L., Ho, L.C. 1986. Effect of osmotic potential in nutrient solution on diurnal growth of tomato fruit. *Journal of Experimental Botany* 37, 1294-1302.

- Else, M.A. 1996. Xylem-borne messages in the regulation of shoot responses to soil flooding. PhD thesis. Lancaster University, UK.
- Field, C.B., Ball, T., Berry, J.A. 1989. Photosynthesis: principles and field techniques. In: Plant Physiological Ecology, pp 209-248. Chapman and Hall, London.
- Gollan, T., Passioura, J.B., Munns, R. 1986. Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. Aust. J. Plant Physiol. 13, 459-464.
- Gollan, T., Schurr, U., Schulze, E.D. 1992. Stomatal response to soil drying in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus* L.1. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of the xylem sap. Plant Cell Environment 15, 551-559.
- GomezCadenas, A., Tadeo, F.R., PrimoMillo, E., Talon, M. 1998. Involvement of abscisic acid and ethylene in the responses of citrus seedlings to salt rock. Physiologia Plantarum 103, 475-484.
- Gowing, D. J., Davies, W.J., Jones, H.G. 1990. A positive root-sourced signal as indicator of soil drying in apple *Malus domestica* Borh. Journal of Experimental Botany 41, 1535-1540.
- Greensp- Dry, P.R., Loveys, B.R., During, H. 2000. Partial drying of rootzone of grape.I. Transient changes in shoot growth and gas exchange. Vitis 39, 3-7.
- Greenspan, M.D., Shackel, K.A., Matthews, M.A. 1994. Developmental changes in the diurnal water budget of the grape berry exposed to water deficits. Plant, Cell and Environment 17, 811-820.
- Hartung, W., Radin, W.J., Hendrich, L.D. 1988. Abscisic acid movement into the apoplastic solution of water-stressed cotton leaves. Role of apoplastic pH. Plant Physiology 86, 908-913.
- Hartung, W., Slovik, S. 1991. Tansley Review No.35. Physiochemical properties of plant growth regulators and plant tissues determine their distribution and redistribution: stomatal regulation by abscisic acid in leaves. New Phytol. 119, 361-382.
- He, C., Finlayson, S.A., Drew, M.C., Jordan, W.R., Morgan, P.W. 1996. Ethylene biosynthesis during aerenchyma formation in roots of maize subjected to mechanical impedance and hypoxia. Plant Physiol. 112, 1679-1685.
- Hettiaratchi, D.R.P. 1990. Soil compaction and plant root growth. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 329, 343-355.
- Ho, L.C., Adams, P., Li, K.Z., Shen, H., Andrews, J., Xu, Z.H. 1995. Responses of Ca-efficient and Ca-inefficient tomato cultivars to salinity in plant growth, calcium accumulation and blossom-enchrot. Journal of Horticultural Science 70, 909-918.
- Ho, L.C., Belda, R., Brown, M., Andrews, J., Adams, P. 1993. Uptake and transport of calcium and the possible causes of blossom-end rot in tomato. Journal of Experimental Botany 44, 509-518.

- Ho, L.C., Grange, R.I., Picken A.J. 1987. An analysis of the accumulation of water and dry matter in tomato fruit. *Plant, Cell and Environment* 10, 157-162.
- Ho, L.C., Grange, R.I., Picken A.J. 1987. Analysis of accumulation of water and dry matter in tomato fruit. *Plant, Cell and Environment* 10, 157-162.
- Holbrook, M.N., Shashidar, V.R., James R.A., Munns, R. 2002. Stomatal control in tomato with ABA-deficient roots: response of grafted plants to soil drying. *Journal of Experimental Botany* 53, 1503-1514.
- Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 24, 519-570.
- Hussain, A., Mulholland, B.J., Black, C.R., Taylor, I.B., Roberts, J.A. 1999a. Novel approaches for examining the effects of differential soil compaction on xylem sap ABA concentration, stomatal conductance and growth in barley (*Hordeum vulgare L.*). *Plant, Cell and Environment* 22, 1377-1388.
- J. Benton Jones, Jr. 1999. *Tomato Plant Culture: In the Field, Greenhouse, and Home Garden*. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C.
- Jackson, M.B. 1993. Are plant hormones involved in root to shoot communication? *Advances in Botany Research* 19, 103-187.
- Johnson, R.W., Dixon, M.A., Lee, D.R. 1992. Water relations of the tomato drying fruit growth. *Plant, Cell and Environment* 15, 947-953.
- Jones, H.G. 1980. Interaction and integration of adaptive responses to water stress: the implication of an unpredictable environment. In: *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. (N.C. Turner., P.J. Kramer, eds.) pp 353-365. Wiley, New York.
- Jones, H.G. 1990. Physiological aspects of the control of water status in horticultural crops. *Hort Science* 25, 19-26.
- Kaiser, G., Wiler, E.W., Hartung, W. 1985. The intracellular distribution of abscisic acid in mesophyll cells: the role of the vacuole. *J. Plant Physiol.* 119, 227-235.
- Kays, S.J., Nicklow, C.W., Simons, D.H. 1974. Ethylene in relation to the response of roots to physical impedance. *Plant and Soil* 40, 565-571.
- Krug, H. 1997. Environmental influences on development, growth and yield. In: *The Physiology of Vegetable crops*. (H.C. Vein, eds.), pp 101-180. CAB International.
- Loveys, B.R. 1991. Water use is knowledge of ABA physiology for crop improvement. In: *Abscisic acid*, Oxford: Bios Scientific Publishers (W.J. Davies., H.G. Jones, eds.) pp 245-259.
- Loveys, B.R., Dry, P.R., Stoll, M., McCarthy, M.G. 2000. Using plant physiology to improve the water use efficiency of horticultural crops. *Acta Horticulturae* 537, 187-199.
- Marković, Ž. 1997. *Gajenje povrća*. Izd. Institut za istraživanja u poljoprivredi SRBIJA, Beograd.

- Masle, J., Passioura, J.B. 1987. The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 14, 643-656.
- Milovanović, Lj. 2001. Fitohemijska efikasnost fotosistema II i fotosintetska asimilacija CO<sub>2</sub> u listu kukuruza (*Zea mays L.*) u poljskim uslovima. Magistarska teza, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu.
- Mitchell, J.P., Shennan, C., Grattan, S.R. 1991a. Developmental changes in tomato fruit composition in response to water deficit and salinity. *Physiologia Plantarum* 83, 177-185.
- Mitchell, J.P., Shennan, C., Grattan, S.R., May, D.M. 1991b. Effects of water deficit and salinity in tomato fruit yield and quality. *Journal of American Society for Horticultural Science* 116, 215-221.
- Morgan, P.W., Sarquis, J.L., He, C., Jordan, W.R., Drew, M.C. 1993. Regulation of ethylene biosynthesis in maize root responses to stress. In: *Cellular and Molecular Aspects of the Plant Hormone Ethylene* (J.C. Pech., A. Lathce., C. Balaguer, eds.), pp 23-237. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.
- Mulholland, B.J., Black, C.R., Taylor, I.B., Roberts, J.A., Lenton, J.R. 1996a. Effect of soil compaction on barley (*Hordeum vulgare L.*) growth I. Possible role for ABA as a root-sourced chemical signal. *Journal of Experimental Botany* 47, 539-549.
- Munns, R., Cramer, G.R. 1996. Is shoot-root ratio mediated by abscisic acid? *Opinion. Plant Soil* 185, 33-49.
- Nobel, P.S. 1991. Leaves and fluxes. In: *Physicochemical and Environment Plant Physiology*, Academic Press, San Diego, pp. 393-464.
- Passioura, J.B. 1988. Root signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in drying soil. *Aust. J. Plant Physiol.* 15, 687-693.
- Poorter, H. 1989. Plant growth analysis: towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiologia Plantarum* 75, 237-244.
- Poorter, H. 1989. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants.* (H. Lambers., M.L. Cambridge., Konings, H. Konings., T.L. Pons, eds.), pp 45-68.
- Poorter, H., Granier, E. 1996. Plant growth analysis: an evaluation of experimental design and computational methods. *Journal of Experimental Botany*, 47, 1343-1351.
- Quarrie, S.A., Whitford, P.N., Appleford, N.E.J., Wang, T.L., Cook, S.K., Henson, I.E., Loveys B.R. 1988. A monoclonal-antibody to (S)-abscisic acid –its characterisation and use in a radioimmuno-assay for measuring abscisic acid in crude extracts of cereal and lupin leaves. *Planta* 173, 330-339.
- Ruan, Y.L., Patrick, J.W. 1995. The cellular pathway of postphloem sugar-transport in, developmental tomato fruit. *Planta* 196, 434-444.
- Ruan, Y.L., Patrick, J.W., Brady, C. 1997. Protoplast hexose is a determinate of genotypic difference in hexose storage in tomato fruit. *Plant, Cell and Environment* 20, 341-349.



- Saab, I.N., Sharp, R.E. 1989. Non-hydraulic signals from maize roots in drying soil: inhibition of leaf elongation but not stomatal conductance. *Planta* 179, 466-474.
- Saab, I.N., Sharp, R.E., Pritchard, J., Voetberg, G.S. 1990. Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiol.* 93, 1329-1336.
- Sarquis, J.I., Jordan, W.R., Morgan, P.W. 1991. Ethylene evolution from maize (*Zea mays L.*) seedling roots and shoots in response to mechanical impedance. *Plant Physiol.* 96, 1171-1177.
- Schulze, E.D. 1993. Soil water deficits and atmospheric humidity as environmental signals. In: *Water Deficits Plant Responses From Cell to Community.* (J.A.C. Smith., H. Griffiths, eds.), pp 129-146. BIOS Sci. Publ., Oxford, UK, pp. 129-146.
- Shurr, U., Gollan, T., Schulze, E.D. 1992. Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of (*Helianthus annuus L.*) II. Stomatal sensitivity to abscisic acid imported from the xylem sap. *Plant Cell Environment* 15, 561-567.
- Slovik, S., Hartung, W. 1992a. Compartmental distribution and redistribution of abscisic acid in intact leaves. II. Model analysis. *Planta* 187, 26-36.
- Slovik, S., Hartung, W. 1992b. Compartmental distribution and redistribution of abscisic acid in intact leaves. III. Analysis of the stress-signal chain. *Planta* 187, 37-47.
- Sonnewald, U., Willmitzer L. 1992. Molecular approaches to sink-source interaction. *Plant Physiol.* 99, 1267-1270.
- Spasova, D., Popović, T., Jovanović, O. 1997. Occurrence of semi-arid areas in the territory of FR Yugoslavia as a possible consequence of global climate changes. In: *Proceedings of International Symposium Drought and Plant Production.* (S. Jevtić., S. Pekić, eds.), Vol. 2, pp 111-116.
- Stikić, R., Pekić, S., Zarić, Lj., Kerečki, B. 1997. Physiological aspects of drought resistance in plants: the challenge for breeders, In: *Drought and plant production-Proceedings of International Symposium Drought and Plant Production.* (S. Jevtić., S. Pekić, eds.), Vol. 2, pp 347-354.
- Stillwell, W., Brengle, B., Hester, P., Wassall, S.R. 1989. Interaction of abscisic acid with phospholipid membranes. *Biochemistry* 28, 2798-2804.
- Stoll, M., Loveys, B.R., Dry, P. 2000. Improving water use efficiency of irrigated horticultural crops. *Journal of Experimental Botany* 51, 1627-1634.
- Sugiyama, M., Komamine, A. 1990. Transdifferentiation of quiescent parenchymatous cells into tracheary elements. *Cell Differentiation and Development* 31, 77-87.
- Tardieu, F., Davies, W.J. 1993. Root-shoot communication and whole plant regulation of water flux. In: *Water Deficits Plant Responses From Cell to Community.* (J.A.C. Smith., H. Griffiths, eds.), pp 147-162. BIOS Sci. Publ., Oxford, UK.

- Thompson, D.S., Wilkinson, S., Bacon, M.A., Davies, W.J. 1997. Multiple signals and mechanisms that regulate leaf growth and stomatal behaviour during water deficit. *Physiologia Plantarum* 100, 303-313.
- Wilkinson, S., Corlett, J.E., Oger, L., Davies, W.J. 1998. Effects of xylem sap pH on transpiration from wildtype and flacca mutant tomato leaves: a vital role for abscisic acid in preventing excessive water loss from well-watered plants. *Plant Physiol.* 117, 303-309.
- Wilkinson, S., Davies, W.J. 1997. Xylem sap pH increase: A drought signal received at the apoplastic face of the guard cell which involves saturable ABA uptake by the epidermal symplast. *Plant Physiol.* 117, 703-710.
- Wilkinson, S., Davies, W.J. 2002. ABA-based chemical signalling: the coordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell and Environment* 25, 195-210.
- Wolf, O., Jeschke, W.D., Hartung, W. 1991. Long distance transport of abscisic acid in NaCl-treated intact plants of *Lupinus albus*. *Journal of Experimental Botany*, 41, 593-600.
- Zhang, J., Davies, W.J. 1989. Abscisic acid produced in dehydrating roots may enable the plant to measure the water status in the soil. *Plant, Cell and Environment* 12, 73-81.
- Zobel, R.W., Roberts, L.W. 1978. Effects of low concentrations of ethylene on cell division and cytodifferentiation in lettuce pith explants. *Canadian Journal of Botany* 56, 987-990.