

**Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Poljoprivredni fakultet Osijek**

Ekofiziologija

- interna skripta -

Prof. dr. Vladimir Vukadinović

Osijek, studeni 1999. god.

1. Uvod u ekofiziologiju

1.1. Što je ekofiziologija?

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

Kolegij ekofiziologije je započinje proučavanjem ekoloških činitelja i zakonitosti njihovog djelovanja, prvenstveno na pojedine fiziološke procese i preko njih na pojedine organe, biljke te konačno na cijeli ekosustav, odnosno agrofitoceozu. Stoga je neophodno da studenti ekofiziologije dobro razumiju sve prirodne procese, posebice one koji se se mogu nadzirati ili mjenjati, a utječu na biljne performance. Takav znanstveni pristup može podjednako biti primjenjen za istraživanje svojstava jednostavnih ekosustava kao što je neki usjev, ali i na krajnje složene prirodne sustave kao što je neka livada ili šuma.

Najveći izazov biljne ekofiziologije je u pronalaženju novih ili boljih pristupa, odnosno metoda koje mogu biti uspješno korištene u primarnoj produkciji hrane ili predviđanju učinka ambijenta na promjene prirodnih sustava.

Kolegij ekofiziologije ima složen zadatak objasniti studentima Općeg usmjerenja Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku kako sve biljna ekofiziologija može biti iskorištena za analiziranje interakcije biljka-okoliš korištenjem jednostavnih fizikalnih i bioloških informacija. Također, raspraviti će se detaljno odnos biljaka prema vodi, svjetlu, temperaturi i tlu, odnosno ishrani biljaka u različitim ekosustavima, posebice agrofiteozama uvažavajući sve ekofiziološke aspekte i učinke primjene agrrotehnike.

Biljnu ekofiziologiju čine:

- **Biljna autekologija (opća biljna ekofiziologija)** koja proučava prilagodljivost pojedinačnih vrsta u poljskim i šumskim zajednicama s naglaskom na morfološke i fiziološke mehanizme te njihov utjecaj na rast i opstanak biljaka, njihovu produktivnost i kompeticiju.
- **Eksperimentalna biljna ekologija** proučava i primjenjuje laboratorijske tehnike potrebne za proučavanje biljne fiziološke ekologije.
- **Fiziološka ekologija** proučava prilagodljivost fizioloških procesa pod utjecajem promjene okoliša i kondicija staništa te njihove ekološke konzekvence.
- **Biljna okolišna biofizika**
- **Fiziologija stresa biljaka**

2. Značenje i djelovanje ekoloških činitelja

2.1. Činitelji okoliša i zakonitosti njihovog djelovanja

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

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

Svako stanište (**abiocen** ili **biotop**) naseljeno je karakterističnom skupinom živih bića (**biocen** ili **biocenoza = životna zajednica**). Biocenoza i biotop formiraju cjelinu višeg reda, tkzv. **ekosustav** ili **biogeocenoza** koja je temeljna jedinica ekologije i predstavlja izuzetno složen i dinamičan sustav u kome promjena bilo koje komponente (žive ili nežive) se reflektira na čitav sustav. Utjecaj neživih komponenti ekosustava na žive nazivaju se **akcije**, a odgovor živih organizama na njih su **reakcije**, dok se međusobni utjecaji živih organizama označavaju kao **koakcije**. Više ekosustava integriraju se u velike zajednice ili **biome** (listopadna šuma, stepa, tajga itd.), a biomi se ujedinjuju u samo tri **biociklusa** (mora, slatke vode i kopno) koji čine jedinstvo žive i nežive prirode, označeno i kao **biosfera**. Biosfera, iako samo tanak sloj na površini Zemlje, nezamjenjiv je transformator energije Sunca u kemijsku energiju organskih (ugljičevih) spojeva.

Vanjsku sredinu reprezentira kompleks ekoloških faktora čije je osnovno svojstvo promjenjivost po vremenu (dan-noć, jutro, podne, godišnja doba itd.) i prostoru (geografska širina i duljina, nadmorska visina, udaljenost kopna od mora i dr.). Živi organizmi reagiraju na promjene vanjskih faktora ekološkim prilagodbama (**adaptacije**) što doprinosi vrlo izraženoj dinamici unutar ekološkog sustava. Adaptacije pojedinih vrsta na neku ekološku akciju mogu biti vrlo različite, što sukladno njihovim mogućnostima (promjena intenziteta ili smjera fizioloških procesa => morfološke promjene) rezultira posebnom **ekološkom formom** (npr. kserofite, halofite i dr.). U kom stupnju će živi organizmi biti prilagođeni biotopu ovisi o njihovoj **ekološkoj valenci** ili amplitudi variranja nekog faktora unutar koje je moguć život pojedine vrste. Organizmi široke ekološke valence nazivaju se **eurivalentni** i mogu opstati u velikom broju različitih sredina, nasuprot **stenovalentnim** organizmima koji su ekološki jako specijalizirani.

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

Pregled najznačajnijih vanjskih činitelja koji se razmatraju u kolegiju ekofiziologije, ali u sklopu fizioloških procesa na koje djeluju, njihove komponente s najvažnijim primjerima pokazuje tablica:

Pregled osnovnih činitelja okoliša:

Činitelji okoliša	Detalji	Primjeri
Svjetlo	<ul style="list-style-type: none"> • intenzitet • kvalitet (spektralni sastav) • duljina osvjetljenosti 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ duljina dana ▪ oblačnost ▪ zasjenjenost ▪ IC (crvena/tamnocrvena) ▪ UV
Voda u tlu	<ul style="list-style-type: none"> • količina • kvalitet 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ potencijal vode ▪ oblici vode u tlu ▪ anoksija ▪ zaslanjenost
Oborine	<ul style="list-style-type: none"> • ukupne oborine • sezonska distribucija • intenzitet 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ visoke/niske ▪ zimske ▪ nevrijeme
Tlo	<ul style="list-style-type: none"> • struktura (fizikalna svojstva) • organska tvar • hraniva • pH • zaslanjenost • aeracija 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ mehanički sastav ▪ tekstura, teksturne klase ▪ struktura ▪ ekstrakcija vode ▪ hraniva i njihova dinamika
Biljna hraniva	<ul style="list-style-type: none"> • makroelementi (N, P, K, S, Mg, Ca) • mikroelementi (Fe, Mn, Zn, B, Cu, Mo, Cl) • korisni elementi 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ proteini (enzimi) ▪ transport energije ▪ ionski transport i ravnoteža ▪ povezivanje proteina ▪ prenositelji iona, ▪ struktura klorofila
Temperatura	<ul style="list-style-type: none"> • stupanj akumulacije • ekstremi 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ organogeneza ▪ oštećenja mrazom ili visokom temperaturom
Vlažnost (atmosferska suša)	<ul style="list-style-type: none"> • suh zrak (interakcija temperature i zraka) 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ oštećenja visokom evapotranspiracijom
Vjetar	<ul style="list-style-type: none"> • brzina vjetrova • turbulencija • vjetrozaštita 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ poljevanje ▪ abrazija ▪ polinacija
Biotski efekti	<ul style="list-style-type: none"> • kompeticija • životinje • patogeni • antropogeni učinak 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ odnosi između biljaka ▪ ispaša ▪ bolesti
Ostalo	<ul style="list-style-type: none"> • vatra • uznemiravanje • snježni prekrivač • onečišćenja 	<ul style="list-style-type: none"> ▪ zemljotres ▪ ratna djelovanja ▪ kisele kiše

2.2. Abiotski činitelji

2.2.1. Klimatski činitelji

Svjetlost, temperatura, vlažnost i zrak.

2.2.2. Edafski činitelji

Fizikalna, kemijska i biološka svojstva tla, ali i matične stijene (supstrata) tla.

2.2.3. Orografski činitelji

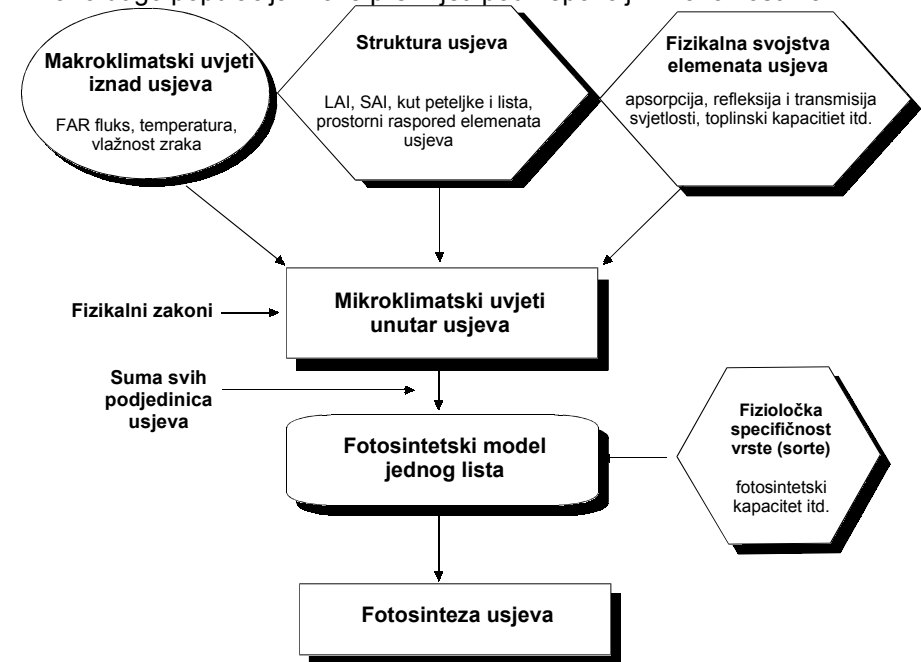
Svojstva reljefa (nadmorska visina, nagib terena, ekspozicija, razvedenost reljefa i dr.)

Na rast i razvitak agrofitecenoza djeluju, jednako kao i na prirodne biocenoze, svi ekološki faktori, ali unutar takve biljne zajednice vladaju posve specifični uvjeti. Naime, agrofitecenoza sačinjavaju jedinke iste vrste, jednake morfološke građe, starosti, zahtjeva i potreba prema vanjskim činiteljima, najčešće istog kapaciteta produkcije, te umjetnom selekcijom izdvojene i prilagođene biljke zajedničkom životu u istovrsnom okruženju i posebno prilagođenom i nadziranom okolišu. Biljke unutar takve biljne zajednice ispoljavaju specifičnu konkurenciju na faktore okoliša jer su potpomognute antropogenim djelovanjima (obrada tla, gnojidba, sklop, zaštita i dr. Stoga je kod agrofitecenoza jedino važno kakva je primarna produkcija organske tvari cijele agrofitecenoze, odnosno usjeva, a ne pojedinih biljaka.

2.3. Produktivnost biljaka - rast biljaka

Rast svake populacije podvrgnut je određenim, uglavnom izrazito složenim zakonitostima. Kod populacija čiji se rast temelji na reprodukciji jedinki (npr. štetnici, mikroorganizmi i sl.) najčešće se koriste eksponencijalni i logistički model gdje je potrebno ogovoriti na slijedeća pitanja:

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



Ekološki faktori koji djeluju unutar agrofitecenoze

2.3.1. Eksponencijalni model rasta

Potječe od *Thomas Robert Malthus* (1766-1834) koji je prvi shvatio kakav potencijal rasta ima neka vrsta analizirajući njihove geometrijske serije. Npr. pojedina jednogodišnja biljka proizvodi R potomaka, tada populaciju čini broj od N biljaka u generacijama $t=0,1,2,\dots$, što daje:

$$N_1 = N_0 \times R$$

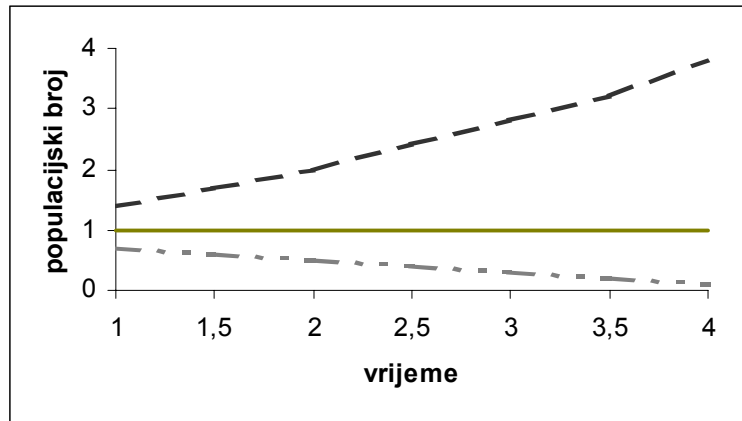
Kad je t velik, tada se ova jednadžba može aproksimirati slijedećom funkcijom:

$$N_t = N_0 \times R^t$$

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

i tada su moguća 3 rezultata prema ovom modelu:

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



Eksponencijalni model rasta jednostavan je jer podrazumjeva neprekidnu reprodukciju, indentičnost svih organizama i nepromjenjivost faktora okoliša. Često se koristi u mikrobiologiji (rast bakterija), razmnožavanju insekata, ribnjicarstvu, karanteni biljaka ili insekata i sl.

2.3.2. Logistički model rasta

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

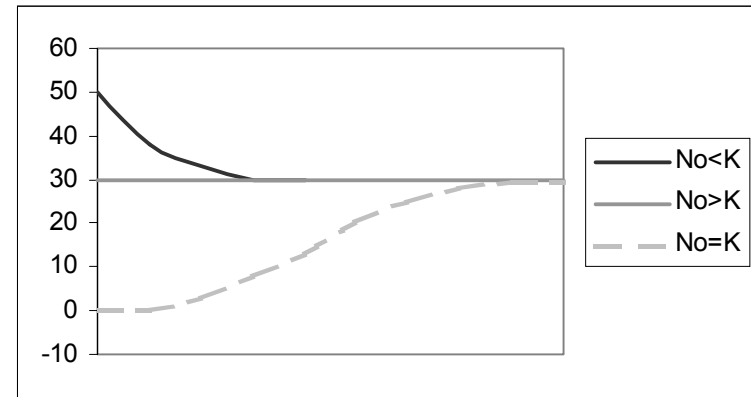
$$r = r_0 \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

Kod niske gustoće populacije ($N \ll K$), najveći je njen rast i jednak r_0 (prirast kod odsustva unutar specifične kompeticije). Rast populacije opada s porastom broja jedinki N i pada na 0 kada je $N = K$ ($K =$ limit rasta), odnosno kad brojnost populacije nadmaši K , rast postaje negativan i broj jedinki opada. Di-

namika populacije u logističkom modelu prikazuje se slijedećom diferencijalnom jednačkom:

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

koja ima slijedeće rješenje: $\frac{dN}{dt} = rN = r_0 N \left(1 - \frac{N}{K}\right)$



Samo su tri mogućnosti logističkog rasta:

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

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

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

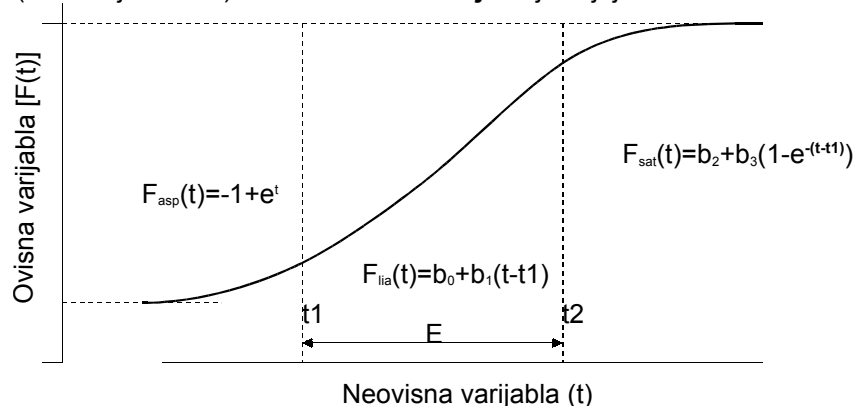
Sustav je u ravnoteži kad je $dN/dt = 0$:

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

Treba naglasiti kako stabilnost ekosustava sustava ovisi o većem broju faktora pa postoji i više složenih ekoloških modela koji pokušavaju utvrditi mjeru stabilnosti nekog ekosustava, odnosno kad će doći do neravnoteže koja može dovesti do cikličnih promjena u sustavu ili pak sukcesije. Dva su osnova pristupa proučavanju dinamike homeostaze ekosustava: **deterministički** i **kaotični** pri čemu treba naglasiti da se fenomen kaotične dinamike ekosustava javlja samo kod višegodišnjih ciklusa populacijske dinamike, a nikad unutar jedne godine. Agrofitocenoze, u principu imaju vrlo malu stabilnost jer nedostaje većina faktora autoregulacije, ali moguće ih je održati stabilnim neprestanim intervencijama čovjeka.

2.3.3. Fazni model rasta

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



Richardova funkcija faznog rasta

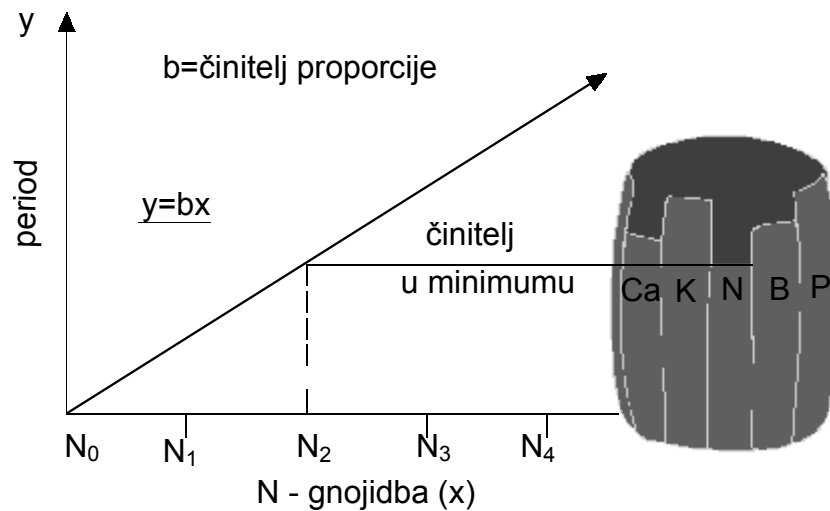
$$y = F(t) = \begin{cases} F_{\text{exp}}(t) \dots \text{za } t_0 \leq t \leq t_1 \\ F_{\text{lin}}(t) \dots \text{za } t_1 < t \leq t_2 \\ F_{\text{sat}}(t) \dots \text{za } t > t_2 \end{cases}$$

Fazni model rasta jasno pokazuje značaj vremena kao fizikalne veličine (posebna dimenzija rasta populacije) koja se označava kao **fiziološko vrijeme**. Kakav je odnos između vremena i dinamike rasta nekog ekološkog sustava, posebice agrofitocenoze i da li vrijeme za ekosustav ima značenje *Newtonovog* absolutnog i univerzalnog vremena? Ne, jer **biološko vrijeme** određuje **biološki sat** kojim se mjeri **fiziološko vrijeme** odgovorno za rast i razvitak svih živih organizama i životnih zajednica. Na fiziološko vrijeme utječe velik broj biotskih (temperatura, svjetlost itd.) i abiotskih faktora (npr. koncentracija hormona, intenzitet metabolizma itd.) pa rast i razvitak mogu imati u nekom trenutku oblik linearne, logističke, Weibullove, normalne ili pak neke druge funkcije.

2.4. Raspoloživost hraniva i visina prinosa

Rast biljaka i tvorba prinosa je paralelan proces koji se odvija prema složenim prirodnim zakonitostima pri čemu su promjene u rastu i dakako visini prinosa pod snažnim utjecajem ekoloških činitelja biotske i abiotske naravi. Rast biljaka (prirast organske tvari ili **neto produkcija**) odvija se u funkciji vremena (biološkog vremena) i ima općenito oblik sigmoidne krivulje. Od davnina je poznato da povećanjem gnojidbe raste visina prinosa, ali je porast sve manji u odnosu na povećanje količine hraniva. Isprva je to formulirao *Turgot* kao **pravilo opadajućeg prirasta priroda**. Naime, nasuprot dodavanju sve većih količina gnojiva, postiže se sve manje povećanje priroda.

Pokušaj kvantitativne procjene činitelja rasta prisutno je dugo vremena u ishrani bilja pa je težnja da se unaprijed utvrdi utjecaj nekog činitelja na povećanje priroda vidljiva iz velikog broja različitih "zakona" ili "pravila".



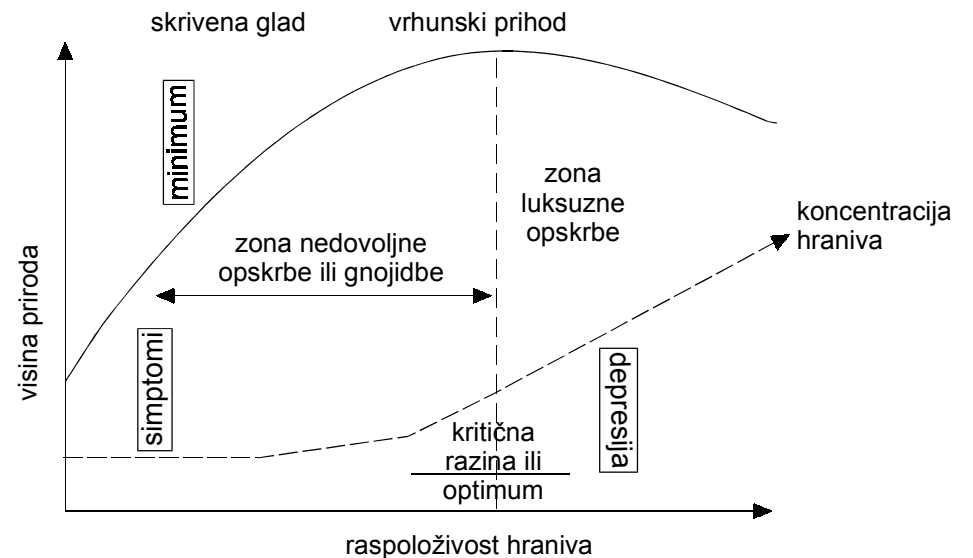
Grafički prikaz Liebigov zakon minimuma

Proučavajući djelovanje vanjskih činitelja na tvorbu prinosa **Liebig** je 1855. godine postavio **zakon minimuma** prema kome je visina prinosa ograničena činiteljom u minimumu, a matematički to je zapravo jednačina pravca:

$$y = b_0 + b_1 x$$

b_0 = prinos bez inputa,
 b_1 = nagib ili gradijent linearne relacije

Liebigov zakon minimuma često se predstavlja kao bačva s dužicama različite visine u kojoj je činitelj u minimumu najniža dužica koja određuje gornju granicu prinosa.



Utjecaj raspoloživosti hraniva na visinu prinosa i koncentraciju elemenata u biljnoj tvari

Liebigov zakon minimuma dobro objašnjava porast priroda, ali ima i više slabosti jer promatra linearno i neovisno djelovanje činitelja na visinu priroda. Stoga je već 1895. doživio transformaciju koja je poznata pod imenom **Liebscherov zakon optimuma**. Zakon optimuma kaže da činitelj u minimumu to više djeluje što su ostali činitelji prinosa bliži optimumu. Na temelju ogromnog eksperimentalnog iskustva poznato je da se krivulja rasta priroda povija na kraju. Za objašnjenje ove pojave predloženo je više matematičkih modela ili tzv. "zakona", čiji je karakter najprije statistički jer vrijede upravo onoliko koliko se i točno može utvrditi djelovanje nekog činitelja rasta, odnosno prinosa, npr. logaritamski (**Mitscherlichov**), hiperboličan (**Spillmannov**) itd.

Mitscherlich je pokušao uvažiti eksperimentalno utvrđenu činjenicu da na visinu priroda utječe niz biotskih činitelja (vrsta, kultivar, nejednaka produktivnost fotosintetskog aparata, različita otpornost na nepovoljne uvjete rasta itd.) i abiotske prirode (klimatski i zemljišni uvjeti). Na tim postavkama razradio je metodu uzgoja biljaka u strogo nadziranim uvjetima rasta kako bi se sa sigurnošću mogao utvrditi utjecaj pojedinih činitelja (posebno gnojidbene doze hraniva) na visinu prinosa. Metoda se temelji na uzgoju biljaka u posudama (i polju uz nešto izmijenjeni način izračunavanja potreba u gnojidbi), a gnojidba

se postavlja po planu koji omogućuje utvrđivanje utjecaja svakog pojedinog elementa ishrane uz procjenu potrebne gnojidbe.

Za izračunavanje potreba u gnojidbi prema *Mitscherlichu* koristi se sljedeća jednačba:

$$\log(A - y) = \log A - cx$$

Ako se s "a" označi prinos koji se postiže bez gnojidbe nekim elementom, tada je "b" pristupačna količina hraniva u tlu pa se "b" u dt/ha prema *Mitscherlichu* izračunava izrazom:

$$b = \frac{\log(A) - \log(A - a)}{c}$$

A = najveći postignuti prinos kod potpune gnojidbe s NPK;

c = činitelj djelovanja hraniva;

x = količina hraniva dodana gnojidbom;

y = postignuti prinos kod x doze gnojiva.

Porast prinosa srazmjern je veličini parametra c, odnosno u ishrani bilja c je srazmjern učinku hraniva. Prema *Mitscherlichu* taj parametar ima različitu vrijednost ovisno o tome da li se utvrđivanje potrebe za gnojidbom obavlja u posudama ili u polju, odnosno da li se koristi izvorni oblik jednačbe ili njeni izvodi. Za gore navedene jednačbe u nadziranim uvjetima su $c_N=0.64$; $c_P=2.00$ i $c_K=1.33$, dok u polju je $c_N=0.20$, $c_P=0.60$ i $c_K=0.40$.

U praktičnoj procjeni potrebe za gnojidbom često se koriste i antilogaritmirani izvodi originalne jednačbe *Mitscherlicha*:

$$y = A(1 - e^{-cx}) \text{ ili njen derivirani oblik } \frac{dy}{dx} = c(A - y)$$

Linearizacijom se mogu dobiti sljedeći korisni izvodi:

$$\frac{y}{A} = 1 - e^{-cx} \quad \frac{y}{A} - 1 = -e^{-cx} \quad 1 - \frac{y}{A} = e^{-cx} \quad \ln\left(1 - \frac{y}{A}\right) = -cx$$

Za dva ili više hranjivih elemenata gornji izraz se može proširiti:

$$y = A \{1 - \exp(-c_N N)\} \{1 - \exp(-c_P P)\} \{1 - \exp(-c_K K)\}$$

Kod utvrđivanja potrebe u gnojidbi gornji matematički izrazi mogu se prilagoditi na sljedeći način:

$$Y_m = Y_p \left[1 - 10^{-K_i(x_0 + x_i)} \right] \text{ ili razviti za praktičnu uporabu na sljedeće}$$

načine:

$$\log\left(\frac{Y_p - Y_m}{Y_p}\right) = -K_i(x_0 + x_i)$$

$$x_0 + x_i = -\left(\frac{1}{K_i}\right) \times \log\left[\frac{Y_p - Y_m}{Y_p}\right]$$

$$x_0 + x_i = \left(\frac{1}{K_i}\right) \times \log\left[\frac{Y_p}{Y_p - Y_m}\right]$$

Sljedeći primjeri pokazuju neke od načina izračunavanja gnojidbe prema ***Mitscherlichovom zakonu*** (i formulama izvedenim iz tog zakona):

1. Koliki će se postići prinos zrna kod kukuruza kad je utvrđeno 50 kg N_{\min} u tlu?

$$y_m = y_p (1 - 10^{-0,008 \times 50}) = 0,6$$

0.6 × 100% = 60% od najveće mogućeg priroda (y_p)

2. Uobičajeno se od potencijalnog prinosa u proizvodnim uvjetima postiže ~70% ($y_m = y_p \times 0.70$), a može se računati s djelotvornom uporabom gnojiva do 20% od y_m , odnosno to znači do 84% najvećeg mogućeg prinosa za date uvjete ($0.70 \times 1.2 = 0.84$). Kolika je potreba u dušiku za taj prinos zrna kukuruza?

$$(x_0 + x_i) = \frac{\log\left[\frac{1}{(1 - 0,84)}\right]}{K_i} = \frac{0,796}{0,008} = 99 \text{ kg N/ha}$$

Y_m = visina priroda,
 Y_p = potencijalni prirod,
 K_i = činitelj djelovanja hraniva (npr., za kukuruz: $K_N=0.008$,
 $K_P=0.010$ i $K_K=0.015$),
 x_0 = raspoloživost hraniva prije gnojidbe,
 x_i = gnojidbom dodana količina hraniva (doza).

3. Najveći mogući prinos zrna kukuruza za određene agroekološke uvjete je 15 t/ha. Kolika je potreba za dušikom uz 70% potencijalnog prinosa?

$$b = \frac{\log(15) - \log(15 - 10,5)}{0,2} = 2,61 \text{ dt N/ha}$$

Potencijalni prinos može se približno procijeniti preko nekoliko najznačajnijih biotskih i abiotskih činitelja, npr. preko potencijalne evapotranspiracije, intenziteta sunčeve radijacije, parametara pojedinog usjeva i potrebe za hranivima:

$$Y_p = K_c \times c_H \times F_c \times \sqrt{\Sigma ETP} \times \frac{\Sigma R_s \times 0,47}{\Sigma T} \times \Pi_1 \left[1 - 10^{-K_i(x_0 + x_i)} \right] \times \Pi_1 10^{-h_{ixi}}$$

gdje su K_c , c_H i F_c parametri usjeva, ΣETP = potencijalna evapotranspiracija, $\Sigma R_s \times 0,47$ = fotosintetski aktivna radijacija, ΣT suma prosječnih temperatura vegetacije. Općenito, produktivnost nekog tla može se prema *Boguslawskom* prikazati djelovanjem sljedećih činitelja:

$$f \left| \begin{array}{c} \text{fizikalni} \\ \text{činitelji} \end{array} \right| \times \left| \begin{array}{c} \text{anorganski} \\ \text{kemijski} \\ \text{činitelji} \end{array} \right| \times \left| \begin{array}{c} \text{organski} \\ \text{biološki} \\ \text{činitelji} \end{array} \right| \times \left| \begin{array}{c} \text{vodni} \\ \text{režim} \\ \text{tla} \end{array} \right| \times \left| \begin{array}{c} \text{klima x} \\ \text{rotacija x} \\ \text{gospodarenje} \end{array} \right|$$

Pod fizikalnim činiteljima tla podrazumijevaju se njegova tekstura, porozitet, sklonost prema eroziji itd.; pod anorganskim kemijskim činiteljima pH reakcija, sadržaj makro i mikroelemenata itd.; pod organsko-biološkim činiteljima sadržaj humusa, zemljišna fauna, brojnost i zastupljenost mikroorganizama, intenzitet disanja tla itd.; pod činiteljima vodnog režima retencija, infiltracija, konduktivitet, razina podzemne vode itd., a moraju se uzeti u obzir klima, rotacija usjeva i općenito način gospodarenja tлом.

2.5. Homeostatski mehanizmi

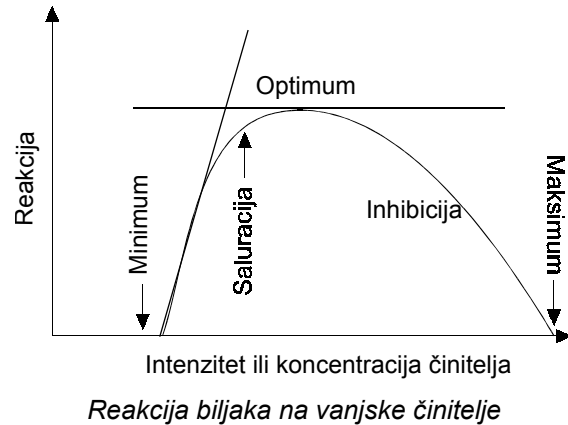
Općenito, ekosustavi nisu ni malo statični, jer podliježu promjenama pod utjecajem mnogobrojnih abiotskih i biotskih faktora. Međutim, oni posjeduju vrlo različite mogućnosti prilagođavanja i održavanja određene dinamičke ravnoteže što se kod sezonskih promjena ekoloških faktora u pravilu manifestira ciklusima u sastavu cenoze uz promjenu količine tvari i energije unutar svakog ekosustava. Kod jačih promjena intenziteta faktora (ili pojave novog činitelja, npr. požar, poplava, jak napad bolesti ili štetnika i dr.) svaki ekosustav mora biti sposoban reagirati na bilo koji stres ili pak slijedi jasna promjena sastava biocenoze koja se u ekologiji naziva **sukcesija**.

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

U postizanju i održavanju ravnoteže nekog ekosustava (**samoreprodukcija**) djeluje niz faktora koji imaju jasno izražena svojstva regulacije, odnosno takav mehanizam funkcionira po principu **feedbacka** koji spriječava dominatnost pojedinih organizama u zajednici ili ulazak nekih drugi u nju. **pozitivni feedback** se može pojednostavljeno opisati kao **domino efekt** (ili **efekt snježne lavine**) i najčešće vodi u smrt ekosustav, ali je istovremeno i pozitivna sila koja prouzrokuje sukcesiju u kojoj su neke druge vrste bolje adaptirane te preuzimaju glavnu ulogu. **Negativni feedback** prouzrokuje odgovor ekosustava po **principu termostata** (npr. velika množina pljena povećava brojnost predatora i obrnuto).

Jedan od najznačajnijih principa djelovanja ekoloških faktora je **satracija**, odnosno porastom intenziteta nekog činitelja dostiže se **prag djelovanja** iznad

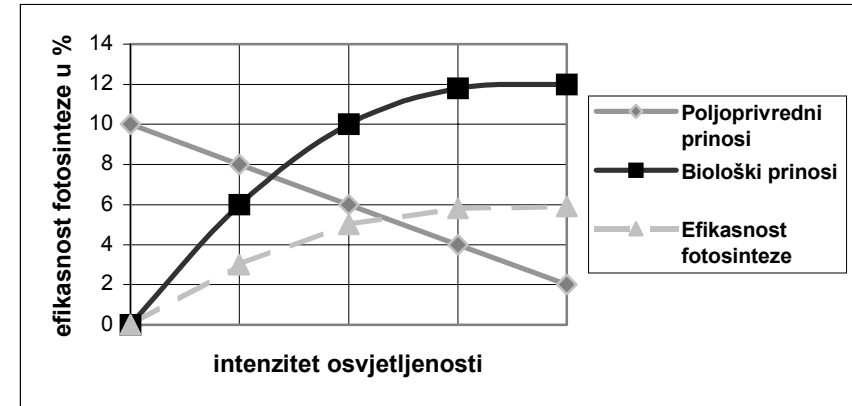
kojeg on počinje primjetno utjecati na ekosustav, a daljim porastom intenziteta postiže se najveći učinak, **optimum** (**zasićenje** ili **satracija**) tog činitelja nakon čega je njegovo djelovanje preintenzivno i započinje djelovati inhibicijski, sve do letalnog učinka.



Unutar prirodnog ekosustava dolazi do jasne konkurencije između jedinki iste vrste prema lokalnim ekološkim faktorima (**intraspecifična kompeticija**) i između pojedinih vrsta (**interspecifična kompeticija**), ali i **kooperacije** koja može biti unutar grupe izoliranih jedinki (**Alleov efekt**) ili između jedinki različitih vrsta (**sinergizam**, **simbioza**).

Intenzitet djelovanja nekog abiotskog činitelja iznad optimalnog u agronomiji se označava kao **luksuzno** djelovanje npr. **luksuzna gnojidba** označava primjenu veće doze gnojiva od potrebne u konkretnim agroekološkim uvjetima. Optimizacija faktora prinosa, sukladno ekološkim uvjetima i potencijalu rodosti najznačajnije je pitanje primarne organske produkcije. Naime, povećanja intenziteta osvjetljenosti čvrsto i pozitivno korelira s ukupnom masom akumulirane organske tvari (**biološki prinos**) i nešto slabije s veličinom prinosa (**poljoprivredni prinos**), odnosno porast poljoprivrednog prinosa uz porast intenziteta osvjetljenosti prati samo do određene granice porast ukupne biološke mase. Omjer biološkog (ukupnog) i poljoprivrednog (**merkantilnog**) prinosa naziva se **žetveni indeks** (postotak "jestivog" dijela organske mase), a različit je ovisno o vrsti i kultivari (npr. kod pšenice je ~45% uz 600-700 klasova/m²). Taj fenomen proporcionalnog opadanja učinkovitosti pojedinog abiotskog činitelja s porastom njegovog intenziteta zapravo je posljedica međusobne čvrste povezanosti, odnosno jedinstva svih fizioloških procesa i njihove jasne

interakcije s okolišem. Teorijska (biokemijska i termodinamička) učinkovitost fotosinteze iznosi ~25%, međutim postotak konverzije sunčeve svjetlosti u energiju organskih spojeva ne prelazi kod viših biljaka u optimalnim okolnostima 15-20%, a u poljskim uvjetima našeg klimatskog područja realno iznosi 0,5-2%, ili čak i manje.



Rast biološkog i poljoprivrednog prinosa i učinkovitost svjetlosti

2.6. Stres

Vrlo značajan problem ekofizioloških istraživanja je pitanje kako biljke reagiraju na signifikantne odklone od optimalnih uvjeta okoliša i takve reakcije ekosustava se označavaju kao **fiziologija stresa**. **Biološki stres** je zapravo posljedica drastične ili štetne promjene u okolišu (**fizikalni stres**) koja se manifestira smanjenim rastom ili razvitkom biljaka, pri čemu pojam **biološka napetost** označava njihove smanjene ili promjenjene biološke funkcije. Npr. smanjenje svjetlosti (**akcija**) trenutno reducira intenzitet fotosinteze (**reakcija**) uz pojavu stresa, pa je u tom slučaju smanjenje fotosinteze zapravo stanje biološke napetosti. **Elastična biološka napetost** ne izaziva trajne posljedice i organizam se može vratiti u prethodno, normalno stanje nakon prestanka djelovanja činitelja izazivača stresa, dok **plastična biološka napetost** ostavlja trajne štete (npr. niska ili visoka temperatura, suša itd.). Živi organizmi mogu reagirati dvojako na stres, odnosno mogu biti u izvjesnoj mjeri tolerantni na stres ili ga pokušati izbjeći. Izbjegavanje stresne situacije najčešće podrazumjeva određenu **morfološku** ili **fiziološku adaptaciju** u jednoj generaciji. Npr.

biljka će izbjeći sušu ako razvije dovoljno dubok korijenov sustav, dok **tolerancija** pretpostavlja jasne morfološke, odnosno fiziološke promjene stečene kroz više generacija (npr. otpornost na sušu kserofita).

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

3. Ekološka kriza i poljoprivreda

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

Intenzivna poljoprivredna proizvodnja današnjice podrazumijeva "visoku" tehnologiju, uključujući i visok stupanj kemizacije. Luksuzno korištenje mineralnih gnojiva i nepotrebno visokih doza pesticida postupno mijenja prirodna svojstva tla, a preko podzemnih voda djeluje negativno i na širu životnu sredinu. Zbog toga se danas u poljoprivrednoj proizvodnji javljaju nove tendencije

koje pokušavaju očuvati prirodni okoliš smanjivanjem ili potpunim izostavljanjem "neprirodnih" inputa (mineralna gnojiva, pesticidi i dr.) te je sve više **zelenih**, pristalica očuvanja prirodne životne sredine, a pokret se širi i u proizvodnji tzv. "**zdrave hrane**", odnosno alternativnoj poljoprivredi.

3.1. Alternativni sustavi proizvodnje hrane

Nasuprot tradicionalnom načinu ratarenja s intenzivnom primjenom kemijskih sredstava, razvija se više tipova **alternativne poljoprivrede** pod različitim imenima (**organsko ratarenje, biološka poljoprivreda, biodinamička, ekološka, naturalna, bioproizvodnja, održiva ili obnovljiva = sustainable** itd.). Zajedničko svim tim načinima proizvodnje hrane je isključivanje ili drastično smanjenje primjene kemijskih sredstava zaštite, uporabe mineralnih gnojiva, regulatora rasta i aditiva stočnoj ishrani. Inzistira se na pravilnom plodoredu, korištenju biljnih ostataka, organskim gnojivima i zelenoj gnojidbi, uzgoju leguminoza i biološkim metodama zaštite od štetnika s ciljem održavanja i povećavanja efektivne plodnosti tla

Razlikuju se dva osnovna koncepta alternativne biljne proizvodnje: **organsko-biološka** (ili **ekološka**) i **biološko-dinamička agrikultura** (osnivač dr. *Rudolf Steiner*, austrijski filozof i istraživač). Prvi način je donekle kompromisan i češće u primjeni, dok se drugi rijeđe prakticira jer zahtijeva potpuno poštivanje prirodnih uvjeta uzgoja biljaka te čvrsto pridržavanje uputa za pripremu organskog gnojiva i komposta. Organska poljoprivreda isključuje upotrebu sintetskih gnojiva, pesticida, regulatora rasta i aditiva stočnoj hrani uz korištenje rotacije usjeva, primjene različitih biljnih i životinjskih ostataka kao gnojiva, sjetve leguminoza, zelene gnojidbe, primjenu mehaničke kultivacije, mljevenih stijena koje sadrže neophodne elemente ishrane i primjenu različitih bioloških tehnika zaštite usjeva.

U posljednje vrijeme u SAD-u (kongres: *Food, Agriculture, Conservation, and Trade Act of 1990 - FACTA, Washington*) se isključivo koristi izraz **održiva (obnovljiva) agrikultura (Sustainable Agriculture)** pod kojim se podrazumijeva poseban **filozofsko-ekološki** ("We must preserve the resource base that sustains us all..."), **ekonomski** ("If it is not profitable, it is not sustainable...") i **sociološki aspekt** ("The Quality of Life of Farmers, Farm Families and Farm Communities is important...") **integralne proizvodnje hrane** (integrirani sustav biljne i stočne produkcije na jednom mjestu).

Održiva poljoprivredna proizvodnja temelji se na sljedećim praktičnim aspektima:

- Redovita rotacija usjeva i obvezatno uvođenje leguminoza u plodored. Nakon leguminoza uzgaja se usjev s visokim potrebama prema dušiku, a nakon usjeva slabijeg i sporog rasta uzgajaju se usjevi koji snažnije suzbijaju korove. U plodoredu se također naizmjenično kombiniraju usjevi slabije i jače razvijenog korijenovog sustava, a ako je izvor vode ograničen i usjevi s visokim i niskim zahtjevima prema vodi. Ponavljanje pojedinih usjeva u plodoredu može uslijediti tek nakon dovoljno dugog razdoblja obzirom na njegovu osjetljivost prema bolestima i štetnicima. Dakle, rotacijom usjeva smanjuje se zakorovljenost, pojava bolesti, insekata i drugih zaštitarskih problema.
- Plan gnojidbe, pored obvezatnog uvođenja leguminoza u plodored, naglašava veću uporabu organskih gnojiva ili siderata (zelena gnojidba) zbog popravljivanja strukture tla uz potpuno izostavljanje ili pak bitno smanjenu količinu mineralnih gnojiva. Time se postiže prevencija erozije tla i ujedno onemogućava onečišćenje podzemnih voda uz popravljivanje fizikalnih, mehaničkih i agrokemijskih svojstava tla.
- Strategija zaštite usjeva je prirodna i neškodljiva za farmera, susjede ili konzumente. To uključuje integralne tehnike zaštite (**IPM - Integrated Pest Management**) kojima je ograničena (količinom i vremenom primjene) i reducirana uporaba pesticida uvođenjem monitoringa, odnosno praćenja i predviđanja pojave napada bolesti i štetnika, sjetvom otpornih kultivara, podesnim vremenom sjetve i korištenjem bioloških mjera zaštite. Pored rotacije usjeva, kao učinkovitog elementa zaštite, koristi se i izmjena mjera zaštite usjeva (mehaničke i biološke mjere), a kada je nužno primjenjuju se i sintetske tvari niskog rizika za ljude, životinje ili okoliš. Takav pristup je ekološki prihvatljiv, a smanjuje ulaganja jer se pesticidi koriste tek kao krajnje rješenje. Također, u plodored se uvode i usjevi koji suzbijaju korove alelopatskim djelovanjem (npr. zob i sirak).

U najnovije vrijeme javljaju se i kompromisni sustavi proizvodnje hrane, npr. **fitotehnologija** (Japan 1986.) koja objedinjuje biljnu proizvodnju, znanost o tlu i mehanizaciju zadržavajući visoku biološku produkciju visokog kvaliteta proizvedene hrane uz istovremenu zaštitu okoliša. Fitotehnologiju čine podsustavi: 1) prostor tlo-biljka-atmosfera u kome voda ima značajnu ulogu, 2) ekosustav

sa stokom, 3) upravljanje gospodarstvom i 4) sustav potrošnje i komercijalizacija proizvoda. Svaki podsustav funkcionira neovisno razmjenjujući energiju, masu, informacije, ali su istovremeno čvrsto povezani tako da je minimalna entropija sustava (energija koja se više ne može pretvoriti u rad) i minimalna količina otpada.

3.2. Transgene biljke, za i protiv

Biotehnologija označava komercijalno korištenje živih organizama ili njihovih produkata (u širem smislu) **kod kojih je namjerno manipulirano njihovom DNA** (u užem smislu). Biotehnologija se stoga često naziva i **genetski inženjering** pri čemu se podrazumjeva horizontalna manipulacija genima (između različitih organizama: biljke, životinje, insekti, bakterije itd.), uključujući i kloniranje.

Transgene biljke dobivene su introdukcijom strane DNA u biljno tkivo iz kojeg se regeneracijom (iz kulture tkiva) dobiju biljke koje sadrže stranu DNA. Transfer DNA se obavlja uz pomoć posrednika (najčešće patogeni i tumorski *Agrobacterium tumefaciens* (tkzv. *Ti plazmid*) ili *Agrobacterium rhizogenes* (tkzv. *Ri plazmid*)) ili unošenjem «gole» DNA (elektroporacija, PEG-posrednik, «upucavanjem» i dr.).

Može se navesti više razloga za uzgoj transgenih biljaka:

- Zbog porasta broja stanovnika na Zemlji potrebno je uz ovaj stupanj primarne proizvodnje hrane svake godine osigurati novih 4.000.000 ha,
- Godišnje se utroši više od sto milijardi dolara za zaštitu usjeva od parazita, bolesti, štetočina i korova,
- Genetskim inženjeringom se otvara široka mogućnost za farmaceutsku industriju (lijekovi, genska terapija) i proizvodnju drugih korisnih supstanci,
- Uzgojem biljaka otpornih na različite stresove okoliša, (visoka ili niska temperatura, salinitet tla, toksičnost teških metala, suša itd.), ili selektivno otpornih biljaka na herbicide ili biološke stresove (patogeni atak i sl.) znatno se proširuje areal poljoprivrednih tala i omogućuje veća proizvodnja hrane i

- Uzgojem transgenih životinja koje imaju veći prirast, bolji kvalitet, veća otpornost na bolesti itd. još više se može povećati količina hrane.

Također, postoji niz bojazni, ali i opravdanih sumnji u opasnost od transgenih biljaka koje se mogu sažeti u dvije kategorije:

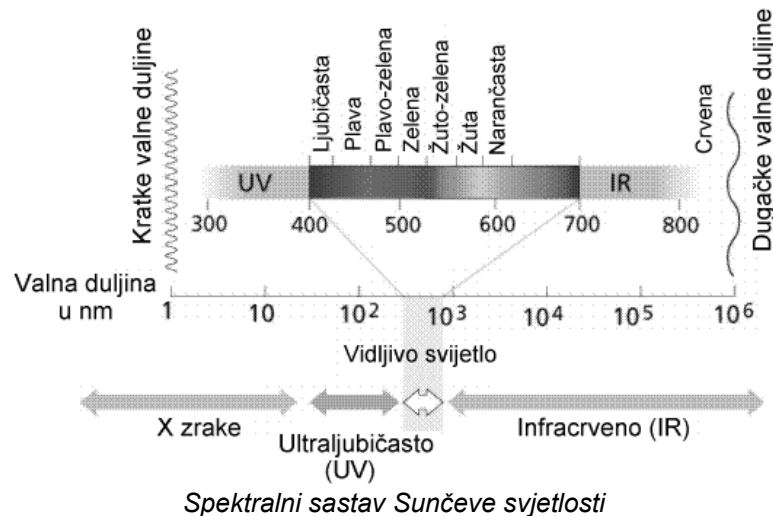
- 1) **Genetska polucija** (prijenos gena polenom, insektima, vjetrom, kišom, prehranom i dr. na druge organizme, biljke i životinje) i
- 2) **Pojava novih toksina i alergena** (npr. alergija na soju u Brazilu).

Stoga je genetski inženjering visokorizična tehnologija, naročito zbog slijedećih razloga:

- **Nepredvidljivost** - geni često pojeduju više funkcija pa njihovi sporedni efekti mogu biti nepoželjni ili pak štetni, posebno u novom okolišu. Uz to, sporedni efekt može biti ispoljen nakon duljeg vremena, tkzv. *long-term* efekt.
- **Nepoželjnost** - npr. biotech kompanije ulažu 60% sredstava za razvoj biljaka tolerantnih na herbicide što izaziva više nepoželjnih efekata:
 - a) korištenje sve toksičnijih herbicida,
 - b) sve veće onečišćenje okoliša i
 - c) proizvodnju kemijski onečišćene hrane.
- **Nekontroliranost** - novi geni mogu biti prenešeni na druge biljke, pa i korove što može u neposrednoj budućnosti rezultirati «*super korovima*», otpornim na sve poznate herbicide.
- **Ireverzibilnost** - to je najveća opasnost koju krije genetski inženjering jer se nepoželjan, štetan ili opasan transgeni organizam ne može vratiti u prethodno stanje, a lako se reproducira i nekontrolirano širi.

4. Fotosinteza

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



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

Fotosinteza koristi energiju vidljivog dijela svjetla (**fotosintetski aktivna radijacija, FAR**) da bi elektrone pokretala "uzbrdo", od vode do slabog akceptora ugljik(IV)-oksida (u daljem tekstu CO_2), te akumulacijom energije nastaju energetski bogati spojevi, organski lanci ugljika. Zelena biljka je prirodni i za sada

jedini sustav pomoću kojeg se usvaja ugljik iz zraka i koji svjetlost kontinuirano transformira u kemijski oblik energije, premda ima u novije vrijeme i laboratorijskih pokušaja oponašanja takovog sustava akumulacije svjetlosne energije.

Samo neznatan dio fotosintetske produkcije na Zemlji koristi se kao hrana, dio se koristi kao gorivo ili sirovina za industriju i dr. Velik je značaj ovog procesa za kruženje ugljika i drugih elemenata u prirodi. Kako je koncentracija CO_2 u atmosferi vrlo mala (0,03% volumno ili 0,04% težinski) svake godine 10% cjelokupnog CO_2 atmosfere reducira se do ugljikohidrata fotosintetskim organizmima.

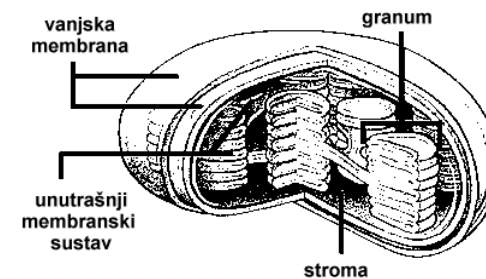
Fotosinteza je vrlo kompleksan set fizikalno-kemijskih reakcija podržan vrlo složenom organskom strukturom unutar kloroplasta i zbog toga je energetski relativno nisko efikasan proces. Npr., za sintezu molekule šećera potrebno je 30-ak različitih proteina i vrlo kompliciran sustav biomembrana. Teorijski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



4.1. Struktura kloroplasta

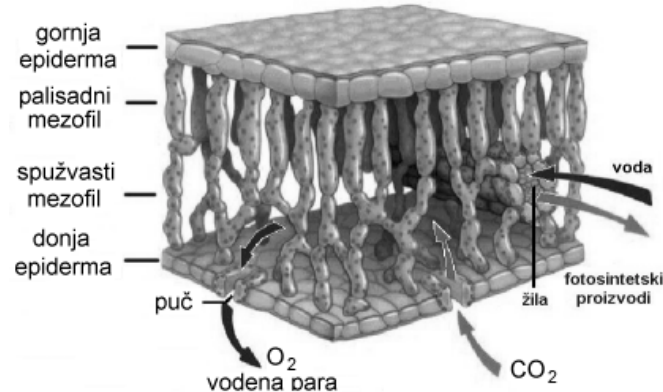
Kloroplasti su stanične organele, ovalnog ili elipsoidnog oblika, dužine 4-6 μm , širine 1-2 μm . Broj kloroplasta u stanici listnog parenhima je različit, ovisno o vrsti biljke i tkiva, starosti itd., a kreće se od nekoliko (spužvasti parenhim, mezofil) do 200 (palisadni parenhim).

Granularna građa kloroplasta



Kloroplasti su izvana obavijeni dvostrukom membranom (permeabilna vanjska i semipermeabilna unutrašnja). U unutrašnjosti se nalazi matriks (**stroma**) i veći ili manji broj lamela u obliku spljoštenih vezikula (**tilakoida**) koji su mjestimično agregirani u

paketiće (**granume**). Pojedini tilakoidi pružaju se kroz nekoliko grana, dok neke alge i više biljke osim **granalnih** imaju i **agranalne kloroplaste (dimorfizam)** kod kojih se lamele tilakoida pružaju paralelno po dužini kloroplasta. Postojanje dimorfnih kloroplasta utvrđeno je kod kukuruza u stanicama parenhimske sare (sloj stanica oko provodnih snopova).

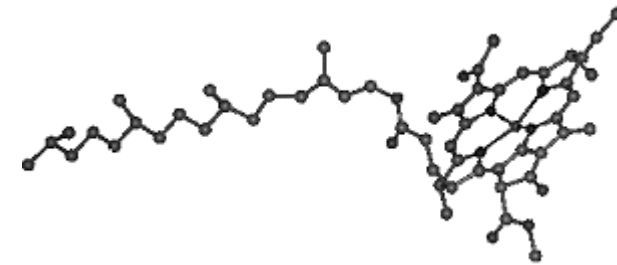


Shematski prikaz presjeka lista

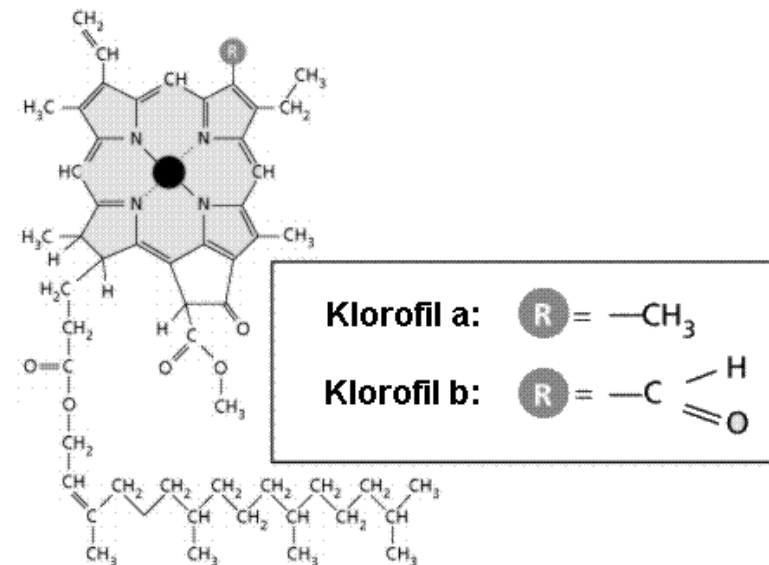
U unutrašnjosti kloroplasta nalazi se i veći broj **ribosoma** koji su manji od citoplazmatskih što ukazuje na postojanje autonomne DNK i RNK, odnosno **plastoma** (u jezgri se naziva **genom**). U kloroplastima se nalaze i škrobna zrna, **plastoglobule** i dr. **Kloroplastni pigmenti** vezani su na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

4.2. Kloroplastni pigmenti

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



Prostorna struktura molekule klorofila

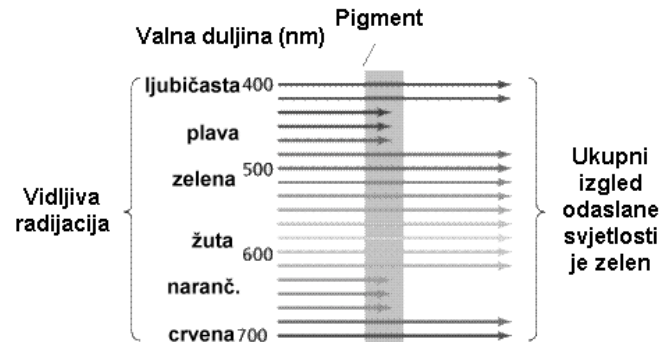


Kemijska građa klorofila

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

Sličnu strukturu s **porfirinskom jezgrom** imaju brojni važni spojevi u metabolizmu biljaka, životinja i čovjeka. Npr. **citokromi** (sadrži **hem**), **hemoglobin**, **katalaza** i **peroksidaza**, **kobalamin (vitamin B₁₂)** itd. **Fitolni lanac** molekule

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



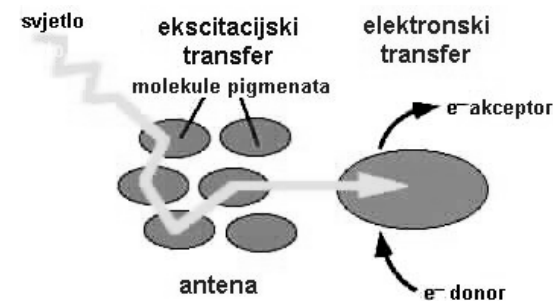
Zašto je boja lišća i drugih fotosintetski aktivnih organa biljke zelena

Spektar apsorpcije klorofila ima dva maksimuma i to jedan u plavom, a drugi u crvenom dijelu. Valne duljine zelene i žute svjetlosti uglavnom se reflektiraju što rezultira bojom klorofila koja je plavo-zelena (*klorofil a*) ili žuto-zelena (*klorofil b*). U novije vrijeme utvrđeno je da unutar crvenog područja postoji više *pikova* (maksimuma apsorpcije) što ukazuje na različite forme *klorofila a*, ovisno o vrsti proteinskog nosača (mjereno *in vivo*) i povezivanje molekula klorofila u dimere i trimere. Najvažniji pikovi su na 680 i 700 nm što je odlika posebnih formi *klorofila a* (**fotosustav I i II**).

U sastav **fotosustava** ulaze i **karotenoidi** koji se dijele na **karotene** i **ksantofile**. Po kemijskoj strukturi to su ugljikovodici, sastavljeni od 8 molekula **izoprena**, kondenziranih u dugački niz s više dvostrukih veza (**alkeni**) i s **jononskim prstenovima** na oba kraja. Poznato je više od 80 karotenoida, a zajednička im je osnovna građa **fitoen** (40 C atoma). Boja im je narančasta do žuta, a najpoznatiji od karotena su, **β -karoten** i **γ -karoten**, **likopen** itd. **β -karoten** je **provitamin vitamina A**. **Ksantofili** su oksidirani oblici **karotena** i sadrže kisik u okviru **hidroksilne, keto, epoksi, metoksi i karboksi** grupe. Poznati su **lutein** (*luteus*=žut), **violaksantin**, **neoksantin**, **zeaksantin**. Karotenoidi mogu vezati višak kisika (kod intenzivne osvjetljenosti) pa tako štite klorofile od **fotooksidacije**.

4.3. Funkcija kloroplastnih pigmenata i organizacija fotosustava

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



Antena sustav apsorpcije svjetlosti

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

4.4. Mehanizam i kemizam fotosinteze

Proces fotosinteze tradicionalno se dijeli na dvije faze: **svjetlu** i **tamnu**. Za reakcije svjetle faze potrebno je svjetlo, a tamna faza, iako ne zahtijeva svjetlo, odvija se paralelno sa svjetlom fazu. Svjetla faza odvija se u fotosintetskim membranama kloroplasta (*tilakoidnom sustav*), uz učešće pigmenata i sastoji se od **fotofizičkih** i **fotokemijskih reakcija**.

Fotofizičke reakcije obuhvaćaju:

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

Fotokemijske reakcije podrazumijevaju:

- transport elektrona (prenositelji su metal-ion kompleksi i aromatične grupe vezane na proteine),
- fotolizu (fotooksidaciju) vode i
- konzervaciju energije formiranjem primarnih produkata svjetle faze (ATP i NADPH) koji su potrebni za odvijanje tamne faze, tj. redukciju CO₂ do ugljikohidrata.

4.4.1. Svjetlosna energija

Svjetlost je oblik energije čija je priroda dvojna (*dualna*): **valna** i **korpuskularna**. Sastoji se od energetske čestice koje je *Einstein* nazvao **fotoni** koji se kreću u obliku vala različite valne duljine, ovisno o energiji koju imaju ($E=h\nu$). Fotoni veće energije imaju manju valnu duljinu i obrnuto. Vidljiva svjetlost predstavlja uski interval Sunčevog zračenja i sastoji se od valnih duljina koje registrira ljudsko oko i ujedno se podudara s fotosintetski aktivnom radijacijom (**FAR**). To su valne duljine od oko 390-760 nm (400-700 nm). Ispod 390 nm je ultraljubičasti (**UV**) dio spektra, a iznad 760 nm je infracrveni (**IR**) dio spektra, odnosno toplinsko zračenje koje u biljkama pretežito apsorbira voda. Smjesa svih valnih duljina u vidljivom dijelu spektra daje bijelu svjetlost.

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

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

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

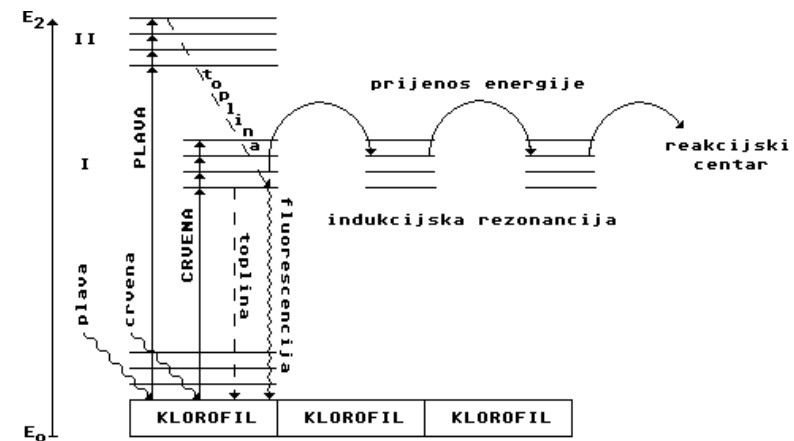
Fotosinteza - mehanizam fotosinteze pokreće fotosintetski aktivna radijacija (FAR) koja je ujedno i vidljivi dio svjetlosti,

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

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

4.4.2. Apsorpcija svjetlosne energije

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



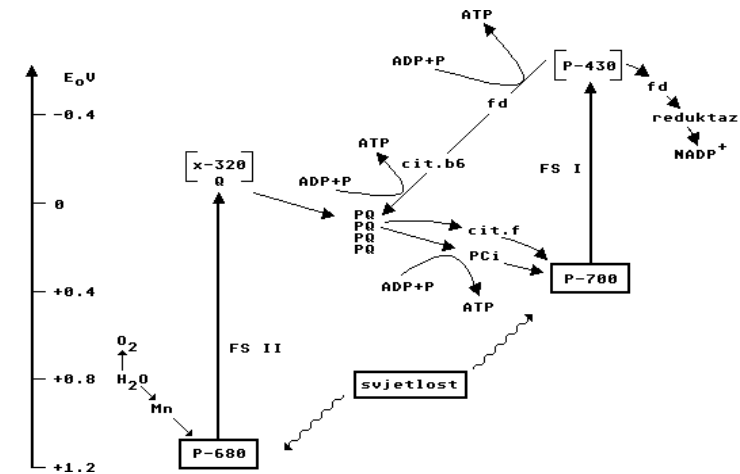
Ekscitacija elektrona svjetlošću

Samo određene valne duljine svjetlosti mogu ekscitirati specifične atome, jer energija kvanta mora biti bar tolika kolika je energetska razlika između unutrašnje i prve dostupne vanjske orbite, pa foton s energijom ispod tog *fotoelektričnog praga* ne može ekscitirati atom. Pobuđeni atomi ili molekule su vrlo nestabilni jer elektroni teže da se vrate u *osnovno*, nisko energetska stanje, pri čemu se usvojena energija oslobađa kao toplina ili svjetlost. **Fluorescencija** je emitiranje viška energije u obliku svjetlosti kada se elektron brzo vraća iz pobuđenog stanja, tzv. **singleta**, dok je **fosforescencija** pojava kada se elektron zadrži izvjesno vrijeme na višoj energetskoj razini, a zatim se vraća u osnovno stanje emitirajući svjetlost.

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

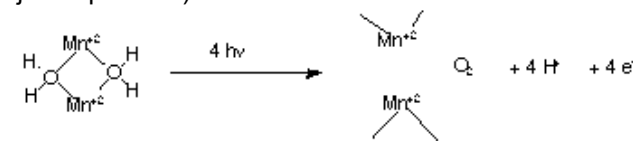
4.4.3. Svijetla faza fotosinteze

Oba fotosustava (FS I i FS II) funkcioniraju zajednički da bi podigli elektrone s razine *molekula donora elektrona* niskog potencijala (voda), do razine *akceptora visokog potencijala* (NADP^+). Razlika u potencijalu kreće se od +0.8 do -0.4 eV. Niz komponenti koje učestvuju u transportu elektrona uklopili su *Hill* i *Bendall* u tzv. "Z" shemu.



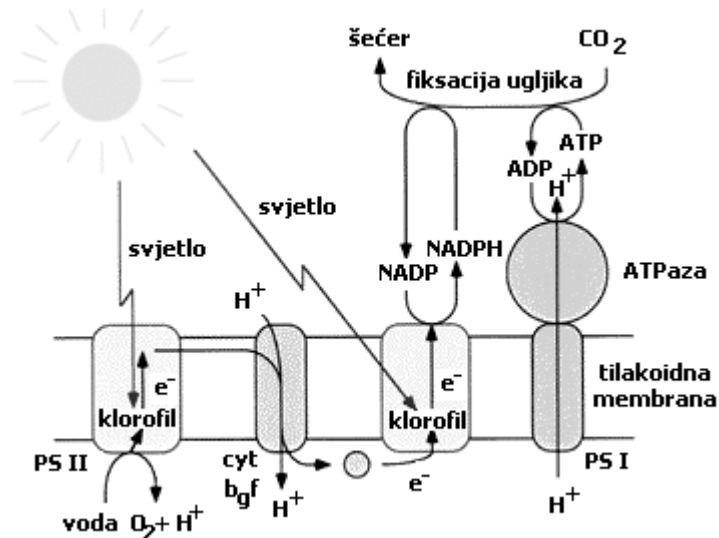
"Z" shema transporta elektrona

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



Elektrone nakon fotooksidacije vode prihvaća FS II uz redoks reakciju Mn(IV) u Mn(III) i dalje ih prenosi *akceptor* Q, koji se premješta niz gradijent potencijala u membrani tilakoida, zatim **plastokinon (PQ)** koji može prenijeti istovremeno dva elektrona i dva H^+ iz strome u unutrašnjost tilakoida. Prijenos je vrlo brz i pri visokom intenzitetu svjetlosti energetska fluks dostiže 600 eV/s. U lancu elektrona učestvuje nadalje **plastocijanin (PC)** koji elektrone prenosi na prazna mjesta u reakcijski centar FS I te se tako popunjavaju **elektronske rupe** nastale izbacivanjem elektrona iz FS I kojeg zahvaća primarni akceptor FS I (vezani **feredoksin**). Osnovni put je prijenos elektrona, tj. redukcija

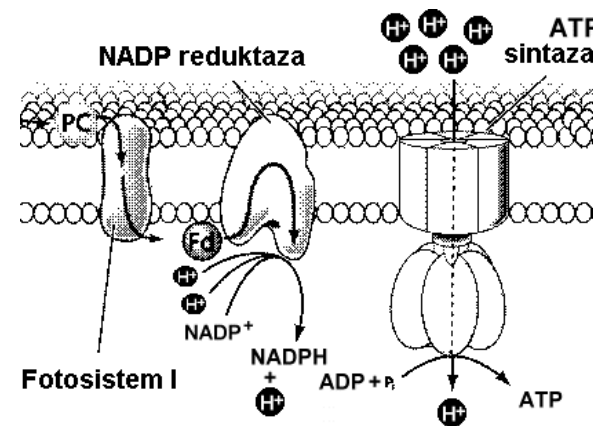
NADP^+ preko **slobodnog feredoksina (Fd)**, pri čemu uz učešće **NADP^+ -reduktaze** nastaje **NADPH** . To je tkzv. **necikličan** ili **linearan transport elektrona**.



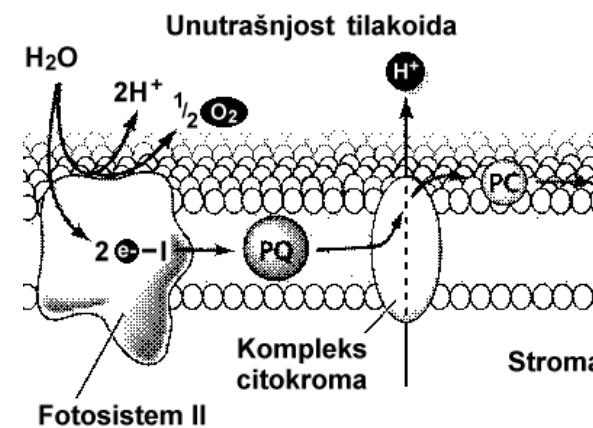
Hill & Bendall "Z" shema transporta elektrona

Također su mogući tzv. **cikličan** i **pseudocikličan transport elektrona** koji nisu povezani s transportom protona. **Cikličan transport** odvija se u **PS I** (koji se odvija kod svih fotosintetskih organizama), kada ne dolazi do redukcije NADP^+ , već se elektroni predaju prvo monomernoj formi klorofila (A_0), a zatim ih prihvaća **Fd** (mali FeS protein) i proslijeđuje **citokromu b6** preko kojeg se elektron vraća nazad u reakcijski centar **P-700 (FS I)** preko **PQ** i **citokroma f** ili **PC** (mali vodotopljivi Cu protein). Pri tom kretanju elektrona "nizbrdo", oslobođena energija koristi se za sintezu **ATP** u **cikličnoj fotofosforilaciji**.

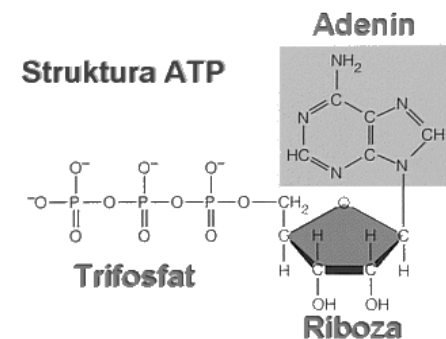
Kod **pseudocikličnog transporta** elektroni od vode, preko **PS II** i **PS I**, mogu biti prenešeni na kisik kao **terminalni akceptor**, umjesto na NADP^+ . Pri tom nastaje H_2O_2 , a kisik se ne izdvaja, nego se veže u tkzv. **Mehlerovoj reakciji** pod određenim fiziološkim uvjetima. H_2O_2 se u prisustvu katalaze razlaže ponovo do kisika i vode.



Cikličan transport elektrona u fotosistemu I



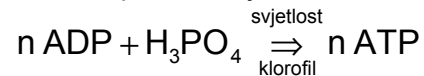
Necikličan transport elektrona u fotosistemu II



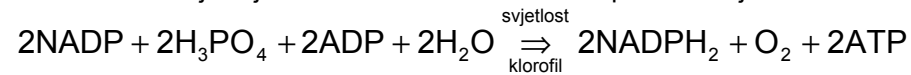
Kemijska struktura ATP

4.4.4. Fotosintetička fosforilacija (fotofosforilacija)

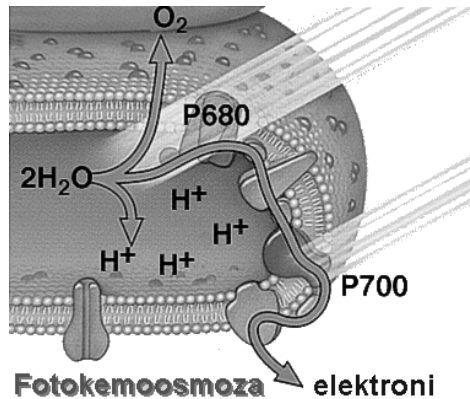
Fotofosforilacija je sinteza ATP u prisustvu svjetlosti, odnosno u fotokemijskim reakcijama u kojima se energija svjetlosti transformira u energiju kemijske (makroergijske) veze. Redukcijski proizvod **ciklične fosforilacije** je **ATP** koji nastaje oslobađanjem energije elektrona: 1) pri prelasku s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



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



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

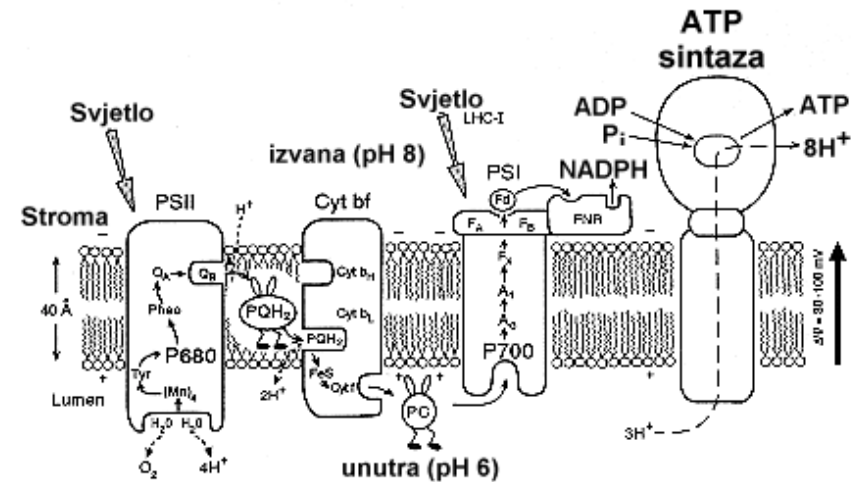


Princip kemiosmotske sinteze ATP

ATP-sintaze koja je vektorijalno vezana u membrani tilakoida.

Sinteza ATP koristi transport H^+ kroz membranu tilakoida iz **lokulusa** u stromu kloroplasta. Koncentracija H^+ u **lokulusu** povećana je zbog oksidacije vode i rada **plastokinona** u membrani tilakoida. Razlika je 2-3 pH jedinice, ili -12 do -18 kJ/mol protona, odnosno u stromi je koncentracija H^+ 100 do 1000 puta manja negoli u tilakoidnim kanalima. **Taj difuzijski gradijent koncentracije H^+** je pokretačka snaga (**proton-motorna sila**) **fotofosforilacije** (jednako i oksidativne fosforilacije u disanju). Sinteza ATP katalizira enzimatski kompleks

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



Suvremeni koncept fotokemiosmotske sinteze ATP

4.4.5. Tamna faza fotosinteze (Calvin-Bensonov ciklus ili redukcijisko-pentozo-fosfatni put - RPP)

Energija akumulirana u svjetloj fazi u spojevima ATP i NADPH nije stabilna i transformira se u energiju ugljikohidrata u tamnom dijelu fotosinteze (najzaslužniji istraživači su Melvin Calvin i Andrew Benson). Akceptor CO_2 u fotosintezi je **ribuloza-1,5-difosfat (RuBP)** koja nastaje iz **ribuloze-5-P** uz utrošak ATP. Asimilacijom CO_2 i molekule H_2O nastaju iz **RuBP** dvije molekule **3-fosfoglicerinske kiseline (3-PGK)** koja je **prvi intermedijarni produkt fotosinteze**. 3-PGK se uz utrošak ATP prevodi u **1,3-difosfoglicerinsku kiselinu** iz koje nastaje **3-fosfoglicerin aldehyd (3-PGA)** uz izdvajanje anorganskog fosfata. Slijedi transformacija dvije molekule 3-PGA u **fruktozu-1,6-**

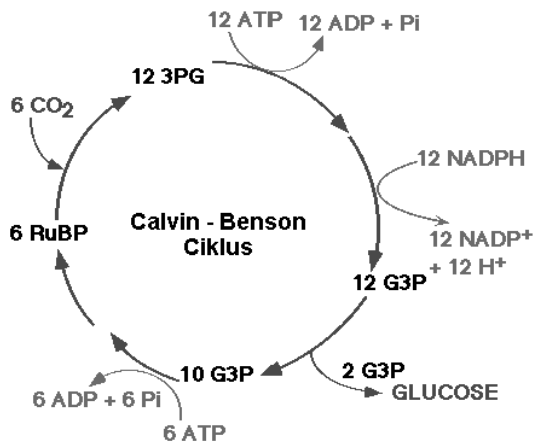
difosfat (F-1,6-P). Prethodno jedna molekula 3-PGA prelazi u **dihidroksiace-ton fosfat** koji zajedno s 3-PGA podliježe **aldolnoj kondenzaciji** u **F-1,6-P**.

F-1,6-P je polazni spoj u sintezi drugih šećera. Hidratacijom, uz odvajanje anorganskog fosfata, nastaje **fruktoza-6-fosfat (F-6-P)** iz koje **izomerizacijom** nastaje **glukoza-6-fosfat**. Da bi bila moguća ponovna asimilacija CO₂ potrebna je **faza regeneracije RuBP**. U toj fazi pojavljuje se niz intermedijera s 4, 5 i 7 C atoma. Prvo dolazi do reakcije F-6-P i molekule 3-PGA u kojoj **nastaje ksiluloza-5-fosfat** i **eritroza-4-fosfat (E-4-P)**. Slijedi reakcija E-4-P i F-6-P u kojoj **nastaje sedoheptuloza-7-fosfat** i **3-PGA**. Reakcijom ova dva spoja formiraju se dvije pentoze: **ksiluloza-5-fosfat** i **riboza-5-fosfat**.

Iz ovih međuprodukata obnavlja se polazni spoj **Calvin-Bensonovog ciklusa RuBP**. U osnovi, **Calvin-Bensonov ciklus** se sastoji iz tri faze:

1. **karboksilacija**: 6 CO₂ + 6 RuBP ⇒ 12 3-C šećera
2. **redukcija**: 2 3-C šećera ⇒ 1 glukoza
3. **regeneracija**: 10 3-C šećera ⇒ 6 5-C RuBP

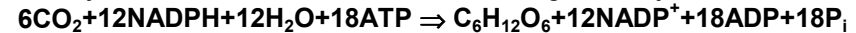
Efikasnost koverzije je oko 90% uz utrošak 2 NADPH i 3 ATP po molekuli CO₂. Osim izraza **Calvin-Bensonov ciklus** za sve ove reakcije u cjelini koristi se i naziv **fotosintetski ciklus redukcije ugljika**, odnosno **C-3 tip fotosinteze**, jer je prvi produkt šećer koji sadrži 3C atoma (3-PGA). Calvin-Bensonov ciklus odvija se u stromi kloroplasta. Najvažniji enzim **Calvin-Bensonovog ciklusa** je



Pojednostavljena shema tamnog dijela fotosinteze

ribulozadifosfat karboksilaza/oksidaza (rubisco), masivan protein (~550 KD) koja katalizira vezivanje CO₂ i univerzalan je katalizator te reakcije u svim fotosintetskim organizmima izuzev kod nekih bakterija. Osim tog značaja, čini se da je to najrasprostranjeniji protein na Zemlji (15-25% ukupne količine proteina u listu, 10.000.000 t na Zemlji) koji se sastoji iz 8 velikih podjedinica (katalitički centar) i 8 malih podjedinica (pomoćni skup).

Bruto jednačba kemizma Calvin-Bensonovog ciklusa je:



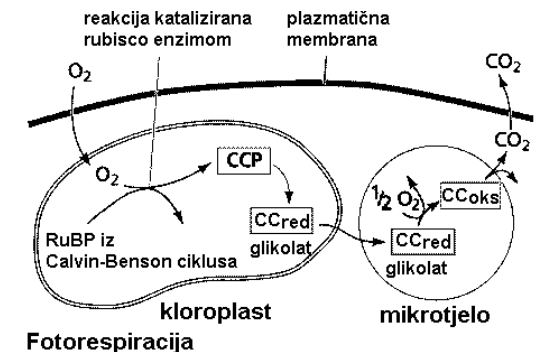
4.5. Fotorespiracija

Biljke koje pripadaju C-3 tipu fotosinteze imaju nižu neto fotosintezu u prisustvu kisika (**Warburgov efekt**). Naime, kod C-3 tipa biljaka, paralelno s fotosintezom odvija se i proces **fotorespiracije** (izdvajanje CO₂ na svjetlosti) koja je često intenzivnija negoli disanje u mraku. Taj proces, za razliku od prvog disanja u mitohondrijima, odvija se u **peroksizomima** (mikrotjela), a prema nekim mišljenjima i u kloroplastima.

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

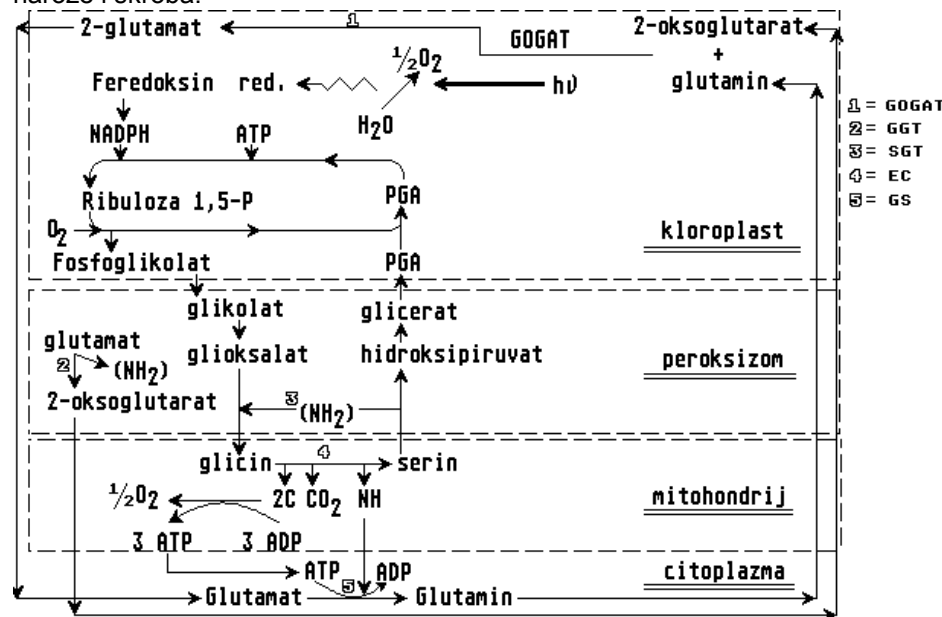
Glikolna kiselina je supstrat fotorespiracije. Ona difundira iz kloroplasta u **peroksizome** (mikrotjela) koji su u kontaktu s kloroplastima.

Oksidaza glikolne kiseline transformira je u **gliksalnu kiselinu** uz izdvajanje H₂O₂ koji neutralizira **katalaza** razlažući na vodu i kisik. Daljnji metabolizam **gliksilata** ide tako da se manji dio oksidira do CO₂ i **mravlje kiseline**, a veći dio se prevodi u **glicin transaminacijom**. Naime, **glicin** se prenosi u **mitohondrije**, gdje se dvije molekule kondenziraju



Kemizam fotorespiracije

u **serin**, uz izdavanje molekule CO_2 i NH_4^+ . Ova reakcija koja se odvija u mitohondrijima glavni je izvor CO_2 u fotorespiraciji. **Serin** se nizom reakcija prevodi u **3-PGK**, uz učešće **ATP** i **dezaminaciju**. Sve reakcije kojima se glikolna kiselina prevodi do 3-PGK nazivaju se jednim imenom **glikolatni put (metabolizam glikolata)**. Nastala 3-PGK u kloroplastima se uključuje u sintezu saharoze i škroba.



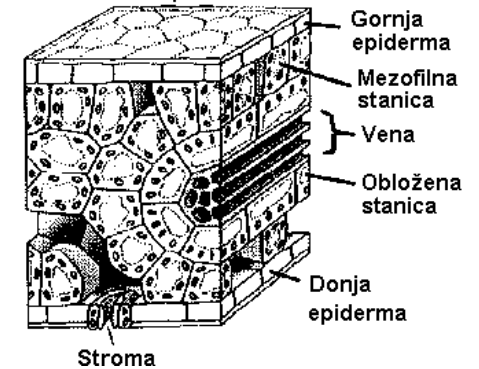
Metabolizam glikolata u fotorespiraciji

Fotorespiracijom se gubi u fotosintezi akumulirana energija pa je koeficijent iskorištenja svjetlosne energije kod C-3 tipa biljaka niži negoli kod C-4, koje upravo zbog toga, imaju zbog toga imaju često veći biološki prinos. Prema nekim istraživanjima primjenom inhibitora može se značajno smanjiti sinteza glikolne kiseline i proporcionalno povećati neto asimilacija CO_2 . Biljke C-4 tipa posjeduju autoregulaciju sinteze glikolne kiseline tako da transportiraju **malat** i **aspartat** iz mezofila u stanice omotača provodnih snopova koje sadrže **agranularne kloroplaste** gdje se brzom **dekarboksilacijom** ovih spojeva održava visoka koncentracija CO_2 u tim stanicama.

4.6. C-4 i drugi tipovi asimilacije CO_2

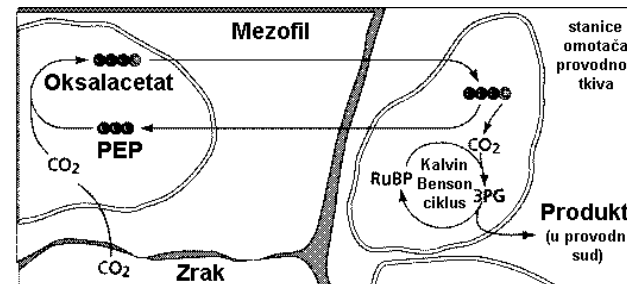
Kod nekih biljnih vrsta primarni produkt fotosinteze nije **fosfoglicerat** (3C atoma), već **malat** i **aspartat** (4C atoma). Specifično za ove biljke je također da imaju tzv. **kranz anatomiju**, tj. dvije vrste fotosintetskih stanica. Stanice mezofila ne razlikuju se od stanica kod C-3 tipa biljaka, dok stanice **parenhimske sare** (omotača provodnih snopova), osim uobičajenih **granularnih kloroplasta**, imaju i **agranularne**. U mezofilnim stanicama CO_2 se veže na **fosfofenol-pirogroždanu kiselinu (PEP)** pri čemu nastaje **oksal octena kiselina** od koje hidrogenacijom nastaje **malat** ili vezivanjem amonijaka malatom **aspartat**, dakle C4 spoj.

Raspored stanica u C4 listu



Kranz anatomija lista C4 tipa biljaka

Nastali primarni produkti s C4 atoma transportiraju se u stanice parenhimske sare gdje dolazi do **dekarboksilacije**, a nastala **pirogroždana kiselina** vraća se u mezofil, te nakon **fosforilacije**, uključuje u slijedeći ciklus kao PEP. Izdvojeni CO_2 dekarboksilacijom se u kloroplastima parenhimske sare uključuje u **Calvinov ciklus** iz kojeg se može izdvojiti 3-PGK te ponovo ući u ciklus asimilacije CO_2 u mezofilu.



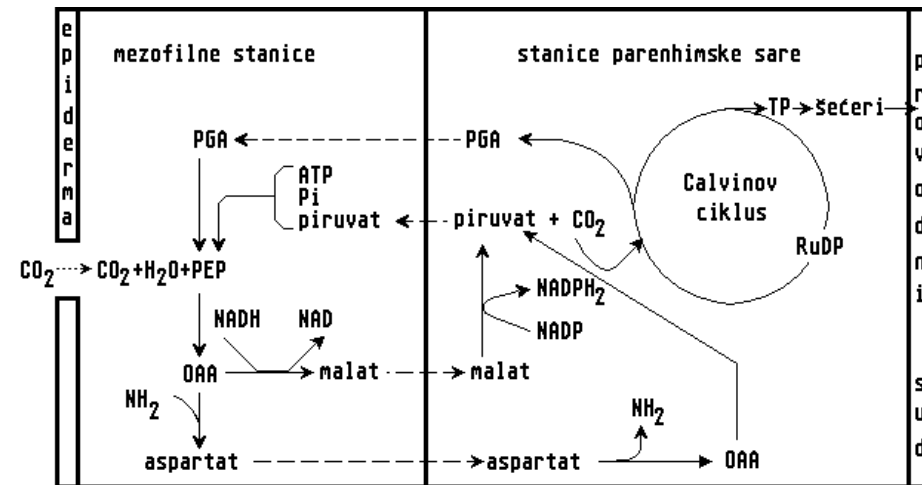
Lokalizacija C4 tipa fotosinteze

C-4 put asimilacije CO₂ ima nekoliko podvarijanti (ovisno od enzima koji učestvuju i produkta karboksilacije).

4.6.1. Podtipovi C4 fotosinteze

Kod kukuruza i sirka egzistira tzv. **NADP malični tip** C4 tipa fotosinteze, gdje se karboksilacija odvija u citoplazmi mezofilnih stanica, kloroplasti ovih stanica služe za sintezu ATP i NADPH (redukcijski ekvivalenti) za koji su potrebni za odvijanje Calvinovog ciklusa. Kako su kloroplasti parenhimske sare agranalni, aktivnost PS II je neznatna.

U **NAD-maličnom** tip fotosinteze osnovni produkt karboksilacije je **aspartat**, koji se transportira iz mezofila u parenhimsku saru gdje se dezaminira u **oksaloctenu kiselinu** i njenom dekarboksilacijom nastaje piruvat koji prelazi u **alanin** vezivanjem amonijaka. *Alanin* se vraća u mezofil gdje služi kao prekursor akceptora CO₂ (PEP). NADH služi za hidrogenizaciju *oksaloctene kiseline* pri čemu nastaje *malat* koji podliježe dekarboksilaciji do piruvata.



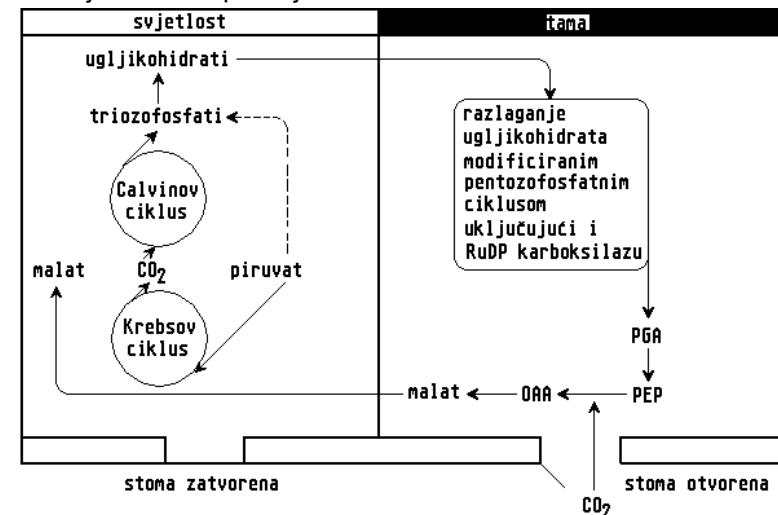
Kemizam C4 tipa fotosinteze

PEP-karboksilazni tip karakterizira karboksilacija PEP, a nastali *oksalacetat* u citoplazmi mezofila prelazi u *aspartat*, koji se transportira u parenhimsku saru, dezaminira u *oksaloctenu kiselinu* i slijedi dekarboksilacija do PEP posredstvom enzima *PEP-karboksikinaze*. Nastali PEP vraća se u mezofil i služi kao akceptor CO₂. Visoka aktivnost PEP-karboksilaze omogućuje usvajanje

veće količine CO₂ kod C-4 tipa biljaka, naročito pri niskim koncentracijama CO₂ i u uvjetima visoke temperature i intenziteta svjetla.

4.6.2. CAM - sukulentni metabolizam kiseline (Crassulacean Acid Metabolism)

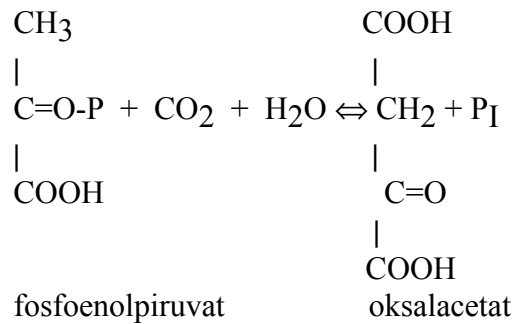
CAM tip fotosinteze otkriven je prvo kod biljaka iz porodice **Crassulaceae**. Asimilacija CO₂ odvija se tijekom noći jer su preko dana puči kod ovih biljnih vrsta zatvorene (zbog čuvanja vode). CO₂ se veže na organske kiseline, naročito jabučnu, koja se tijekom dana dekarboksilira oslobađajući CO₂ za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



Kemiza CAM tipa fotosinteze

4.6.3. Nefotosintetsko usvajanje CO₂

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



4.6.4. Fotosinteza mikroorganizama

Modrozeleni alge su aerobi, dok fotosintetske bakterije imaju anaerobnu fotosintezu u kojoj ne dolazi do izdavanja O_2 . Purpurne bakterije kao donor elektrona koriste sumpor(II)-vodik ili tiosulfat, a zelene koriste molekularni vodik. Bakterije za fotosintezu koriste različiti dio spektra u odnosu na više biljke i imaju drugačije fotosintetičke pigmente od viših biljaka.

4.7. Pokazatelji fotosinteze

Teorijski energetska minimum fotosinteze je 8 kvanta svjetlosti (po četiri za svaki fotosustav = 1400 kJ crvene svjetlosti) za svaki CO_2 (480 kJ/mol) pa je najveća teorijska efikasnost konverzije svjetlosti 34% (22.4%). Međutim, u poljskim uvjetima našeg podneblja **prosječna godišnja efikasnost je ~0,5%** za kukuruz, pšenicu i dr. usjeve, jer na intenzitet fotosinteze utječe vrlo velik broj biotskih i abiotskih činitelja kao što su koncentracija klorofila, veličina, trajnost i zdravstveno stanje asimilacijske površine, prostorna orijentacija lišća, aktivnost enzima fotosinteze i disanja, svojstva provodnog tkiva, intenzitet osvjetljenosti, temperatura, raspoloživost vode i biogenih elemenata i dr.

Pokazatelji fotosinteze su slijedeći:

- 1) **Intenzitet (brzina) fotosinteze** je količina usvojenog CO_2 po jedinici površine lista u jedinici vremena,
- 2) **Fotosintetska efikasnost** je odnos između akumulirane i apsorbirane energije,

- 3) **Produktivnost fotosinteze** je količina stvorene organske tvari po jedinici lisne površine u određenom vremenu,
- 4) **Biološki prinos** je ukupna masa organske tvari po jedinici površine tla dok je **poljoprivredni prinos** masa organske tvari određenih biljnih organa zbog koje se biljka uzgaja. Produktivnost fotosinteze ovisi o djelotvornosti sustava "source" \Leftrightarrow "sink", odnosno uzajamnih odnosa između fotosintetskih tkiva i organa te mjesta potrošnje, odnosno pohranjivanja asimilata,
- 5) **Koeficijent efikasnosti fotosinteze** je odnos čiste produktivnosti fotosinteze i usvojenog CO_2 ,
- 6) **Koeficijent poljoprivredne efikasnosti fotosinteze** je odnos mase suhe organske tvari u poljoprivrednom dijelu prinosa i ukupne organske tvari (biološki prinos) (PP/BP),
- 7) **Koeficijent energetske efikasnosti** je odnos količine usvojenog CO_2 po jedinici površine usjeva i količine primljene svjetlosne energije,
- 8) **Kompenzacijska točka** je kad je intenzitet fotosinteze jednak intenzitetu disanja, tj. količina usvojenog CO_2 jednaka je količini izdvojenog O_2 i
- 9) **Neto fotosinteza** je intenzitet fotosinteze umanjen za intenzitet disanja.

4.8. Fotosinteza i prinos

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

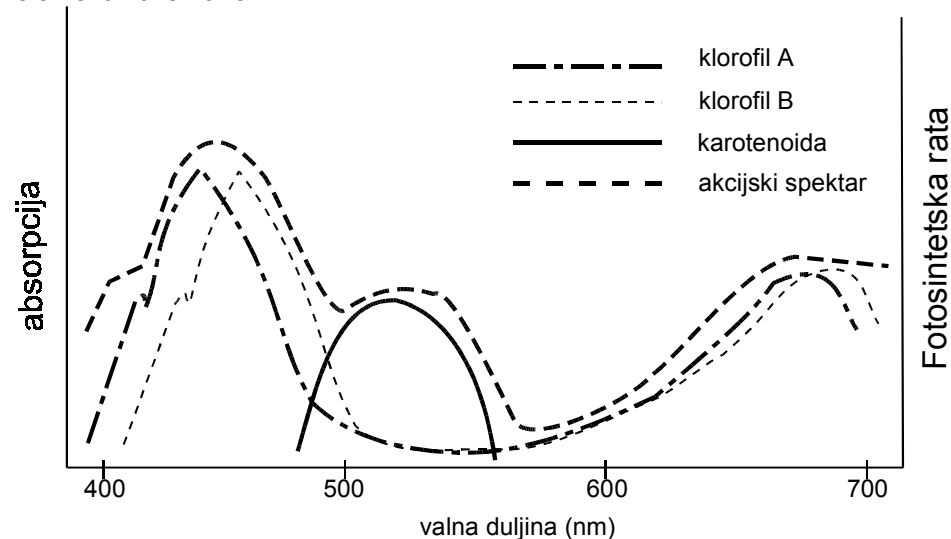
$$I = I_0 \exp(-kL)$$

gdje je I = zračenje; I_0 = zračenje iznad usjeva, k = koeficijent ekstinkcije (npr. 0,4 za *erektofilno* lišće do 0,8 za horizontalan položaj lišća), a L = LAI u $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$. Stoga je fotosinteza usko povezana s visinom usjeva, LAI, položajem i rasporedom lišća, gustoćom usjeva i rasporedom biljaka.

4.8.1. Biotski činitelji

Koncentracija klorofila u lišću rijetko je uzrok smanjenom intenzitetu fotosinteze te se rijetko može utvrditi njena značajna i pozitivna korelacija s neto produkcijom, izuzev u uvjetima niske osvjetljenosti (npr. gust usjev). Međutim, slaba opskrbljenost nekim biogenim elementima (Fe, Mg, N i dr.) izaziva pojavu **kloroze** i pad intenziteta fotosinteze što je posljedica nepostojanog **asimilacijskog broja** (mg CO_2 /mg klorofila/h), npr. kad je koncentracija pigmenta relativno niska (jesen).

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



Spektar apsorbicije Sunčeve svjetlosti kloroplastnim pigmentima

Pored indeksa lisnatosti često se upotrebljavaju parametri **LAd** (*leaf area density* = površina lišća u jedinici volumena), **LAR** (*leaf area ratio* = omjer ukupne površine lista jedne biljke i njene suhe tvari), **SLA** (*specific leaf area* = specifična lisna površina) je omjer lisne površine i njene svježe ili suhe mase pa taj parametar ukazuje na anatomiju lišća (kultivari niže **SLA** obično imaju veći intenzitet fotosinteze zbog veće količine mezofila). Dužina trajanja lišća (**LAD** = *leaf area duration*) često je u najvećoj korelaciji s visinom prinosa prema ostalim parametrima lisne površine. Postojanost i trajnost asimilacijske površine nasljedno je svojstvo, a ukazuje na sintezu i obnavljanje proteina, kloroplastnih

pigmenata, hormona itd. Međutim, dužina života lišća nije jednaka u svim etapama razvitka (npr. kod pšenice iznosi 30-60 dana) i na svim pozicijama. Položaj lišća u prostoru (posebno donjeg) i indeks lisnatosti određuju **svjetlosni režim usjeva**, pa ispitivanja pokazuju da kultivari i hibridi s uspravnijim lišćem bolje podnose zasjenjivanje, odnosno veći sklop i često imaju veći intenzitet i efikasnost fotosinteze uz veći poljoprivredni prinos. Biljke će najviše svjetlosti apsorbirati kad je lišće pod kutom $30-60^\circ$ jer će tada, zbog dnevne promjene kuta Sunčeve svjetlosti, dio listova uvijek biti osvijetljen pod kutom od 90° . Kod visokih usjeva, npr. kukuruza, povoljnije je da gornje lišće ima uspravniji (*erectifilan*), a donje više položen (*horizontalan*) smještaj.

Mlađe lišće je fotosintetski aktivnije od starijeg, ali najveći dio fotosintata koristi za vlastiti rast, dok starije lišće postupno gubi fotosintetsku sposobnost te je najaktivnije **fiziološki zrelo lišće** (~2/3 od najveće površine lista). Međutim i drugi zeleni organi doprinose ukupnoj fotosintetskoj produkciji, npr. na klas pšenice otpada ~30% (s osjem i više) koliko i na najviši list (*zastavičar*). Kod kukuruza najznačajniji su listovi odmah iznad i ispod klipa, kod suncokreta vršni listovi u fenofazi naljevanja zrna itd.

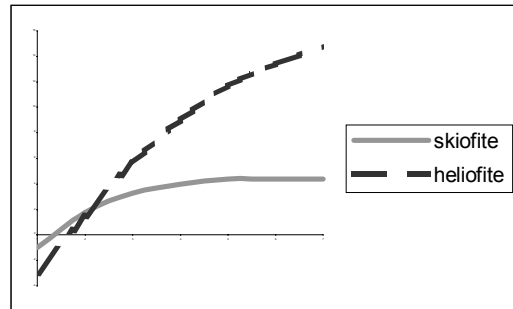
Dnevni ritam fotosinteze obično pokazuje maksimum sredinom dana, ali kod visoke osvijetljenosti i temperature zbog zatvaranja stoma česta su dva maksimuma, jedan veći u jutro i drugi manji predveče. Godišnji ritam fotosinteze usko je vezan s promjenom godišnjih doba, ali u tropskim područjima ipak većina biljaka pokazuje jasnu sezonsku dinamiku.

4.8.2. Abiotski činitelji

Svjetlost utječe na na fotosintezu intenzitetom i kvalitetom. Prema potrebi za svjetlom biljke se dijele na **heliofite** (ne trpe zasjenjivanje) i **skiofite** (biljke sjene) u koje spada većina korovskih vrsta.

Porastom intenziteta osvijetljenosti raste i potreba za CO_2 i to kod **heliofita** gotovo linearno, a **skiofite** brzo dolaze u područje saturacije svjetlom. Stoga **skiofite** dospjevaju u **kompensacijsku točku** između 250 i 100 lx, a **heliofite** između 2000 i 500 lx (najčešće 800-500 lx). Ratarske biljne vrste za normalan rast i razvitak zahtijevaju znatno veće intenzitete osvijetljenosti iznad kompensacijske točke pa kukuruz zahtijeva 25000 lx, pšenica i ječam 6000 lx, duhan 8000 lx, grašak 3000 lx, vinova loza 20000-30000 lx itd. Dnevni intenziteti osvijetljenosti (vedar dan i čista atmosfera) dostižu 80000-120000 lx pa biljke za

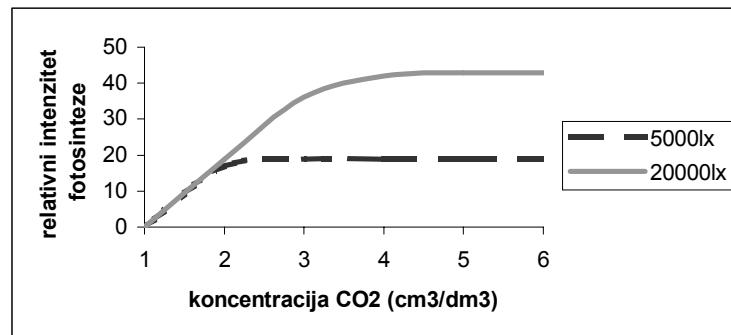
fotosintezu najvećim dijelom koriste difuznu svjetlost unutar usjeva intenziteta 5000-15000 lx.



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

Krivulja neto fotosinteze heliofita i skiofita

Spektralni sastav svjetlosti značajno utječe na fotosintezu, a posebno je važan pri uzgoju biljaka u zatvorenim prostorima (staklenici, plas-tenici, hidroponi, aeroponi i dr.). Promjena Sunčevog spektra vezana je za doba dana, godišnje doba i atmosferske prilike. Pri niskim položajima Sunca svjetlost prolazi kroz deblji sloj atmosfere koja rasijava jače kraće valne duljine (plava svjetlost) pa na Zemlju dopijeva više crvenog dijela spektra. Zbog toga je kod nasada (voćnjaci, vinogradi) važan i smjer redova (najbolje sjever-jug) zbog podjednake osvjetljenosti obje strane reda biljaka, dok kod usjeva pravac redova istok-zapad omogućuje svim biljkama isti spektralni sastav, ali nejednaku osvjetljenost obje strane reda. Zapaženo je da crveni dijelovi spektra utječu na pojačanu sintezu škroba i estera, a plavi na veći sadržaj proteina i slobodnih aminokiselina.



Intenzitet fotosinteze pri različitim konc. CO₂ u atmosferi

Koncentracija CO₂ mijenja se unutar usjeva ovisno o intenzitetu njegove asimilacije i po danu je u prizemnom dijelu atmosfere prosječno za 12% niža pa unutar usjeva padne često i na 0,01%, posebno kad nema strujanja zraka (*konvekcija*). To kod C3 tipa fotosinteze lako dovodi biljke u kompenzacijsku točku, pri čemu je obično i fotorespiracija intenzivnija pa je prirast suhe tvari često jako umanjen. Usjevi tijekom dana usvajaju velike količine CO₂, npr. uz LAI = 3 prirast suhe tvari/ha iznosi 300-450 kg ili 600-900 kg CO₂. Otuda proračuni pokazuju da na Zemlji kroz 250 godina sav CO₂ prođe kroz proces fotosinteze, a bez mikroorganizama razarača organske tvari sav ugljik atmosfere bio bi potrošen za 40 godina. Količina CO₂ koja se oslobodi **zemljišnim disanjem** na obrađenom tlu iznosi 80-900 mg CO₂/m²/h (ovisno o uvjetima koji vladaju u tlu: temperatura, vlaga, pH, količina organske tvari itd.). Jedan dio oslobođenog CO₂ potječe od disanja korijenja biljaka (1/3), manji dio od disanja životinja, a najveći dio emitiraju mikroorganizmi. Pri niskoj osvjetljenosti biljke za potrebe fotosinteze iskoriste do 70% CO₂ oslobođenog u procesu disanja. Porast fotosinteze ide sve do koncentracije od 2% CO₂ u atmosferi (praktično je iskoristivo u staklenicima), ali se saturacija zapaža najčešće između 0,18 i 0,35% ovisno o intenzitetu svjetlosti.

Sagorjevanjem fosilnih goriva u atmosferu dospjeva godišnje 25 milijardi tona CO₂, pa se predviđa da će u narednih 30-ak godina koncentracija CO₂ porasti na 420 ppm što će izazvati prosječni rast temperature na Zemlji za 1^oC, a na polarnim kapama čak za 3^oC uz velike probleme zbog porasta visine mora i jače promjene klime. Povećanje koncentracije CO₂ u atmosferi izaziva efekt **staklenog vrta**, jer veće valne duljine svjetlosti, reflektirane od površine Zemlje, odbijaju se nazad prema površini Zemlje i izazivaju veće zagrijavanje uz postupnu promijenu klime i porast ukupne biomase što utječe na homeostazu čitave biosfere uključujući i biociklus mora. Naime koncentracija CO₂ u morskoj vodi iznosi 0,6 g/dm³ vezanog u obliku bikarbonatnog iona (HCO₃⁻).

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

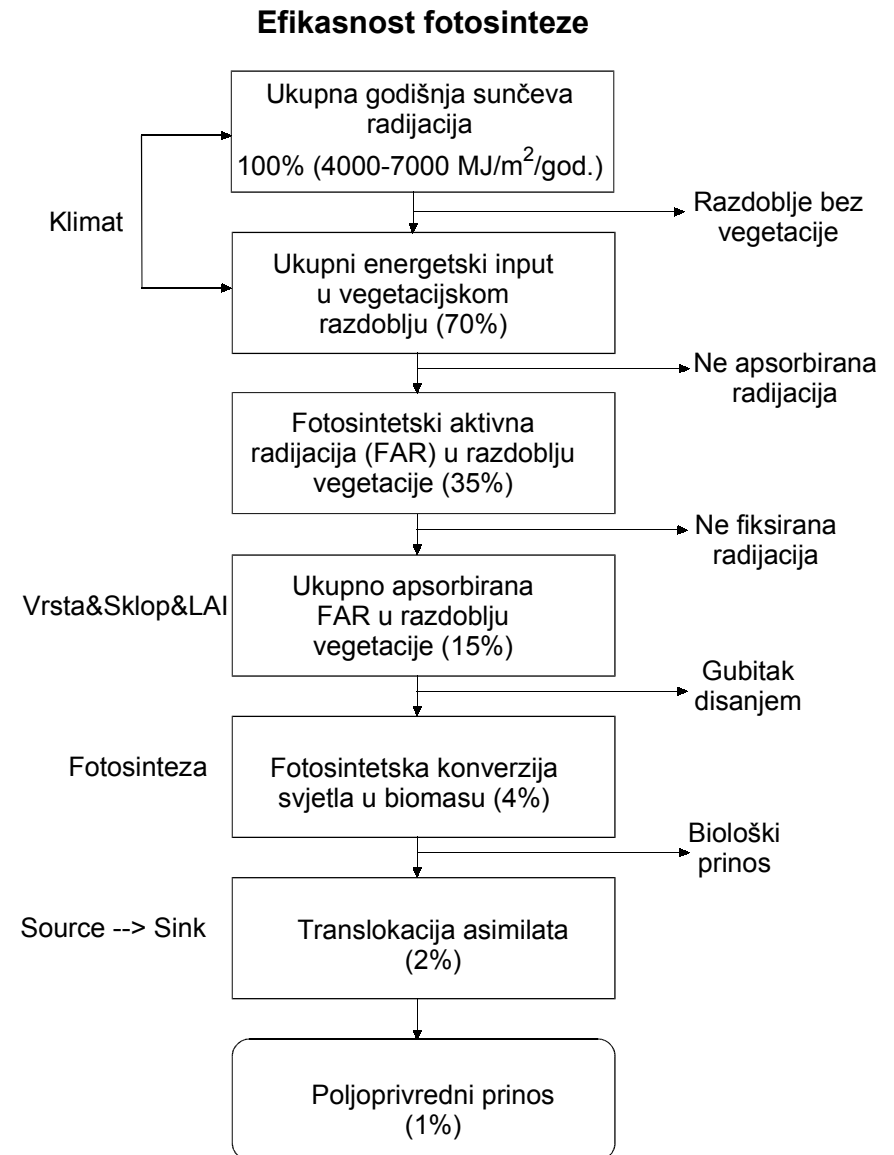
Utjecaj temperature je vrlo složen jer djeluje različito na svjetli i tamni dio fotosinteze. Naime, temperatura ne utječe na svjetlu fazu (fotofizikalni i fotokemijski dio fotosinteze), dok je *Calvin-Bensonov ciklus* izrazito ovisan o temperaturi (Q = 2-3). Zbog toga, porastom temperature uz dobru

raspoloživost CO₂ i dovoljnu osvjetljenost, fotosinteza raste sve do granice inaktivacije enzimatiskog sustava temperaturom (>40°C) što je pak različito za biljne vrste i jako ovisi o opskrbljenosti biljaka vodom i duljine adaptacije na nepovoljne uvjete. Oimalna temperatura biljaka umjerenog klimata je ~30°C, arktika i antarktika ~15°C, a pustinskih biljaka čak >45°C. Pošto je neto fotosinteza jedanaka bruto fotosintezi umanjenoj za disanje, porastom temperature jako raste disanje (enzimi koji stimuliraju oksidacije otporniji su na više temeprature od reduktaza) što također smanjuje neto produkciju. Smatra se da je u osvjetljenom lišću mitohondrijalno disanje djelom inhibirano (*Kok efekt*) pa izdvajanje CO₂ pri visokim temperaturama uglavnom raste na račun fotorespiracije koja može umanjiti neto fotosintezu čak do 50%.

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

Intenzitet fotosinteze najuže je povezan s neto produkcijom, iako i drugi činitelji (LAI, LAD, fotorespiracija, efikasnost transporta asimilata i dr.) jako utječu na visinu prinosa. Od bruto produkcije značajan dio se potroši u procesu disanja, dio izgubi u konverziji tvari, ispiranju kišom ili izlučivanjem u tlo kroz korijen. **Čista produktivnost fotosinteze** obuhvaća pored asimilacije i usvojene mineralne tvari i vodu koji se ugrade u organsku tvar. Ukupno sintetizirana organska tvar za razdoblje vegetacije čini **opću energetske bilancu** biljaka koja jako zavisi i od rashoda, npr. transpiracija može odnijeti 50-70% ukupno akumulirane Sunčeve energije.

S poljoprivrednog aspekta manje je značajna ukupno sintetizirana organska tvar, već koliki dio otpada na poljoprivredni prinos, odnosno koliki je **žetveni indeks** na koji snažno utječe mineralna ishrana (posebno dušikom), raspoloživost vode, svojstva kultivara itd. Npr. žetveni indeks kukuruza porastao je od ~10% (stare sorte) na 40-50% kod novih hibrida. Između visine biološkog i poljoprivrednog prinosa postoji pozitivna korelacija samo do izvjesne granice iznad koje se smanjuje žetveni indeks. Stoga dobra energetska bilanca usjeva zahtjeva da tlo bude što dulje pod vegetacijom, da se asimilacijska površina što prije formira i da raspored biljaka omogućuje dobru osvjetljenost svih listova.



5. Disanje

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

Energija se podvrgava osnovnim zakonima termodinamike:

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

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

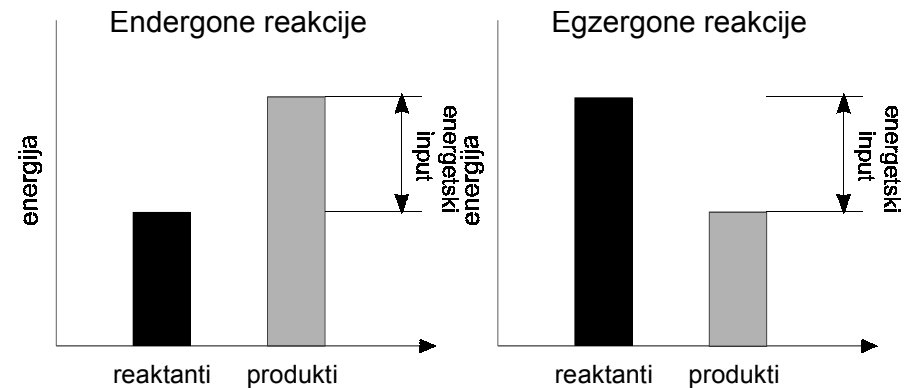
Kinetička energija je “energija kretanja” (npr. kinetička energija difundirajućih čestica), dok se **potencijalna energija** može osloboditi pod određenim uvjetima pa se može označiti kao energija pozicije ili uvjeta.

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

Katabolizam označava prosese u kojima se razlažu složene molekule, proizvodi i akumulira energija. To su procesi disanja (**aerobni katabolizam**) i fermentacija (**anaerobni katabolizam**). **Anabolizam** su procesi u kojima se sintetiziraju složenije molekule za što troše energiju ATP.

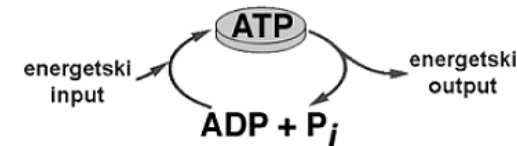
5.1. Stanično disanje

Sve kemijske reakcije u stanici praćene su energetskim promjenama i dijele se na **endergone** (zahtjevaju energetski input) i **egzergone** (oslobađaju višak energije).



Energetske promjene endergonih i egzergonih reakcija

Energija oslobođena iz “nestabilnih” molekula (potencijalna energija) u egzergonim reakcijama koristi se za “aktivaciju” stabilnih molekula i “pogon” endergonih reakcija, odnosno odvijanje fizioloških procesa. Međutim, mjesta dobivanja energije i njene potrošnje najčešće su udaljeni zbog organizacije stanice i regulacije procesa, odnosno **kompartmentnosti stanice** pa se energija “konzervira” u obliku kemijske energije **ATP**, koji je svojevrsna univerzalna



Uloga ATP u fiziološkim procesima

“energetska valuta”. Direktnom hidrolizom nestabilne fosfatne veze nastaje **ADP** uz oslobađanje toplinske energije (-7.3 kcal/mol), a prijenosom **terminalne fosfatne grupe** enzimskom katalizom na

druge spojeve oni se “**aktiviraju**” (**fosforiliraju**), odnosno tada sadrže dovoljno slobodne energije

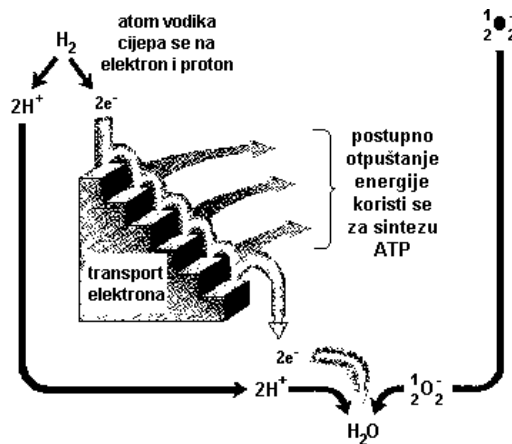
da “preskoče” **energetsku barijeru** i stupe u reakciju. Stanično disanje je otuda postupno (enzimatsko) razlaganje složenih molekula do CO_2 i H_2O uz oslobađanje energije “rearanžiranjem” elektrona unutar kemijskih veza u nizu oksidoredukcijskih koraka. **Neto reakcija disanja** je:

$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \Rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} + \text{energija}$ (-2880 kJ/mol glukoze), a cjepaju se lanci ne samo ugljikohidrata, već masti, organskih kiseline, rezervnih proteina, ili čak i konstitucijskih proteina kad visokoenergetskih molekula nedostaje.

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

5.2. Oksidacijsko-redukcijske reakcije u metabolizmu

Oksidacijsko-redukcijske reakcije (**redoks reakcije**) su posebna vrsta kemijskih reakcija koje uključuju djelimičan ili potpun transport elektrona od jednog reaktanta na drugi. **Oksidacija je djelimično ili potpuno oslobađanje (gubitak) elektrona, a redukcija djelimično ili potpuno primanje elektrona.** Transfer elektrona zahtjeva **donor (davatelj)** i **acceptor (primatelj)** tako da se donor oksidira, a akceptor reducira: $Xe^- + Y \rightarrow X + Ye^-$ (X = tvar koja se oksidira, odnosno **reducens** jer reducira tvar Y; Y = tvar koja se reducira, odnosno **oksidans** jer oksidira tvar X).



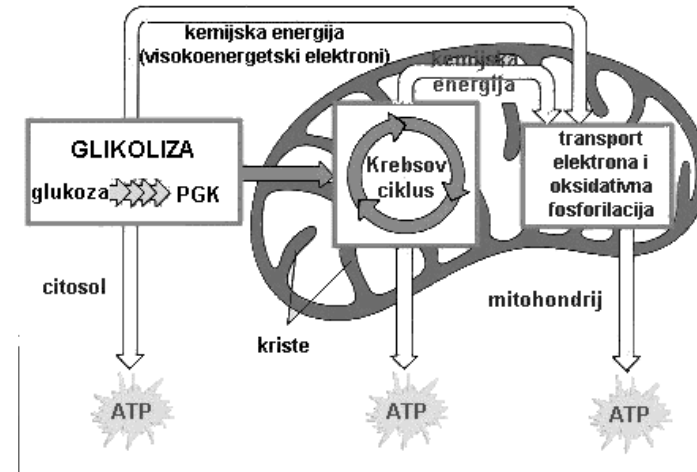
Postupna konverzija energije elektrona u kemijsku

elektronima premještaju se i protoni (H^+) uz pomoć posebnih akceptora elektrona i protona (**NAD⁺ = nikotinamid adenin dinukleotid** i **FAD = flavin**

adenin dinukleotid). U oksidaciji glukoze NAD⁺ funkcioniра kao oksidans zahvatajući elektrone, a reakciju katalizira enzim **dehidrogenaza** uklanjajući 2 elektrona i 2 protona iz supstrata disanja i predaje 2 elektrona i samo 1 proton, otpuštajući jedan proton u citoplazmu: $XH_2 + NAD^+ \rightarrow X + NADH + H^+$ (X = različiti supstrati disanja; NAD⁺ = oksidirani koenzim neto pozitivnog naboja; NADH = reducirani koenzim električno neutralan)

Stadiji staničnog disanja su:

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

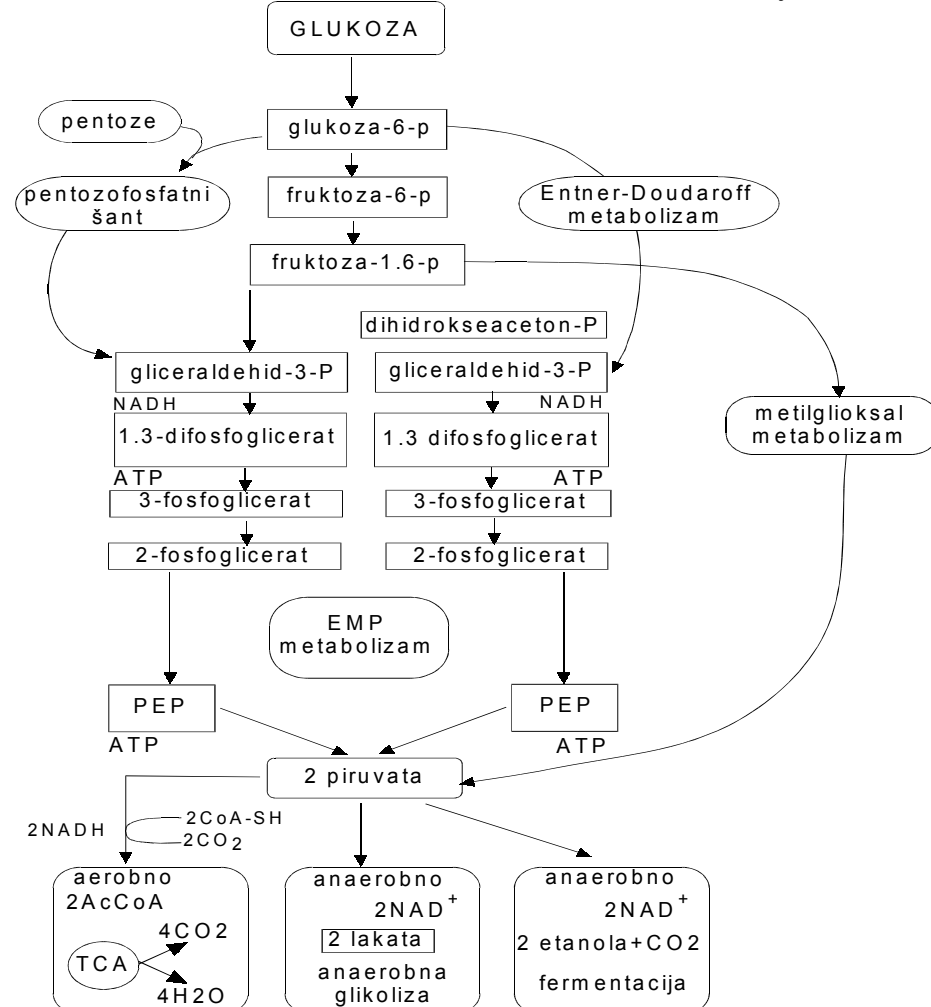


Povezanost dijelova procesa disanja

5.3. Glikoliza

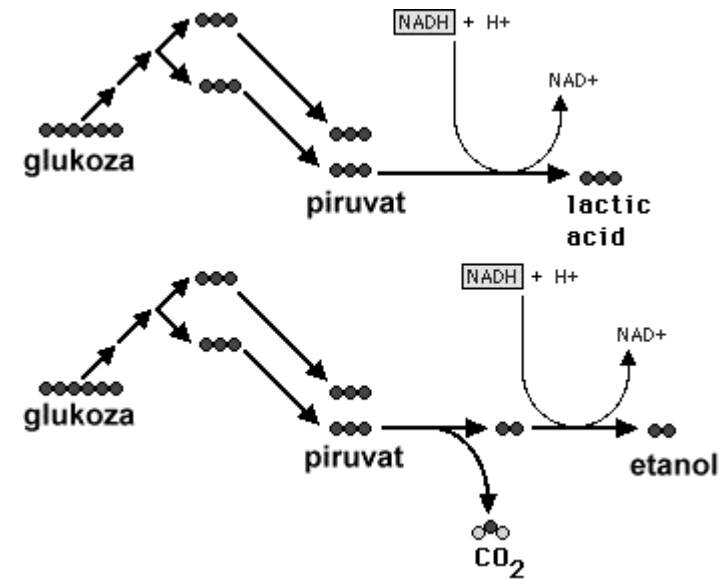
Glikoliza (*glyco = sladak, lysis = podjela*) ili **Embden-Mayerhof-Parnas metabolizam** je anaerobni dio staničnog disanja koji se odvija u citozolu (tekući dio protoplazme) svih živih stanica, a njeni enzimi su uglavnom vodotopljivi i ne vežu se na biološke membrane. Početni spoj je **glukoza** (*heksoza, aldoza, 6C*) pa se složeniji ugljikohidrati (npr. škrob) prvo moraju **hidrolizirati**, a molekula

glukoze *fosforilirati* pomoću enzima *heksokinaze* i transformirati (zapravo *izomerizirati*) do **fruktoze** koja se još jednom fosforilirata pomoću enzima **fosfofruktokinaze** do **fruktoza-1,6-difosfata**. Fosfofruktokinaza je **alosterički**



enzim koji regulira intenzitet glikolize. Zatim slijedi cjepanje molekule fruktoze uz pomoć **aldolaze** na dva 3C šećera (**fosfoglicerinski aldehyd = PGA** i **dihidroksiaceton = DHA**) koje se oksidiraju do dvije 3C molekule **piruvata** (**pi-**

rogroždane kiseline), uz sintezu dvije molekule ATP (neto) i dvije molekule NADH ($\Delta G = -140$ kcal/mol glukoze).



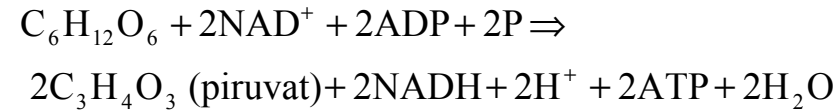
Kemizam vrenja

Između PGA i DHA postoji dinamička ravnoteža regulirana enzimom **izomera-zom** tako da se veći dio DHA transformira u PGA što omogućuje i uključivanje drugih supstrata u proces disanja (npr. glicerola iz masti). PGA se oksidira uz redukciju NAD^+ do $NADH + H^+$. Reakcija je vrlo egzergona ($\Delta G = -10.3$ kcal/mol) i povezana s endergoničnom fosforilacijskom reakcijom (tvorba **1,3-fosfoglicerinske kiseline**) što se u slijedećoj fazi tvorbe **fosfoglicerinske kiseline** koristi za sintezu ATP. **Fosfoglicerinska kiselina (PGK)** transformira se preko važnog intermedijara **fosfoenolpirogroždane kiseline (PEP)** (vidi C4 tip fotosinteze i nefotosintetsku asimilaciju CO_2) do **pirogroždane kiseline**, također uz sintezu ATP.

Produkti glikolize, dvije molekule piruvata, u prisustvu kisika premještaju se u mitohondrije gdje se proces disanja nastavlja u aerobnim uvjetima, a u nepovoljnim uvjetima, npr. u slučaju anaerobioze (poplave, ledena pokorica, pokorica i dr.), piruvat se razlaže anaerobno tvoreći **mlečnu kiselinu** (kod

životinja) ili **fermentira** do etanola (preko acetaldehida kod bakterija i kvasca).

Sumarno se glikoliza može prikazati jednadžbom:

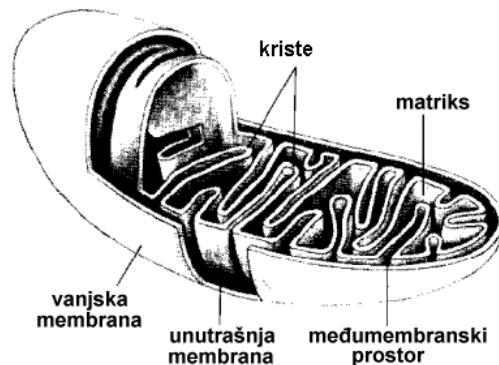


5.4. Krebsov ciklus

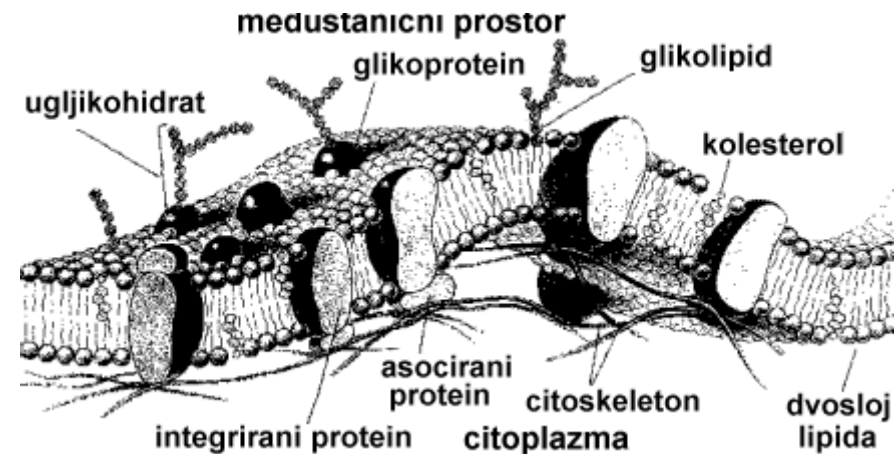
Pirogroždana kiselina, kao krajni produkt glikolize u aerobnim uvjetima, difundira u **mitohondrije** i oksidira se potpuno do CO_2 i vode u **Krebsovom ciklusu** ili **ciklusu trikarbonskih kiselina (TCA)**. Pri tome se oslobođena energija organske tvari akumulira u ATP.

5.4.1. Mitohondrije

Mitohondrije imaju ulogu “električne centrale” svake žive stanice, a broj im je vrlo promjenjiv (10 do nekoliko tisuća). To su organele odvojene od ostalog dijela stanice dvoslojnom biomembranom. **Vanjska membrana** je **semipermeabilna** te regulira ulazak i izlazak tvari, a **unutrašnja** je nabrana u tkzv. **kriste**. Mitohondrije sadrže velik broj enzima disanja (transport elektrona, ATP sinteza). Unutrašnjost im je ispunjena tekućim sadržajem koji se naziva **matriks** u kojem se odvija veći dio Krebsovog ciklusa. Biološke membrane vrlo su složene strukture i funkcije jer ne samo da odvajaju pojedine kompartimente stanice već i reguliraju promet tvari i energije selektivnom propustljivošću različitih tvari i enzimskom aktivnošću (unutar membrane i na obje površine).



Presjek kroz mitohondrij



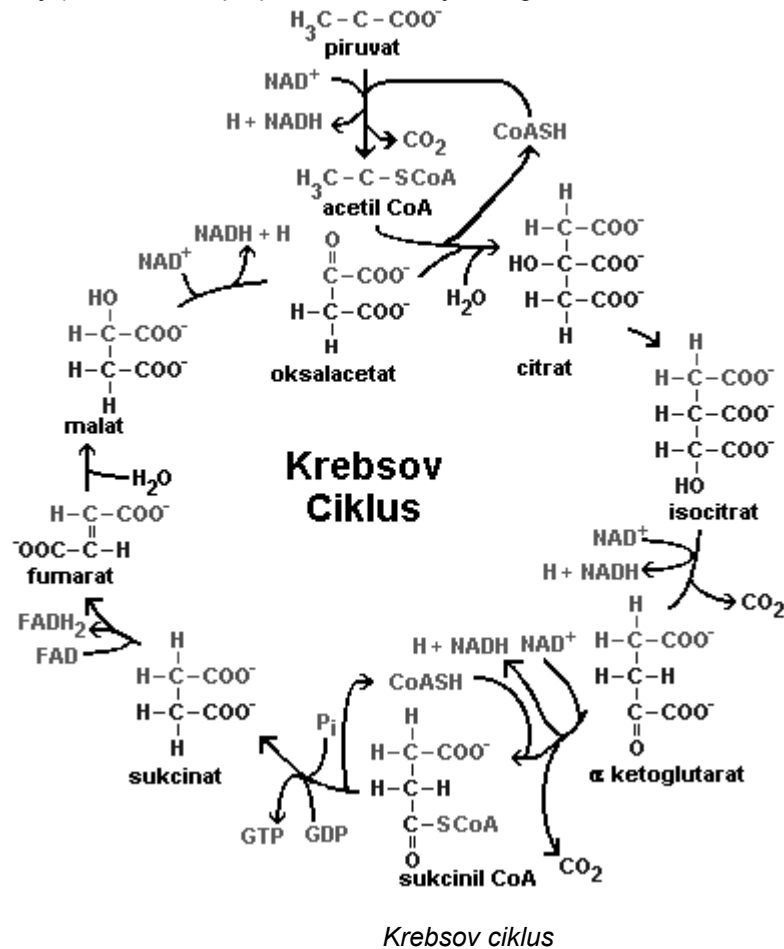
Shematski prikaz građe animalne biomembrane

Ljudske mitohondrije sadrže 5-10 identičnih, **kružnih molekula DNA (mtDNA)** u kojima je 16569 pari **nukleinskih baza** ili informacije za 37 gena koji **enkodiraju** 2 različite **molekule ribozomalne RNA (rRNA)**, 22 različite molekule **transfer RNA (tRNA)** (najmanje jednu po aminokiselini) i 13 polipeptida. rRNA i tRNA učestvuju u sintezi **13 polipeptida** koji su **subjedinice enzima** prenositelja (**NADH hidrogenaza, citokrom c oksidaza, i ATP sintaza**). Unatoč vlastitom genetskom kodu unutar mitohondrija, svaki od tih proteinskih kompleksa također sadrži subjedinice koje enkodiraju geni jezgre, a sintetiziraju se u citozolu i otuda ulaze u mitohondrije. Otkuda potječe tako zanimljiv nasljedni mehanizam? Mitohondrijalni geni jako liče genima **prokariota** (npr. bakterija) pa se vjeruje da je to posljedica prahistorijske **endosimbioze** eukariota i prokariota.

5.4.2. Kemizam Krebsovog ciklusa

Glikoliza je povezana s Krebsovim ciklusa preko **intermedijera acetil-CoA**, oksidacijskog produkta piruvata. Taj međustupanj katalizira **multienzimski kompleks** koji uklanja jedan CO_2 (**dekarboksilacija piruvata**) i oksidira 2C intermedijer do **octene kiseline** uz redukciju NAD^+ do NADH uz pomoć, pritom izdvojenih elektrona. Kondenzacijom **acetilne grupe** i **koenzima A (SH-CoA)** nastaje energijom bogati spoj **acetil-CoA**. Budući da glikoliza producira dvije molekule piruvata po molekuli glukoze, u Krebsov ciklus ulaze i dvije molekule **acetil-CoA**.

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



Krebsov ciklus odvija se u slijedećim koracima:

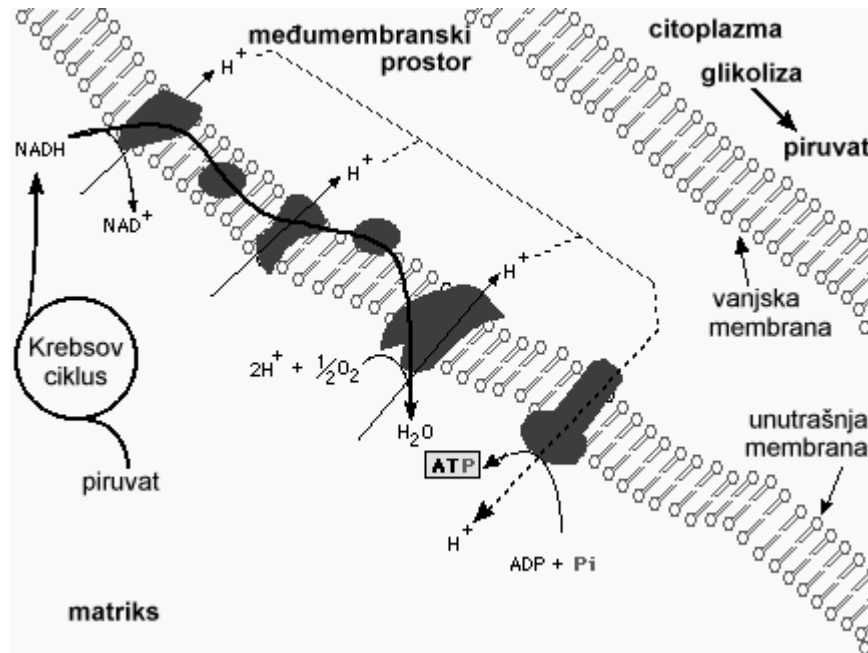
- 1) **Acetil-CoA** se lako reagira pa 2C atoma acetilne grupe s 4C **oksalocetene kiseline** grade 6C **limunsku kiselinu**,
- 2) **Limunska kiselina** se izomerizira do **izolimunske kiseline**,
- 3) **Izolimunska kiselina** gubi CO_2 te 5C **α-ketoglutarna kiselina** se oksidira uz NAD^+ koji se reducira do NADH ,
- 4) **Multienzimski kompleks** katalizira odvajanje CO_2 uz oksidaciju preostale C4 **sukcinilne (jantarne) kiseline** (uz **sukcinil-CoA**) i redukciju NAD^+ do NADH ,
- 5) **Supstrat fosforilacija** (u nizu reakcija) prvo dovodi do odvajanja sukcinil-CoA od sukcinilne kiseline, fosfatna grupa veže se na **GDP** i nastaje **GTP** koji prenosi fosfatnu grupu na ADP gradeći ATP,
- 6) **Sukcinilna kiselina** se oksidira do **fumarne kiseline** uz redukciju **FAD** (2H^+ se prenose na FAD te nastaje **FADH₂**, a reakciju katalizira **dehidrogenaza** vezana na unutrašnju mitohondrijalnu membranu čiji je kofaktor FAD),
- 7) **Fumarna kiselina** veže vodu uz rearanžiranje kemijskih veza, tako da nastaje **maleinska (jabučna) kiselina**,
- 8) **Jabučna kiselina** se oksidira uz redukciju NAD do NADH i konačno nastaje, zapravo se regenerira **oksalocetena kiselina**.

Sumarno, Krebsov ciklus je niz reakcija koje dovode do potpune oksidacije supstrata, od acetil-CoA (piruvat se transformira u acetat, acetat u Acetil-CoA, a acetil-CoA ulazi u Krebsov ciklus) koji ulazi u ciklus i veže se s 4C oksalacetatom gradeći 6C citrat, zatim se postupno obavlja dekarboksilacija i u nizu reakcija izdvaja se CO_2 uz sintezu 1ATP, 3NADH i 1FADH₂ te preostaje oksalacetat koji reagira s novim acetil-CoA.

5.5. Elektronski transportni sustav

Citokromi u kristama mitohondrija cijepaju vodikov atom: $\text{H} \Rightarrow \text{H}^+ + \text{e}^-$ te elektroni otpuštaju višak slobodne energije u više koraka uz pomoć četiri kompleksna proteina integrirana u membrane mitohondrija. Istovremeno se prenose elektroni i protoni kojiji grade vodu u posljednjoj (terminalnoj) fazi prijenosa pri čemu se koristi njihov protok iz matriksa u unutrašnji membranski prostor uz sintezu ATP. Protoni se “pumpaju” u unutarnji membranski prostor pomoću kompleksa **NADH hidrogenaze**, **citokrom c reduktaze** i **citokrom c oksidaze**, a u prosjeku na svaka 3 protona u suprotnom smjeru prebacuje se jedan par elektrona. Stoga je 9H^+ potrebno za redukciju NADH , a samo 6H^+ za

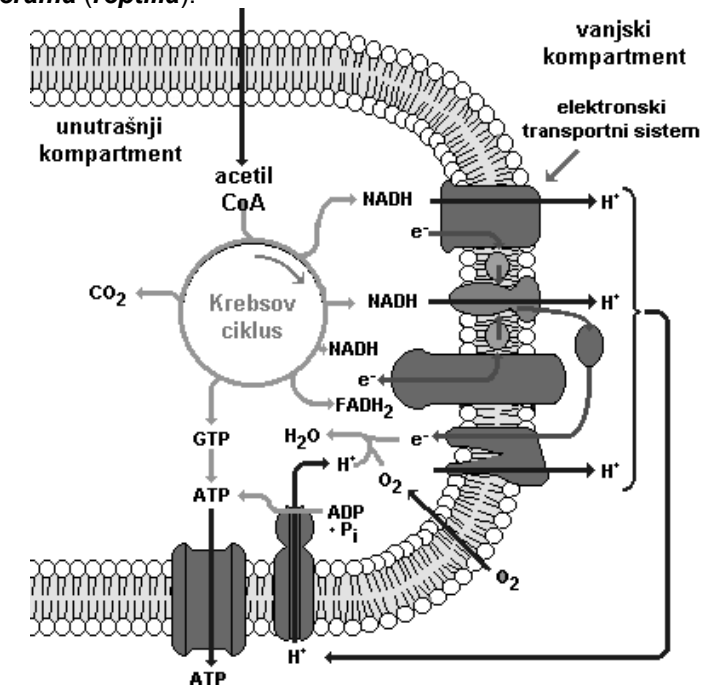
FADH₂. Protok protona održava **proton motorna sila** ili razlika u **protonskom gradijentu** te njihov tok kroz membranu predstavlja mini bateriju koja uz pomoć enzima **ATP sintaze** gradi ATP. Takav način oksidativne fosforilacije naziva se **kemiosmoza** jer predstavlja "olakšanu" difuziju.



Povezanost Krebsovog ciklusa i sinteze ATP

Pošto se po svakom paru elektrona sintetizira 3ATP (a samo 2ATP za elektrone prenešene pomoću FADH₂), može se lako izvesti bilanca oksidativne fosforilacije: a) Od 12 pari elektrona iz jedne molekule glukoze 10 pari prenosi NAD⁺ (10 * 3ATP = 30ATP), b) 2 para FADH₂ (2 * 2ATP = 4ATP) što čini 34ATP. c) Na tih 34ATP treba dodati još 4ATP iz glikolize što čini **ukupno 38ATP po molekuli glukoze**. Od toga, dvije molekule ATP potroše se na konverziju α-ketoglutarne kiseline do sukcinilne kiseline pa je **stvarna dobit 36ATP po molekuli glukoze**. Međutim, mitochondrije obavljaju i brojne druge funkcije pa taj energetski prinos u stvarnosti može biti vrlo različit. Kemijski vezana energija po jednom ATP iznosi 42 kJ, a ukupna energija po molu glu-

koze 2822 kJ pa **efikasnost biološke oksidacije iznosi 53,5%** ili ~50%. Disanjem se oslobađa i toplota (~1660 kJ po molu glukoze) koja se kod biljaka najvećim dijelom otpušta u vanjsku sredinu i gotovo ne utječe na brzinu disanja, ali zato ima vrlo važnu ulogu kod **homeoterama (aves i mammalia)** i **pojkiloterama (reptilia)**.



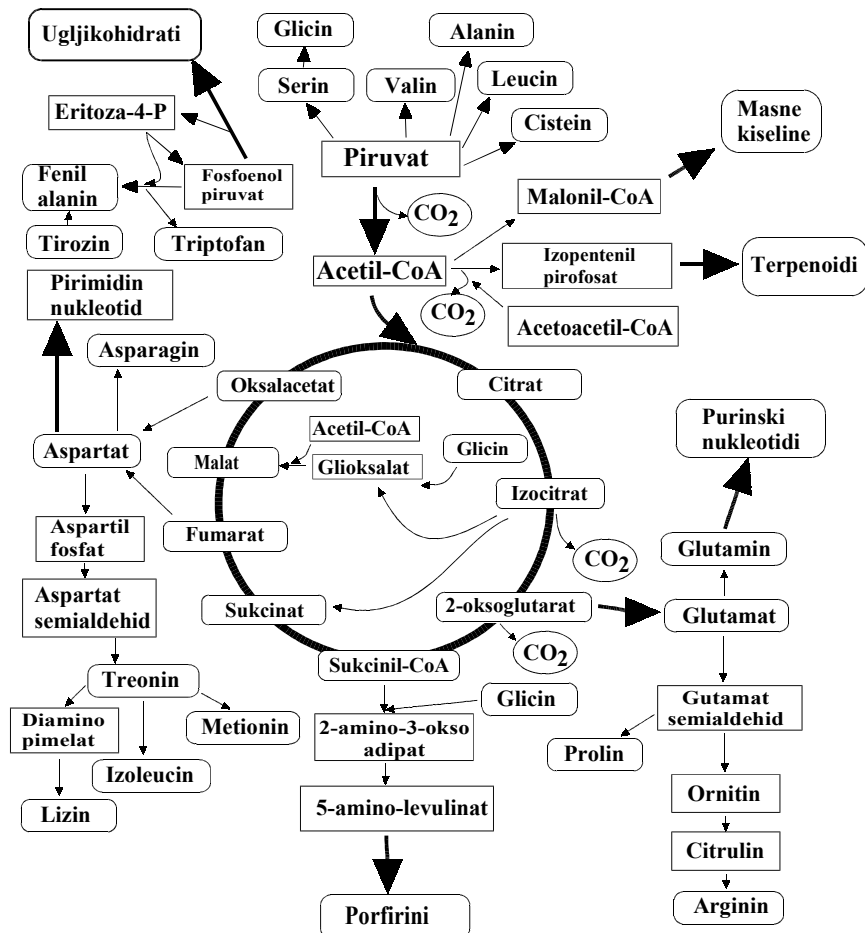
Mehanizam kemiosmotske sinteze ATP u mitochondrijama

5.6. Značaj Krebsovog ciklusa

Uloga Krebsovog ciklusa u metabolizmu je vrlo značajna i višestruka:

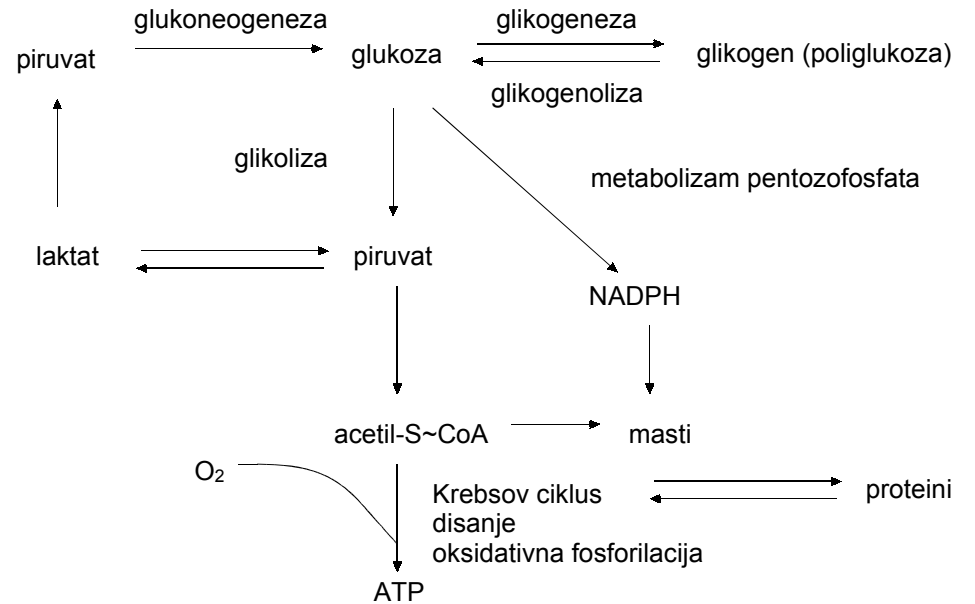
- ◆ **Dehidrogenizacijom kiselina** u Krebsovom ciklusu reduciraju se NAD⁺ i FAD, čija **reoksidacija** omogućuje nastanak ATP u oksidativnoj fosforilaciji.
- ◆ **Oksidativna fosforilacija** (sinteza ATP),
- ◆ **Tvorba prekursora** za mnogobrojne sinteze (proteosinteza, masti itd.)

Biosintetska funkcija TCA



Kompleksnost procesa disanja i prisustvo **alternativnih putova metabolizma** jasno pokazuju da se kataboličke funkcije ne odvijaju samo zbog energetskih potreba stanice, već je to vrlo često neophodno i radi sinteze mnogih drugih

spojeva npr. proteina, masti itd., različitih građevnih i funkcionalnih tvari neophodnih za rast i razvitak živih stanica i cijelog organizma.



Značaj disanja za sintezu tvari i alternativni putovi disanja

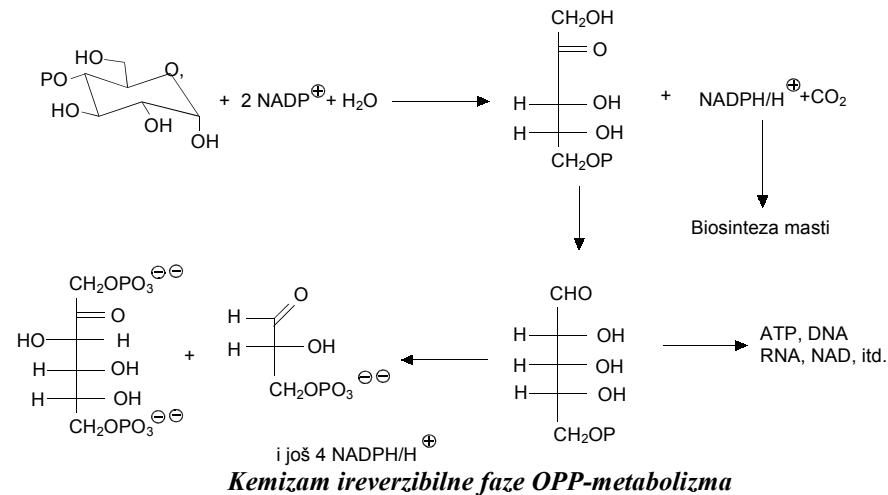
5.7. Oksidativni pentozo-fosfatni put (OPP-put)

Pored glikolize i Krebsovog ciklusa kod biljaka funkcioniра i više **alternativnih putova metabolizma**, posebice se zapaža kod biljaka u stresnim uvjetima kada se kao intermedijeri pojavljuju pentozafosfati, pa je taj metabolizam nazvan **oksidativni pentozofosfatni put** (OPP-put) ili **apotomično disanje**. Ovaj metabolizam jako podsjeća obrnutom **Kalvinovom ciklusu** (tamna faza fotosinteze), s tom razlikom što se u OPP-putu razgrađuju pentoze, a u fotosintezi sintetiziraju pa se najčešće razmišlja o evolutivnoj vezi tih procesa. OPP metabolizam može se povezati i s glikolizom, jer su neke od reakcija zajedničke, a i oba procesa se odvijaju u citoplazmi. Jedna od važnih razlika je u tome što je u OPP-putu akceptor elektrona NADP^+ , a u glikolizi NAD^+ . Apoto-

mično disanje može se odvijati i bez prisustva kisika, a kod životinja je OPP metabolizam značajan u sintezi masti.

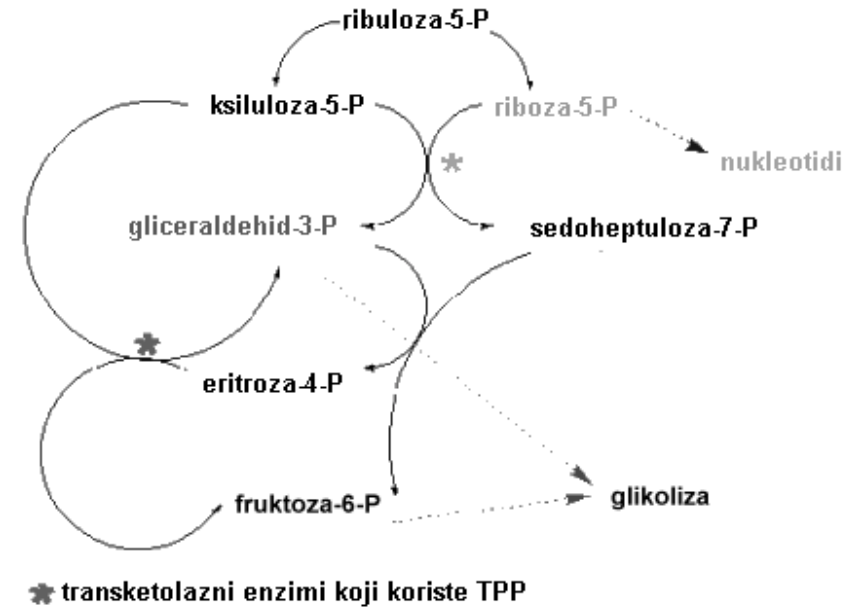
Reakcije OPP-puta započinju s *glukoza-6-P*, koji može potjecati iz fotosinteze, hidrolize škroba ili fosforilacijom glukoze uz pomoć ATP-a. U prvoj, ireverzibilnoj fazi, nastaje *ribuloza-5-P*, a u drugoj, od ribuloze-5-P do fruktoze-6-P reakcije su reverzibilne.

Glukoza 6-fosfat



U prvoj (ireverzibilnoj i oksidativnoj) fazi dehidrogenacijom **glukoze-6-P** nastaje **6-fosfoglukono lakton** čijom se hidratacijom dobija **6-fosfoglukonat**. Ponovnom dehidrogenacijom, te dekarboksilacijom nastaje molekula **pentoze** (ribuloza-5-P). Kao akceptor elektrona u ovim oksidacijskim reakcijama koristi se NADP⁺ koji se reducira u NADPH⁺ + H⁺. Nastali redukcijski ekvivalent važan je za sve biosintetičke procese u uvjetima bez fotosinteze, odnosno za nefotosintetička tkiva (npr. sjeme u klijanju ili uvjeti bez svjetlosti).

Neoksidativna faza



Reverzibilna faza OPP-metabolizma

U drugoj (neoksidativnoj i reverzibilnoj) fazi, izomerizacijom dvije molekule **ribuloze-5-P** nastaju **riboza-5-P** i **ksiluloza-5-P**. Djelovanjem enzima **transketolaze** ova dva intermedijera se prevode u **3-fosfoglicerinaldehid** i **sedoheptulozu-7-P** (spojevi koji se pojavljuju i u Calvinovom ciklusu). Daljnji proizvodi su **eritroza-4-P** i **fruktoza-6-P**, koja se uključuje u glikolitički put razgradnje.

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

5.8. Cijanid otporno disanje

Aerobno disanje može biti inhibirano prisustvom aniona koji reagiraju s **heminskim željezom citokromoksidaze** i tako blokiraju transport do **kisika kao terminalnog** (krajnjeg) **akceptora** elektrona. Naročito su efikasni **CN⁻** (cijanid) i **N₃⁻** (azid), a takvo djelovanje kod životinja pokazuje i **CO** (biljke posjeduju **citokrom a** koji nije osjetljiv na CO). Međutim, neke biljne vrste i tkiva nastavljaju disanje unatoč blokadi citokromoksidaze, jer posjeduju **alternativni transport elektrona**, koji počinje s **ubikinonom** (poznat i kao **koenzim Q10** u farmaciji). Takvo disanje se naziva **cijanid otporno** ili **cijanid rezistentno** i čini prosječno 10-25% kod biljaka od ukupnog disanja.

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

CN-otporno disanje pokazuju pšenica, kukuruz, krumpir, grašak i druge biljke, mlado korijenje, plod rajčice, a primjećuje se često u oplodnji kad oslobođena toplina pospješuje izlučivanje aromatskih tvari (amina) u cvatnji privlačeći insekte.

5.9. Značaj kisika za disanje i fotosintezu

Značaj kisika za disanje biljaka i životinja je ogroman jer samo potpunom oksidacijom glukoze stanica oslobađa dovoljno energije, ali se (uglavnom kod biljaka) održavanje minimalnih životnih funkcija može postići i anaerobnom oksidacijom (glikoliza i OPP). Metabolizam masti usko je povezan s prisustvom kisika jer se nakon hidrolize (glicerol se uključuje u metabolizam preko DHA) razgrađuju do acetyl-CoA (β -oksidacija masti) za što je potreban kisik. Također i metabolizam proteina zahtjeva kisik jer nakon hidrolize do aminokiselina one moraju biti oksidativno dezaminirane (uklonjen N). Uzgred, aminokiseline su energetski slabo djelotvorne i razgradnja pisključivo proteina zbog energetskih potreba događa se samo u krajnjoj nuždi.

Disanjem se proizvodi CO₂ i H₂O, tvari neophodne za fotosintezu u kojoj se sintetizira glukoza i izdvaja O₂ potreban za disanje. Omjer izdvojenog CO₂/O₂ u disanju naziva se **koeficijent disanja ili respiratorni kvocijent**:

$$RQ = \frac{\text{volumen CO}_2}{\text{volumen O}_2} = 1$$

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

5.10. Disanje i proizvodnja topline

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

Porast temperature (**entalpija**, H) ubrzava slučajno kretanje molekula (**Brownovo titranje**) uz porast **entropije** sustava (S) što utječe na porast intenziteta disanja (**Q₁₀ disanja = 2.0-2.5** između 5 i 25°C). Otuda je metabolizam zbir kemijskih reakcija svih metaboličkih procesa jednog organizma koje mjenjaju slobodnu energiju (G) potrebnu za rad sustava. Opća formula disanja je **C₆H₁₂O₆ + 6O₂ => 6CO₂ + 6H₂O + toplina**, odnosno **G = H - TS**. Oksidacijska energija glukoze je -686 Kcal/mol glukoze, a energije hidrolize terminalnog fosfata ATP je 7,6Kcal/mol što daje 7,6 * 36ATP = -274 Kcal/mol ATP.

$$\text{Energetska efikasnost disanja} = \frac{274 \text{ Kcal}}{686 \text{ Kcal}} \times 100\% = 40\%$$

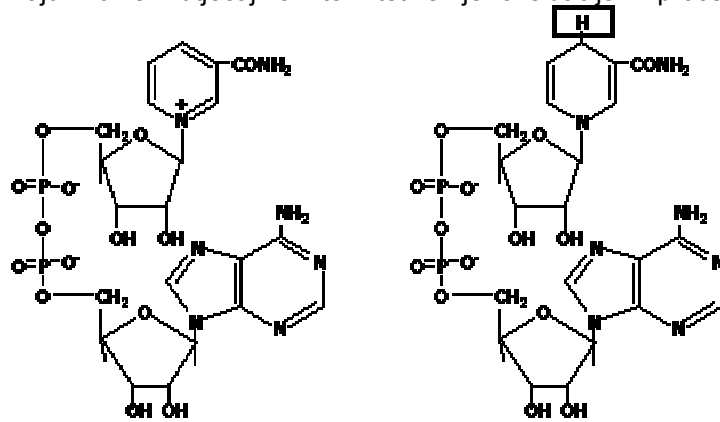
(1 kcal = 4120 J)

Na energiju iz aerobnog dijela procesa treba dodati i dio iz anaerobnog disanja: 7,6 Kcal/mol ATP * 2 = 15,2 Kcal/mol, odnosno efikasnost je približno: 15,2/686*100 = 2,2%.

5.11. Regulacija i kontrola disanja

Regulacija disanja obavlja se različitim mehanizmima na više mjesta u metabolizmu, zavisno od tijeka ontogeneze i vanjskih činitelja (temperatura, voda, hranjive tvari, kisik itd.). Zatim, polisaharidi (škrob, glikogen i dr.) mogu biti korišteni za potrebe rasta ili razgrađeni zbog energetskih potreba, odnosno

korišteni za potrebe rasta ili razgrađeni zbog energetskih potreba, odnosno fosforilirane heksoze mogu graditi polisaharide (rezervne ili građevne) ili biti oksidirane. U glikolizi *fosfofruktokinaza* može biti povratno inhibirana s ATP, PEP ili limunskom kiselinom ili aktivirana prisustvom anorganskog fosfata (P_i). Odsustvo kisika izaziva konstipaciju, aktivira OPP put (sinteza masti i izoprenskih jedinica $-CH_2-C=CH-CH_2$) te cijanid rezistetno disanje kod biljaka itd. Unutrašnji činitelji (tijek ontogeneze, genetska specifičnost, količina koenzima i dr.) također imaju vrlo velik utjecaj na intenzitet i smjer oksidacijskih procesa.

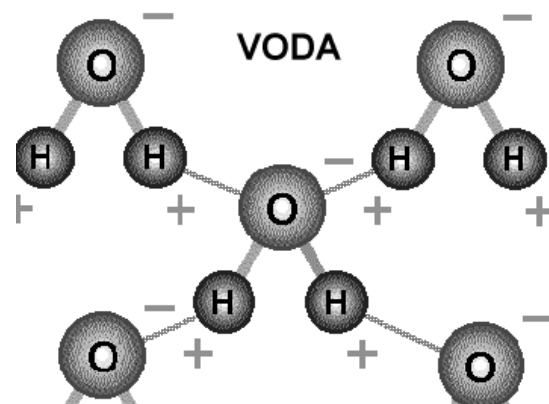


Reducirana (lijevo) i oksidirana forma NAD

6. ODNOS BILJAKA PREMA VODI

6.1. Odnos stanica prema vodi i otopinama

Fiziološki procesi odvijaju se u vodenoj sredini, protoplazmi, biokolooidnom sustavu izdiferenciranom u kompartimente složenim sustavom biomembrana, na razini jedne stanice, u pravilu na subcelularnoj razini. Voda čini čak 90-95% težine biljaka, a kod životinja nešto manje. Stoga je propustljivost protoplazme za vodu i otopljene tvari u njoj izuzetno važna, a određena je građom i ponašanjem citoplazmatičnih membrana, odnosno zakonima difuzije i osmoze, često izmjenjenim uslijed životnih aktivnosti. Mezoplazma je odvojena od vanjske sredine i susjednih stanica **plazmalemom**, dok ju **tonoplast** odvaja od vakuole.



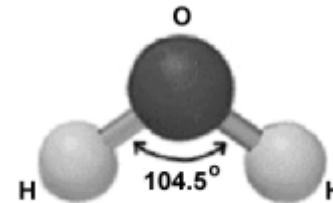
Međumolekularne vodikove veze vode

malo, dok kod vode ova vrijednost naraste za više od dva puta (2,05 na 4,18 J·g⁻¹). Specifična toplina vode pada s povećanjem temperature od 0-34,5°C, a zatim raste. Viskoznost vode, za razliku od drugih tvari opada s povećanjem tlaka između 0 i 30°C. Led se topi na vrlo visokoj temperaturi u poređenju s drugim hidridima elemenata iz XIb podgrupe periodnog sustava, pa se tako

Pod hidrofiliti protoplazme podrazumjeva se zadržavanje velike količine vode u stanici od čega i zavisi njena životna aktivnost. Fizikalno-kemijska svojstva vode pogoduju hidrataziranju, odnosno vezivanju vode u protoplazmatičnim strukturama stanice. Od tih svojstava, značajnih za životne funkcije, važna je gustoća vode koja je najveća na 4°C pa se voda, za razliku od drugih spojeva ne širi topljenjem leda, već skuplja, a tek iznad 4°C širi. Latentna toplina većine spojeva se smrzavanjem mijenja vrlo

H₂Te, H₂Se i H₂S tope na -51, -66 i -86°C. Naime, prema tim vrijednostima led bi se trebao topiti na ~100°C, a voda klučati na ~80°C.

Fizikalna svojstva vode izmjenjena su pod utjecajem njene strukture koja najviše zavisi od prisustva vodikovih veza odgovornih za međumolekularne veze. Te veze utječu na viskozitet vode i njen površinski napon (zbog usmjerenja vodikovih veza prema unutra). Naime, molekula vode nije simetrična što uzrokuje neravnomjerni raspored električnog naboja i polarnost vode (**dipol**) iako je molekula ukupno elektroneutralna. U agregatnom stanju leda na 0°C sve molekule vode međusobno su povezane vodikovim mostovima (100%), a kod iste temperature u tekućem stanju to je 91%. Na temperaturi 25°C vodikovim vezama drži se 88.7% molekula vode, dok u plinovitom agregatnom stanju (para) nema više povezanih molekula.



Polarnost molekule vode

Hidratacija je pojava vezivanja vode uslijed njezine **polarnosti** na električki nabijene čestice (ione ili molekule) ili površine. U **biokolooidima**, odnosno vodenim otopinama bjelančevina (**hidrofilni** ili **liofini koloidi**) voda je tekuća, a molekule bjelančevina kruta, odnosno **dispergirana faza**. Molekule

bjelančevina, zbog veličine i složene prostorne strukture, posjeduju vanjske, ali i unutarnje polarne grupe na koje se može vezati voda, a takva struktura čestica ozačava se kao **koloidna micela** koja ne difundira niti dializira. Na koloidne micide djeluju gravitacija, koja želi istaložiti krutu fazu (stoga koloidne čestice moraju imati promjer manji od 4μ) i difuzija (kinetička energija čestica manifestira se **Braunovim titranjem**) koja ih premješta u područje niže koncentracije. Također, koloidne čestice su istovrsnog (ukupnog) naboja što ih međusobno drži na odstojanju i održava sustav zavisno od stanja hidrataziranosti u **sol** (tekućem), **koagel** (polutekućem) ili **gel** (krutom) stanju. Prema drugom zakonu termodinamike sustav je u ravnoteži kad mu je slobodna energija najmanja, te sukladno njemu koloidni sustav pomoću dva mehanizma održava potrebnu energiju: a) smanjivanjem površine čestica (potiče **koagulacija**) što uzrokuje pojavu **površinskog napona** i formiranje opne otapala na površini krutih čestica i b) smanjivanje energije na granici dvije faze što se manifestira pojavom sorpcije. **Sorpcija** može biti **ekvivalentna** (npr.: zamjena Li⁺ i K⁺), **supstitucijska** (zamjena u elektroekvivalentnim omjerima, npr.: Ca²⁺ za 2K⁺), **polarna** (veza je između dva suprotna pola, pozitivnog i negativnog) ili

specifična (selekcija iona prema obliku i veličini kad se vežu u unutrašnjosti koloidne micelle).

Koloidna micela je čestica sa sferom utjecaja veličine zavisne od ukupnog naboja, pa su molekule vode s udaljavanjem od koloidne čestice sve slabije vezane i nepravilnije grade vodeni omotač, te naposljetku predstavljaju slobodnu vodu. Molekule vode su pokretljive i lako se zamjenjuju međusobno ili s drugim molekulama u vodenom omotaču koloidne micelle. To je tzv. **tranlacijsko kretanje vode** koje je to manje što je voda čvršće vezana. Na hidrataciju utječu različiti ioni, zavisno od gustoće naboja (količine naboja na površini iona) pa tako Li^+ u odnosu na K^+ ima znatno veći vodeni omotač (više usporava pokretljivost vode) jer je znatno manjeg promjera (i znatno manje atomske mase $\text{Li} = 6,941$, $\text{K} = 39,098$) uz istu količinu naboja. Ioni s većim vodenim omotačem manje utječu na električne promjene koloidne čestice (manje im se mogu približiti), a pripajanjem donose više molekula vode pa stoga slabije djeluju na dehidrataciju. Nasuprot tome, dvovalentni ioni djeluju izrazito dehidracijski pa Ca^{2+} djeluje suprotno od K^+ na negativno nabijene koloidne čestice protoplazme.

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

Bjelančevine su izraziti hidrofilni spojevi koji vežu 0,30-0,62 g vode/g, dok npr. celuloza veže svega 0,167 g vode/g. Aminokiseline su **amfoterni elektroliti** (**amfoliti**), odnosno mogu disociirati kao kiseline ili lužine što zavisi od pH sredine. U kiselj sredini aminokiseline su pozitivno nabijene (**kationiti**) a u

lužnatoj negativno (**anioniti**). **Izoelektična točka koloidnog sustava (IET)** je vrijednost pri kojoj je elektrokinetički potencijal jednak nuli, a u živim biljnim stanicama vrijednost **IET** je kod pH vrijednosti 6,0-6,2, dok se IET bjelančevina nalazi u širokom području pH 3,5 do 6,5.

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

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

- Osmotski tlak je proporcionala koncentraciji otopine (**Bojl-Marriot**),
- Osmotski tlak raste s povećanjem temperature (**Gej-Lisak**),
- Kad je otopljeno više tvari, osmotski tlak otopine čini zbir parcijalnih tlakova svih otopljenih tvari (**Henri i Dalton**)
- Mol svake tvari (neelektrolita) ima jednak osmotski tlak (**Avogadrov zakon**) od 2.27 MPa, te se osmotske otopine nazivaju i **izosmotske**. Kod elektrolita, zbog disocijacije, povećava se broj čestica te je osmotski tlak povećan za veličinu disocijacije (**izoosmotski koeficijent**).

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

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

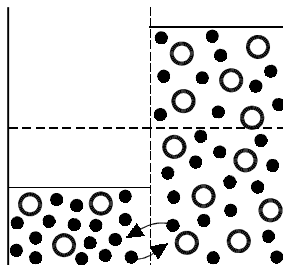
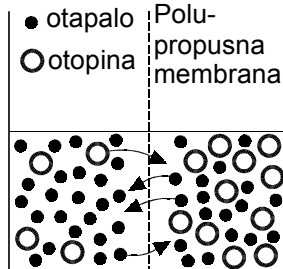
Nizak turgorov tlak manifestira se uvelim izgledom biljaka. Takve biljke zbog nedostatka vode imaju povećanu koncentraciju protoplazme te veći osmotski tlak, pa njihova moć upijanja vode raste. Ova tri parametra koji dobro pokazuju potrebu biljaka za vodom međusobno su povezani izrazom:

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

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

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

- **potencijal otopine** = ψ_s (ili ψ_{π} = osmotski potencijal koji je negativnog predznaka (izuzev za čistu vodu $\psi_s = 0$).
- **potencijal tlaka** = ψ_p koji može biti pozitivan (turgescencijne stanice) ili negativan (**tenzija**, npr. u ksilemu).
- **matriks potencijal** = ψ_m koji uzrokuje **adhezija** molekula vode na površinu različitih čestica. U stanicama je $\psi_m = 0$, a u suhom tlu $\psi_m = -3$. U tlu matriks potencijal ovisi o površinskoj tenziji vode i polumjeru pora ($\psi_m = -2\gamma/r$ gdje je γ = površinska tenzija vode, a r = radius pora).



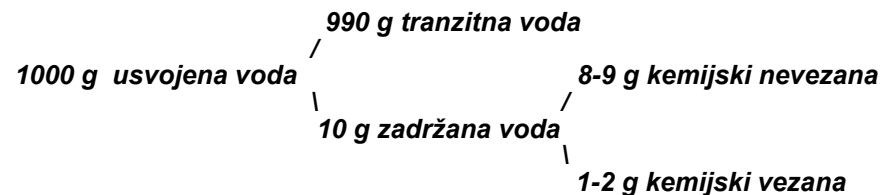
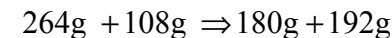
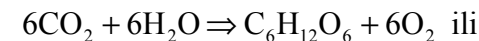
Osmostki tlak kao posljedica osmoze

- **gravitacijski potencijal** = ψ_g ($\psi_g = h\rho g$ gdje je h = visina referentne točke u m, ρ = gustoća vode, ubrzanje gravitacije m/s, npr. za $h = 50$ m, $\rho = 1000$ kg m⁻³, $g = 9,81$ m s⁻²: $\psi_g = 50 \cdot 1000 \cdot 9,81$ što iznosi 0,49 MPa).

Potencijal vode je suma sva četiri navedena potencijala: $\psi_w = \psi_s + \psi_p + \psi_m + \psi_g$, a voda se kreće spontano od višeg ka nižem potencijalu, npr. od $\psi_w = -2$ (tlo poslije kiše) u korijen biljaka ($\psi_w = -4$) pa dalje prema lišću i atmosferi. Potencijal vode izražava se u kPa (1 bar = 0,1 Mpa).

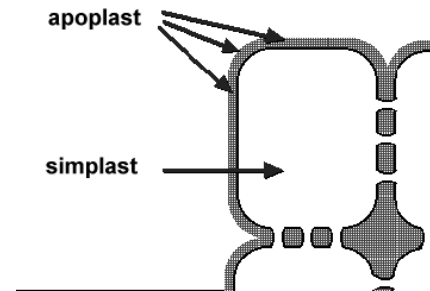
6.2. Usvajanje vode

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



Iako se po gramu šećera veže 0,6 g vode (108 g H₂O/180 g glukoze), biljke u sintezi organske tvari troše oko gram vode po gramu suhe tvari, dok najveći dio usvojene vode "prođe" kroz biljku u **transpiracijskoj struji** prenoseći hranjive tvari kroz biljku i hladeći fotosintetski aparat. Mnogo manja količina **kemijski nevezane vode** hidratizira protoplazmu (sadržaj ~75%), potpomaže funkcionalno jedinstvo biljnog organizma i deponira se u vakuoli (sadrži ~90%), te **kemijski vezana voda** koja se ugrađuje u organsku tvar, ali predstavlja izvor

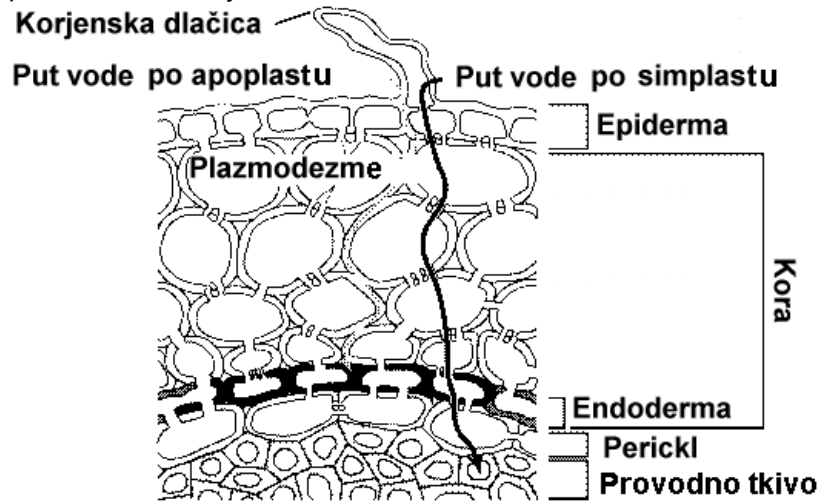
H^+ i OH^- . Biljke potroše transpiracijom oko 500 g vode za sintezu 1 g suhe tvari (**transpiracijski koeficijent**). Općenito, bilanca vode kod biljaka približno je:



Simplast i apoplast

Korijenski sustav biljaka i tlo, koje on prožima, čine jedinstven sustav (**rizosfera**) s jakim uzajamnim utjecajem. Pasivnim usvajanjem vode (s otopljenim hranivima) na temelju fizikalno-kemijskih zakonitosti, odnosno bez utroška energije, koncentracija vode brzo pada u neposrednoj blizini korijena, a dotok zavisi od difuzije iz područja veće vlažnosti, kretanja vode strujanjem (**mass flow**) i brzine rasta korijena koji tako uspijeva zahvatiti sve veći volumen tla. Međutim,

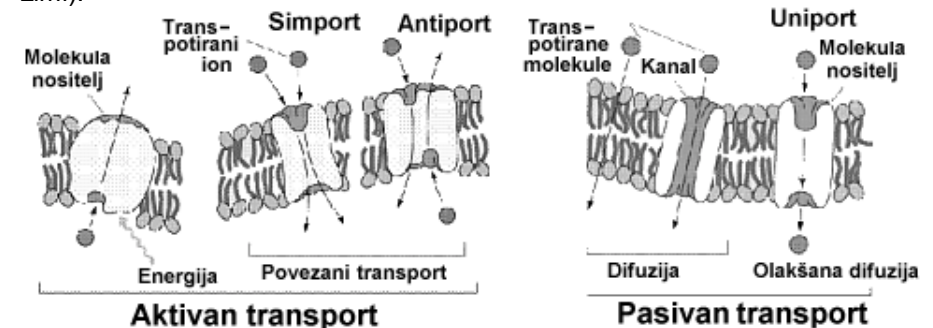
anatomija korijena, kako to pokazuje radijalni presjek korijena, dozvoljava pasivno usvajanje samo do endodermalnog sloja stanica s nepropusnim **Kasparijevim pojasom** suberiniziranih staničnih zidova. Na taj način je cjelokupna kora korijena **prividno slobodan prostor** u kome se voda (s hranivima) premješta po zakonima difuzije.



Put vode kroz korijen po apoplastu i simplastu

Suvremena mjerenja pokazuju da prividno slobodan prostor korijena iznosi svega 4-6% njegovog ukupnog volumena, umjesto 18-20% koliko se prethodno mislilo. Stoga prividno slobodan prostor korijena zahvaća **intercelularne prostore** i **stanične stijenke** (do plazmaleme) u korijenskoj kori, a granicu čini **Kasparijev pojas endoderme**. Otuda, otpor i brzina kretanja vode i hraniva otopljenih u njoj zavisi prvenstveno od kretanja vode kroz koru korijena (**po apoplastu**). Put vode po **simplastu** je znatno sporiji u odnosu na **apoplast**, jer svaka stanica pruža velik otpor (procjenjen na 10 KPa). **Apoplast** predstavljaju intercelularni prostori i pore između celuloznih fibrila staničnih celulozno-pektinskih stijenki.

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



Aktivan i pasivan način transporta vode

Voda se može usvajati lišćem, ali i drugim organima. Istraživanja pokazuju da nema veće razlike između usvajanja lišćem i korijenom zbog drugačije anatomske građe ta dva organa. List je prekriven **kutikulom**, na njemu je velik broj puči, a stanice **palisadnog** i **spužvastog parenhima** sadrže klorofil i obavljaju fotosintezu. Potrebno je istaknuti da je površina puči prosječno 2% od površine lista i da kroz tako male otvore (oko $30 \times 7 \mu m$), zbog površinskog

napona, tekućine teško ulaze, a i samo vlaženje stanica zapornica smanjuje ulazni otvor. Zbog toga je vjerojatnije da se voda (i otopljene mineralne tvari) preko lista usvajaju kroz kutikulu i epidermalne stanice, zapornice puči i dlačice na listu.

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

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

(μ = kemijski potencijal vode, μ^0 = kemijski potencijal čiste vode na 101 kPa i temperaturi sredine, P_0 = ravnotežni tlak para čiste vode na temperaturi sredine, P = ravnotežni tlak para otopine na istoj temperaturi, R = plinska konstanta (8,31 KJ/mol) i T = temperatura sredine u °K)

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

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

gdje je v parcijalni molarni volumen vode (18 cm³/g). Pošto je μ najčešće manji od μ^0 vrijednost vodnog potencijala ima negativan predznak te se voda premješta pasivno od mjesta s višim (manje negativnim) prema mjestu s nižim (više negativnim) potencijalom. **Ukupni vodni potencijal biljaka** složen je iz više različitih sila: **sile bubrenja** i **kapilariteta** (odgovara **matriks potencijalu**), hidrostatskog tlaka (P) i osmotskog potencijala (ψ_{π}). Osmotski potencijal dat je slijedećim izrazom: $\psi_{\pi} = -miRT$ gdje je ψ_{π} = osmotski potencijal (kPa), m = konc. otopine (mol/dm³), i = ionizacijska konstanta (npr. 1,0 za šećer, 1,8 za NaCl), R = plinska konstanta = 8,314 J mol⁻¹K⁻¹, T = temperatura (K).

Primjerice, ako je $m = 1500 \text{ mol m}^{-3}$, $i = 1,0$, $R = 8,314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$, $T = (25 + 273,15) = 298,15 \text{ K}$ tada je:

$$\psi_{\pi} = - (1500 * 1,0 * 8,314 * 298,15) = -3,72 * 10^6 \text{ Pa} = -3,72 \text{ MPa}$$

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

6.3. Oblici vode u tlu

Količina i raspoloživost vode u tlu zavisi najviše od teksture i sadržaja organskih tvari u njemu. Zahvaljujući većoj površini čestica i mnoštvu kapilarnih pora, tla fine teksture zadržavaju više vode u odnosu na tla grube teksture.

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

Voda u tlu dijeli se u četiri klase zavisno od njene pristupačnosti za usvajanje:

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

Kapilarna voda zadržava se u porama pod utjecajem površinskih sila čestica tla. Ona ne podliježe gravitaciji jer se drži silama površinskog napona za zidove kapilara tla ili je pak "poduprta" razinom podzemne vode. Kapilarna voda

je raspoloživa za usvajanje i predstavlja najvažniji dio vode. Količina kapilarne vode u nekom tlu označava se kao **poljski kapacitet vlažnosti** (33 kPa, odnosno 0,33 bara za glinasto-ilovasta tla, a 10 kPa za pjeskovita tla) ili **kapilarni kapacitet tla**. Količina vode u kapilarama može se izraziti **Poiseuille-Hagenovom** jednačbom:

$$Q = \frac{dp \times \Pi \times r^4}{8 \times \ln} \quad (dp = \text{najveći deficit difuznog tlaka } (\approx 15 \text{ bara}), r = \text{radijus kapilare, } l = \text{dužina kapilare, } n = \text{viskoznošć vode})$$

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

Higroskopna voda je dio kapilarne vode čije opne ne prelaze debljinu 15-20 molekula vode i ona se drži za čestice tla snagom koja dostiže 1000 bara. Ovaj oblik vode određuje se sušenjem na 105°C i biljkama je potpuno nedostupan. Količina higroskopne vode u nekom tlu upravo je proporcionalna njegovoj koloidnoj frakciji, a obrnuto proporcionalna veličini čestica. Dakle, s porastom sadržaja koloida tla i smanjivanjem njegovih čestica, sve je više higroskopne vode.

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

6.4. Oblici vode u biljkama

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

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

- vodni kapacitet,
- bilanca vode,
- deficit vode i
- vododržeaća sposobnost biljaka.

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

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

- **osmotski,**
- **koloidno i**
- **higroskopno vezana voda.**

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

U **polidisperzni sustavima** kao što je *protoplazma*, istovremeno se voda veže na ione, molekule i koloidne micelle. Vezana na ione i male molekule je **osmotski vezana voda**. Taj proces nema toplinski popratni efekt i ne utječe na povećanje volumena čestice. Voda vezana na koloidne micelle može biti sorbirana na vanjske površine (**vanjska ili micelarna kemohidratacija**) i unutrašnje prostore (**unutrašnja ili permutoidna kemohidratacija**). **Imobilizirana voda** nalazi se u mikrokapilarnim prostorima različitih polimernih tvari, te je tako **geometrijski** ili **strukturno vezana** jer zadržava fizikalno-kemijska svojstva slobodne vode, ali joj je ograničeno kretanje. Strukturno vezana voda utječe na procese **bubrenja (imbibicija)** i **matriks potencijal**. Bubrenje je povezano s **kapilarnim**, ali i **koloidnim efektom vezivanja vode**. Dakle, **opću hidrataciju** čine **osmotski, kemohidratacijski i imobilizacijski** vezana voda. **Higroskopna voda** je vrlo čvrsto adsorbirana voda (prvih nekoliko slojeva vode uz tijelo sorpcije) koja se uklanja tek nakon sušenja na 105°C iz suhe tvari biljaka.

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

6.5. Kretanje vode u biljkama

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

Evaporacija – isparavanje vode s površine tla ili vode,

Transpiracija – gubitak vode iz biljaka u vidu vodene pare (kontrolirano pučima),

Kondenzacija – hlađenjem u oblacima vodena para prelazi u tekući ili kruti (led) oblik,

Precipitacija – oborine (kiša, tuča, snijeg),

Otjecanje – površinski tokovi, veće količine vodenog taloga koje ne može upiti tlo,

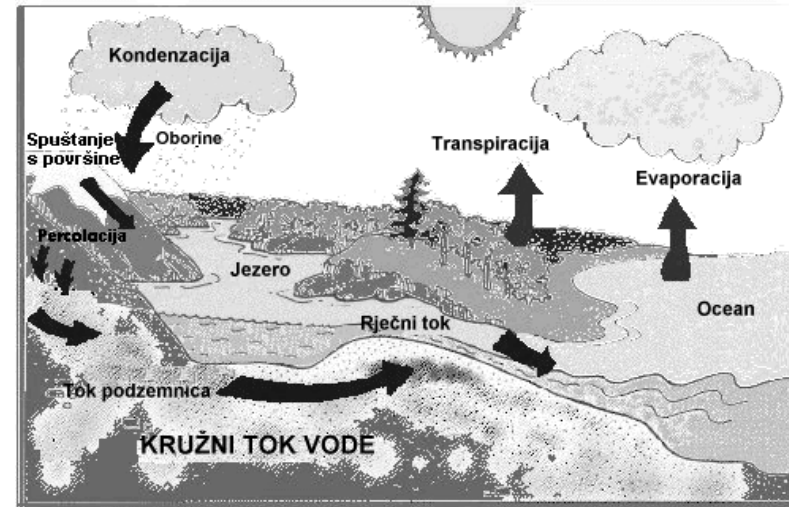
Perkolacija – infiltracija, prolazak vode kroz pore tla do razine podzemne vode,

Podzemna voda – voda koja ispunjava povezane podzemne šupljine i pore, tekuća, može izvirati,

Razina vode – razina podzemne vode, dubina vodene površine ispod tla.

Kretanje vode u biljci odvija se od stanice do stanice (**ekstravaskularno**) i kroz provodna tkiva (**vaskularno**). Ekstravaskularna pokretljivost vode je malog intenziteta i temelji se na osmotskim silama. Danas se uglavnom smatra da se voda ekstravaskularno premješta korijenom pretežito kroz mikrokapilare staničnih stijenki prenoseći i otopljene mineralne tvari (**intermicelarno po apoplastu**) koje su međusobno povezane sve do endoderme. Aktivnim premještanjem vode kroz endodermu do pericikla i provodnih tkiva, dalje se ascendentno (prema gore) voda premješta vaskularno ksilemom. Kod **gimnospermi**

provodne stanice su **traheide** (s jamicama), a kod angiospermi to su **traheje** duge ~10 cm (kod biljaka iz porodice ljljana traheje mogu biti duge 3-5 m s promjerom 0,2 mm). **Ascendentno premještanje vode kroz ksilem omogućeno je "dvomotornim" mehanizmom koji sačinjavaju negativni hidrostatski tlak nastao kao posljedica transpiracije, a potpomognut je korijenskim tlakom.** Omjer između te dvije sile je različit zavisno od biljne vrste, ali i uvjeta sredine.

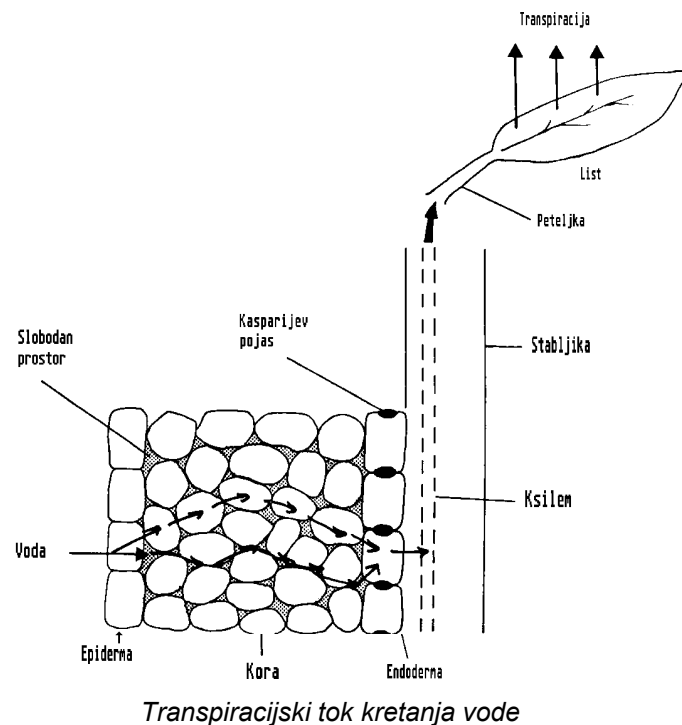


Hidrometeorološki ciklus na Zemlji

Objašnjenje kretanja vode dao je **Dikson** (1901.) u svojoj **kohezioj teoriji** koja je i danas aktualna. Voda se gubi iz biljke najvećim dijelom u **transpiracijskoj struji** preko lista u obliku vodene pare. Zbog toga u listu raste deficit vodnog potencijala (raste sila usisavanja) koji povlači vodu iz kapilarnih stanica ksilema. Naime, u trahejama ili traheidama voda se drži jakim **kohezionim silama** (do 35 MPa) čija tenzija ne dozvoljavaju prekidanje vodenih niti i omogućuju penjanje vode na velike visine (npr. kod lijana, eukaliptusa i sekvoja više od 100 m). Sile kohezije potpomognute su **silama atezije** (kapilarni efekt penjanja vode kao posljedica privlačenja molekula vode kapilarnim stjenkama stanica ksilema). Vodeni stupac potpomognut je s donje strane korijenskim tlakom (0,1-0,2 MPa) kao posljedicom aktivnog premještanja vode iz kore korijena u centralni cilindar korijena pa transpiracija funkcionira kao "dvomotorni"

mehanizam. Mehaničkim oštećenjem ksilema ulazi zrak i puca neprekidnost vodenih niti što narušava ascedentni tok vode.

Brzina premještanja vode kroz ksilem je različita i ovisna od biljne vrste i vanjskih uvjeta koji utječu na raspoloživost vode. Na primjer, kod hrasta je brzina 20 m/h, lijana 100 m/h, a četinara svega do 1 m/h. Intenzitet premještanja vode ($\text{dm}^3/\text{m/h}$) zavisi od brzine kretanja i otpora koji pruža ksilem.



6.6. Gubljenje vode

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

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

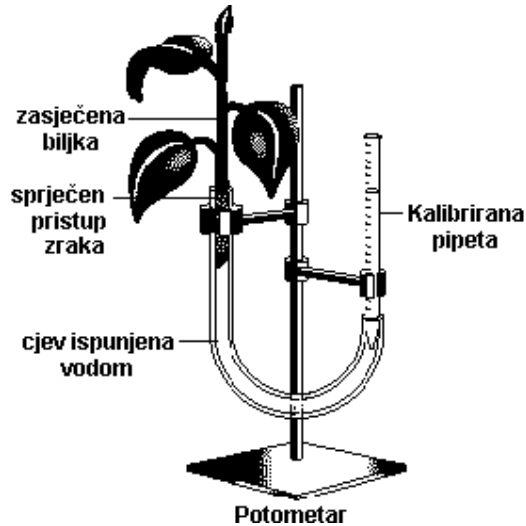
Pláč biljaka ili suženje (eksudacija) se zapaža kod povrede biljaka kao posljedica korijenskog tlaka koji potiskuje vodu ascedentno do prekida ksilema. Zbog toga se pláč biljaka zapaža u proljeće, odnosno kad je tlo toplo i sadrži obilje vode, a transpiracija je znatno smanjena zbog nerazvijenog lišća. Količina **eksudata** dostiže kod vinove loze $1 \text{ dm}^3/24^{\text{h}}$ /biljka, kod breze $5 \text{ dm}^3/24^{\text{h}}$, dok neke palme izluče 10-15 dm^3 vode za jedan dan. Eksudat sadrži veću koncentraciju mineralnih tvari u odnosu na gutaciju.

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

- **Intenzitet transpiracije** je izgubljena količina vode po jedinici površine lista u jedinici vremena i prosječno iznosi $15\text{-}250 \text{ g H}_2\text{O}/\text{m}^2$ tijekom dana i $1\text{-}20 \text{ g H}_2\text{O}/\text{m}^2$ tijekom noći.
- **Produktivnost transpiracije** označava količinu sintetizirane suhe tvari za 1 kg transpirirane vode i prosječno iznosi 3 g ST/kg H_2O .
- **Transpiracijski koeficijent** je recipročna vrijednost od produktivnosti transpiracije i pokazuje koliko biljka troši vode za sintezu jedinice suhe tvari, a nalazi se u granicama $125\text{-}1000 \text{ kg H}_2\text{O} / \text{kg suhe tvari}$ (prosječno za poljoprivredne usjeve našeg klimata je $300\text{-}500 \text{ kg H}_2\text{O} / \text{kg}$).
- **Relativna transpiracija** je omjer evaporacije i transpiracije s jednake površine.

Transpiracija je proporcionalna deficitu zasićenosti atmosfere vodenom parom, temperaturi i površini s koje se voda gubi. Razlikuje se nekoliko vidova transpiracije: **kutikularna**, **lenticelarna**, **peridermalna**, **kroz plodove** i **kroz puči**. **Kutikularna (epidermalna) transpiracija** (kutikula je mrtva lipidna membrana iznad epiderme) zavisi od debljine kutikule što je obrnuto proporcionalno

starosti biljka. Otuda, kod mladih biljka i do 50% otpada na kutikularnu transpiraciju. **Lenticelarna transpiracija** odvija se kroz lenticеле (otvore na kori) i ljeti može iznositi do 30% ukupne transpiracije kod drveća. Kroz koru drveća (**peridermalno**) se može također gubiti voda, kao i preko plodova, posebice krupnih.

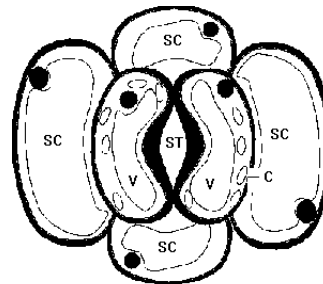


Mjerenje transpiracije potometrom

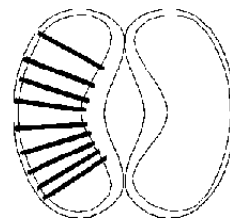
dermi stabljike, dijelovima cvijeta itd. Na lišću mogu biti s obje strane (**amfistomalni**), ili samo s jedne (gore **epistomalni**, dolje **hipostomalni** listovi). Kod velikog broja puči njihova veličina se smanjuje, pa omjer između površine puči i ukupne površine lista malo varira za različite biljne vrste istog klimatskog područja, što se utvrđuje **indeksom puči I_p** [broj puči/dm² / (broj puči/dm² + broj epidermalnih stanica/dm²)].

Ukupna površina puči iznosi 1-3% od površine lista, a kroz njih se izgubi 2/3 vode, odnosno gubitak vode kroz puči 30-ak puta je veći negoli s drugih dijelova lista. Naime, gubitak vodene pare

Najznačajniji gubitak vode kod biljka je transpiracijom kroz puči. To su otvori u epidermi lista okruženih s dvije posebne **stanice zapornice**. Otvorene puči su eliptičnog oblika, širine otvora 4-12 μm i dužine 10-40 μm. Broj im je promjenjiv u granicama 1000-2000/cm² kod žitarica, a do 100000/cm² kod hrasta. Smještene su na lišću, ali i peteljčkama, plodovima, epi-



Stanice pomoćnice



Anatomija puči

difuzijom kroz male otvore znatno je veći zbog rubnog efekta što je prikazano **Stefanovim izrazom** za isparavanje vode:

$$V = 4rK \frac{P_1 - P_0}{P} S$$

(gdje je V = količina isparene vode, r = radius površine isparavanja, K = koeficijent difuzije vodene pare, P₁ = napon pare u zasićenju kod trenutne temperature, P₀ = stvarni napon pare kod trenutne temperature, P = atmosferski tlak i S = površina s koje voda isparava.)

Puči vrlo osjetljivo reagiraju na promjenu vanjskih uvjeta, posebice na svjetlost, koncentraciju CO₂, koncentraciju klorofila u lišću, temperaturu, sadržaj vode u lišću i dr. Svjetlost ima najjači utjecaj na ritam otvaranja i zatvaranja puči što je usko povezano s fotosintezom i prisustvom određenih produkata metabolizma u stanicama zapornicama.

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

6.7. Mehanizam rada puči

Otvoranje i zatvaranje puči biljaka omogućeno je njihovom anatomijom, prije svega stanica zapornica koje posjeduju zadebljale stjenke uz otvor i tanke, elastične nasuprot otvora puči pa porast turgora isteže vanjske stjenke koje povlače unutrašnje i otvor puči se širi. Suprotno, kod pada turgora, vanjske stjenke se skupljaju pa unutrašnje zatvaraju otvor puči i sprečavaju isparavanje vode. Mehanizam rada puči, iako neosporno utemeljen na promjeni turgora, ima više aktualnih hipoteza koje pokušavaju razjasniti fiziološke procese odgovorne za mehanizam rada puči. Sve one su utemeljene na enzimatskom objašnjenju koji se sastoji od niza uzročno-poslijedičnih pojava-procesa: **svjetlost** ⇒ **fotosinteza** ⇒ **rast pH** ⇒ **hidroliza škroba** ⇒ **malat** ⇒ **porast osmotskog tlaka** ⇒ **porast turgora** ⇒ **otvaranje puči**. Budući da postoji više različitih izuzetaka, ovom slijedu događaja može se prigovoriti. Naime, puči su

ponekad otvorene i u tami, neke biljne vrste u stanicama zapornicama uopće ne sadrže škrob ili na dijelovima lišća ne sadrže klorofil (panaširano lišće), mnoge od tvari koje su spomenute su i same osmotski aktivne itd., pa stoga mehanizam rada puči nije još potpuno poznat.

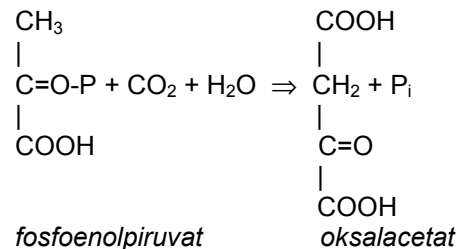
Glikolatna hipoteza temelji se na analogiji **α -hidroksisulfonata** i **glikolne kiseline**. Naime, α -hidroksisulfonat sprečava otvaranje puči na svjetlosti ili njihovo zatvaranje kao i glikolna kiselina koja je naravni produkt metabolizma biljaka, posebice kod snižene koncentracije CO₂ u zraku što dovodi do zatvaranja puči. Slijedeće reakcije su temelj ove hipoteze:

hv

1. $\text{NADP} + \text{ADP} + \text{P}_i + \text{H}_2\text{O} \Rightarrow \text{NADPH}_2 + \text{ATP} + 0,5\text{H}_2\text{O}$
2. $\text{NADPH}_2 + \text{CHOCOOH} \Rightarrow \text{NADP} + \text{CH}_2\text{OHCOOH}$ (redukcija gliksalata)
3. $\text{CH}_2\text{OHCOOH} + \text{O}_2 \Rightarrow \text{CHOCOOH} + \text{H}_2\text{O}_2$ (oksidacija glikolata)
4. $\text{H}_2\text{O}_2 \Rightarrow \text{H}_2\text{O} + 0,5\text{O}_2$

α -hidroksisulfonat inhibira u trećoj reakciji aktivnost **glikolat oksidaze**, nakuplja se glikolna kiselina (CH₂OHCOOH) i dolazi do zatvaranja puči.

Karboksilacija u mraku temelji se na nefotosintetskom vezivanju CO₂:



Fosfoenolpiruvatom veže se 18 molekula CO₂ pri čemu nastaje 12 molekula malata uz ekvivalentni utrošak 42 molekule ATP iz procesa oksidativne fosforilacije. Nastale kiseline (oksaloctena i druge kiseline koje nastaju iz nje, posebice jabučna) snižavaju pH vrijednost stanica zapornica i mjerenja pokazuju da je pH tih stanica 6,0-7,4, a noću svega ~5,0.

Interkonverzija škroba u šećer temelji se na promjeni turgora stanica zapornica što je posljedica konverzije osmotski neaktivnog škroba u osmotski aktivne niskomolekularne ugljikohidrate. Naime, stanice zapornice su jedine stanice u epidermi koje posjeduju kloroplaste i mogu obavljati fotosintezu. Ta-

kođer, za razliku od susjednih stanica mezofila lista, škrob nastao iz glukoze nakon prekida fotosinteze se ne premješta iz njih uz pad pH u mraku što pogoduje zatvaranju puči. Na svjetlosti, fotosinteza producira osmotski aktivne oblike šećera, prije svega glukozu, troši slobodni i vezani CO₂ iz (H₂CO₃) iz organskih kiselina što podiže pH na ~7,0 i stimulira hidrolizu škroba uz oslobađanje glukoze (osmotski aktivna) koju fosforilaza transformira u glukozu-1-fosfat. Kod biljaka koje ne posjeduju škrob (npr. luk) prisutni su drugi polisaharidi tipa **fruktozana**, **ksilana**, **arabana** i sl. koji su osmotski **inaktivni** kao i škrob.

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

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

Malat-kalijska hipoteza temelji se na interkonverziji malata u škrob na što utječu kationi, najjače **kalij**. Pretpostavlja se da kloroplasti stanica zapornica posjeduju **Kalvinov ciklus** i mogu sintetizirati **malat** iz kojeg **glukoneogeneza** može nastati škrob uz smanjenje koncentracije kationa. Proces transformacije jabučne kiseline može ići preko oksalocetne kiseline njenom dekarboksilacijom ili direktnom **dekarboksilacijom malata** do **fosfoenolpiruvata** koji u procesu **glukoneogeneze** daje **glukozu**, a njenom polimerizacijom nastaje škrob. Prisustvo malata smještenog u vakuolama dovodi do premještanja K⁺ iona iz susjednih stanica mezofila, porasta osmotske vrijednosti i turgora stanica zapornica uz otvaranje puči.

Suvremeni pogled na mehanizam rada puči pridaje najveću pozornost **H⁺-ATPazi**, vezanoj na plazmalemu koja kad je aktivna počinje izbacivati H⁺ iz stanica zapornica što **generira negativni membranski potencijal** (približno -100 mV) koji može narasti na -150 do -180 mV uz **hiperpolarizaciju** plazmalema. Ta razlika potencijala izjednačava se **ulaženjem K⁺ pomoću ionske crpke** ili **kanala za ulaz kalija** (~100 mmol do 400-800 mmol) u zapor-

nice iz susjednih stanica uz **difuziju Cl⁻** iz susjednih stanica parenhima za neutralizaciju suviška pozitivnog naboja. Porast koncentracije elektrolita unutar zapornica izaziva porast (više negativan) vodnog potencijala (Ψ) pa uz njegov visok gradijent voda ulazi u zapornice uz porast turgora i otvaranje puči. Pojačanu aktivnost H^+ -ATPaze izaziva crveno svjetlo (apsorpcija klorofilom), plava svjetlost (još uvijek nepoznati pigment) i niska koncentracija CO₂ (visok intenzitet fotosinteze).

Puči se zatvaraju padom aktivnosti H^+ -ATPaze i otvaranjem **membranskog kanala** za izlaz Cl⁻ iz zapornica te padom membranskog potencijala na standardnih ~-100 mV. Kanal za ulazak K⁺ se zatvara, otvara se kanal za izlaz K⁺ te **padom elektrokemijskog potencijala** zapornica pada vodni potencijal (manje negativan Ψ) uz izlazak vode iz njih i pad turgora pa dolazi do zatvaranja puči. Zatvaranje puči stimulira mrak, **ABA** (stres hormon **abscisinska kiselina**: C₁₅H₂₀O₄) i visoka koncentracija CO₂ koja inhibira H^+ -ATPazu (pad intenziteta fotosinteze). Puči mogu zatvoriti i drugi inhibitori, npr. **vanadat** kao **inhibitor H^+ -ATPaze** ili **CCCP** koji smanjuje H^+ gradijent.

6.8. Činitelji koji utječu na transpiraciju

Gubitak vode transpiracijom zavisi podjednako od unutrašnjih (biljnih) i vanjski činitelja. Od unutrašnjih činitelja na transpiraciju prije svega utječe biljna vrsta sa svojim anatomskim i metaboličkim osobenostima. Ovdje treba svakako spomenuti da broj, veličina i položaj puči na listu, te ponašanje puči značajno utječu na intenzitet transpiracije. Kod ratarskih biljnih vrsta može se razlikovati tri različita tipa puči, iako kod većine su puči najviše otvorene u jutarnjim satima i postupno se zatvaraju prema kraju dana. **Lucerna tip** puči karakterizira se otvorenošću puči preko dana i njihovim zatvaranjem tijekom noći. U nepovoljnim uvjetima mogu se zatvoriti i preko dana, ali tada slijedi noćno otvaranje. Kod **krumpir tipa** puči su stalno otvorene, izuzev oko 3 sata po zalasku sunca, dok **kod ječam tipa** puči nisu noću nikad otvorene, a dnevno otvaranje i zatvaranje je vrlo brzo i osjetljivo na vanjske čimbenike. Zatvaranje puči do 50% promjera otvora ne utječe značajno na intenzitet transpiracije.

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

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

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

6.9. Biljni antitranspiranti

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

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

voskova koje smanjuju transpiraciju više od asimilacije CO₂ i tvari koje reflektiraju svjetlost što smanjuje zagrijavanje lišća.

6.10. Energetika transpiracije

Vodni režim biljaka najuže je ovisan o kretanju vode u sustavu atmosfera-tlo-biljka, odnosno o dotoku i gubitku vode iz zone korijenovog sustava biljaka.

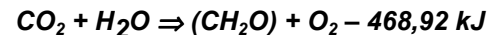
Korisna vlaga tla (Vik) računa se izrazom:

$$Vik = (Vlt - Vlu) * Rd + (Pd + Ir) * vi - (ETP * vi + Pg * vi + Pk * vi)$$

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

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

hv



Pošto se po molu organske tvari utroši u fotosintezi 468.92 kJ energije, tada na 1 g organske tvari otpada 14,65 kJ pa se uz efikasnost fotosinteze od 1% i toplinu isparavanja vode 2452 kJ/kg (na 20°C) potroši:

$$\frac{14,65 \text{ kJ/g} \times 1000 \text{ g} \times 100}{2452 \times 1} = 597 \text{ kg vode/kg ST}$$

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

6.11. Sadržaj vode u biljkama

Biljke sadrže prosječno 85-95% vode, ali se sadržaj znatno mijenja zavisno od biljne vrste, organa, starosti (stadija), temperature, vlažnosti zraka i tla, mineralne ishrane i dr.

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

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

6.12. Potrebe biljaka u vodi

Potrebe biljaka u vodi razlikuju se po biljnim vrstama, razvojnem stadiju, sklopu biljaka i drugim biološkim posebnostima, ali i fizikalnim svojstvima tla koja određuju iznos **retencije**, **raspoloživost** i **kretanje vode** u tlu, određene **teksturne klase**, **agrotehnik** (obrade, gnojidbe i dr.), **klimatskih parametara**, **fiziografije** itd. Iskustvo, ali i mnogobrojna istraživanja pokazuju da **postoji kritičan period** (ili više njih) kada se nedostatak vode najviše odražava na visinu poljoprivrednog prinosa.

Potrošnja vode različita je zavisno o etapi razvitka pojedinih biljnih vrsta, npr. vegetacija šećerne repe može se uvjetno podijeliti na tri vremenska intervala od 50 dana u kojima je omjer potrebe za vodom 1:9:3. Kritičan period biljaka prema vodi najčešće se podudara s promjenama viskoznosti protoplazme pa se kod najvećeg dijela **mezofita** i **hemikserofita** elastičnost protoplazme naglo smanjuje u cvjetanju, a kod **kserofita** i **halofita** uglavnom se ne mijenja, ili se čak povećava.

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

Kritičan period usjeva prema vodi

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

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

Kritičan i letalni deficit vode u lišću nekih biljnih vrsta

Akutan nedostatak vode manifestira se kao uvelost biljaka i može uzrokovati **prolazno** ili **trajno uvenuće**. Prolazno uvenuće često se zapaža u vrelom dijelu dana kad velik gubitak vode transpiracijom biljke, zbog otpora provodnih tkiva, ne mogu nadoknaditi. Uveče kad se temperatura snizi, biljke kod prolaznog uvenuća brzo uspostavljaju ravnotežu vodne bilance. Trajno uvenuće mnogo je opasnije za biljke jer zbog niskog sadržaja vode u tlu odumiru korijenske dlačice i biljka gubi kontakt s česticama tla. U tom slučaju

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

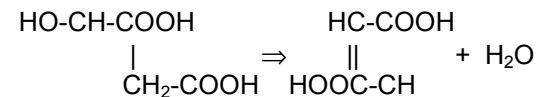
više niti zaljevanje (navodnjavanje) ne pomaže, te dolazi do otpadanja cvjetova, plodova ili lišća, formiranja šturog zrna itd.

Biljne vrste različito podnose nedostatak vode pa tako kukuruz podnosi 25-30% vodnog deficita, dok je za neke biljne vrste ta granica na svega 5-10% što ovisi prvenstveno o anatomskim svojstvima, ali i načinu uzgoja biljaka. **Kritični nedostatak vode** u biljkama (**subletalni deficit**), kad se prekorači dovodi, do odumiranja najosjetljivijih stanica i tkiva koja sudjeluju u transportu vode. Prekoračenjem **letalne granice** nastupaju **nekrotične promjene** na biljkama (od odumiranja manjih dijelova do smrti pojedinih organa i cijele biljke) i nakon **letalnog deficita** biljke niti uranjanjem u vodu ne mogu povratiti prvobitnu težinu.

Ukupna potreba biljaka za vodom može se procijeniti i pomoću **transpiracijskog koeficijenta**, iako on zavisi, kao i svi drugi pokazatelji, od velikog broja drugih činitelja pa stoga znatno varira. Npr., transpiracijski koeficijent pšenice iznosi 217-755 kg H₂O/kg ST, lucerne 446-1210, šećerne repe 227-660, a šećerne trske 125-350 kg H₂O/kg ST.

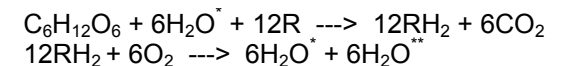
6.13. Endogena vode i njen značaj za biljke

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



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

U anaerobnoj fazi disanja dolazi do redukcije enzima koji vežu vodik iz vode, dok se kisik iz vode koristi za oksidaciju ugljika uz nastanak CO₂. U aerobnoj fazi (druga jednadžba) vodikovi atomi oduzeti enzimskim putem od šećera i oni iz vode oksidiraju se egzogenim kisikom pri čemu nastaje 12 molekula vode. Polovica je **obnovljena voda** (H₂O⁺) jer vodik



potječe iz vode, a druga polovica **endogena voda** nastala na račun vodika supstrata oksidacije (H_2O^{**}).

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

1.	$\text{AD} + \text{SH}_2$	\Rightarrow	ADSH_2
2.	ADSH_2	\Rightarrow	$\text{ADH}_2 + \text{S}$
3.	$\text{ADH}_2 + \text{D}$	\Rightarrow	$\text{DH}_2 + \text{AD}$
4.	$2\text{DH}_2 + 2\text{O}_2$	\Rightarrow	$2\text{D} + 2\text{H}_2\text{O}_2$
5a.	$2\text{H}_2\text{O}_2 + 2\text{K}$	\Rightarrow	$2\text{KH}_2\text{O}_2$
6b.	$2\text{KH}_2\text{O}_2$	\Rightarrow	$2\text{K} + 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$
5b.	$2\text{H}_2\text{O}_2 + 2\text{P}$	\Rightarrow	$2\text{PH}_2\text{O}_2$
6b.	$2\text{PH}_2\text{O}_2$	\Rightarrow	$2\text{P} + 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$

Kemiza tvorbe endogene vode

Nastanak znatne količine endogene vode katalaznim ili peroksidaznim djelovanjem značajan je i zbog uklanjanja toksičnog, visokoksidativnog peroksida. Značajne količine vode nastaju i pri učešću citokromnog sustava u transportu elektrona i različitim sintetskim procesima kao što su sinteza polisaharida iz monosaharida, bjelančevina iz aminokiselina, lipida iz glicerola i masnih kiselina itd. Endogena voda može nastati i neenzimatski razmjenu vodik i kisika iz različitih spojeva.

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

7. RAST I RAZVITAK BILJAKA

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

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

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

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

Prema užoj definiciji **rast je povećanje stanica, tkiva, organa te cijelog organizma biljke**, dok najšira definicija pod rastom podrazumijeva i paralelne procese diferencijacije koji prate povećanje pojedinih dijelova biljke. Kontinuirana sinteza velikih složenih ne vodi samo povećanju stanica, već one postaju i kompleksnije. Naravno, sve stanice ne rastu i razvijaju se na isti način, tako da formirane biljke čini veliki broj različitih tipova stanica. Proces kojim se stanice specijaliziraju naziva se **diferencijacija**, a **proces rasta i diferencijacije pojedinih stanica u tkiva i organe biljke naziva se razvitak i obuhvaća životni**

ciklus biljke od sjemena do sjemena. Posljedica diferencijacije stanica je **morfogeneza**, odnosno promjena izgleda biljke.

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

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

7.1. Pokazatelji rasta

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

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

7.2. Rast i razvitak stanice

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

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

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

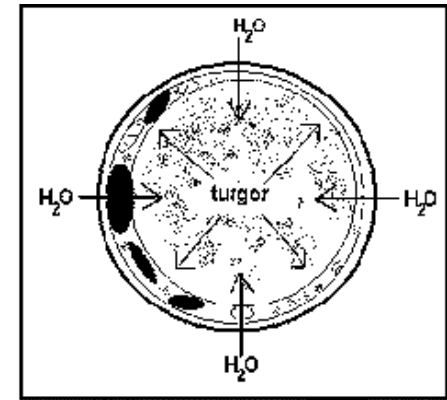
Etapa povećanja stanica (ekspanzija), tj. njenog izduživanja i povećanja volumena odlikuje se povećanim sadržajem vode u stanici i povećanjem vakuola te rastom stanične stijenke. Značaj pristupačnosti vode za rast stanica pokazuje činjenica da korijen potopljen u hipertoničnu otopinu ne raste. Sadržaj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

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

Nova strukturalna svojstva u diferencijaciji stanica pojavljuju se tek kod pune veličine stanica, ali u nekim slučajevima počinju razlike već u embrionalnoj etapi. Sve morfološke i fiziološko-biokemijske promjene koje dovode do difer-

encijacije osposobljavaju stanicu za obavljanje specifičnih funkcija u biljci. Izdiferencirane stanice su raspoređene u biljci prema strukturnim karakteristikama biljnog organizma, što čini temelj **morfogeneze**, znanstvene discipline koja proučava životne oblike.

Sve stanice nastale mitozom imaju isti genski komplet pa iz svake somatske stanice može nastati bilo koje tkivo, odnosno sve stanice su **totipotentne** što se može dokazati regeneracijom cijele biljke npr. oživljavanjem lista, kloniranjem biljaka u kulturi tkiva, reznicama i dr. Dakle, i nakon diferencijacije, stanice mogu diobom dati druge vrste stanica u odgovarajućim uvjetima. Pojava stvaranja jedne vrste tkiva iz druge naziva se **restitucija**, a u stanicama prethodi proces **rediferencijacije**.



Uloga turgora u rastu

7.3. Teorije rasta i razvitka

Više hipoteza i teorija pokušaju objasniti pojavu i uzroke rasta i razvitka biljaka s više ili manje uspjeha, ali još niti jedna u potpunosti nema cjelovit odgovor.

Klebsova ugljikohidratnodušična teorija cvjetanja biljaka smatra da cvjetanje biljaka nastupa kada se u njima nakupi toliko šećera da oni prevladavaju nad dušičnim tvarima. Nedostatak teorije je u tome što ne uzima u obzir promet specifičnih tvari tipa hormona već samo metabolizam ugljikohidrata i proteinskih tvari.

Mičurinova teorija o etapama razvitka višegodišnjih biljaka, kao osnova za opću teoriju ontogeneze biljaka, uvodi slijedeće etape razvitka biljaka:

- **embrionalna etapa** (od oplodnje do klijanja)
- **etapa mladosti** (od klijanja do početka stvaranja cvjetova)
- **etapa spolne zrelosti** (do pojave novih klica)

- **etapa spolnog razmnožavanja** (od embriona do zrelosti sjemena)
- **etapa starosti** (od pune zrelosti plodova do odumiranja)

Lisenkova teorija stadijnog razvitka uvodi **stadij jarovizacije** i **svjetlosni stadij** kod ozimih usjeva. Teorija ima ozbiljan nedostatak jer ne obuhvaća kratkodnevne jare biljke i dio dugodnevnikih biljaka.

Krenkeova teorija o cikličnosti starenja i podmlađivanja biljaka i o procesu ontogeneze smatra da morfološke promjene tijekom rasta biljke uvjetuju fiziološko-biokemijske promjene, a trošenjem “*životnog potencijala*” biljaka mijenja se odnos procesa starenja i podmlađivanja te se na taj način postupno završava **ontogeneza**. Teorija obuhvaća morfološke i fiziološke procese u vegetativnim organima biljke, ali ne obuhvaća i generativni razvoj.

Holodni i Vent razvili su **hormonalnu teoriju rasta biljaka** proučavajući **fotropizam** i **geotropizam** koji dovode do neravnomjerne raspodjele hormona **auksina** što rezultira nepravilnim rastom, odnosno povijanjem biljaka prema svjetlosti. **Holodni** zaključuje da su **fitohormoni** regulatori vegetativnog i generativnog razvitka biljaka. Na žalost, ova teorija ne razdvaja vegetativnu od generativne faze razvitka.

Čajlahjan je zapazio da pri povoljnoj dužini dana u listu se stvaraju hormoni cvjetanja što dovodi do generativnog razvitka.

7.4. Polarnost

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

reznice posjeduju **fiksiranu polarnost** koja ostaje sačuvana bez obzira na položaj reznice.

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

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

Bioelektrična polarnost zapaža se većom elektronegativnosti vrha stabljike nekih biljaka u odnosu na bazalni dio biljke. Pored električnog potencijala na ovu polarnost utječu i ukupan električni otpor tkiva te oksidoredukcijski potencijal.

7.5. Korelacije

Uzajamni odnosi koji se uspostavljaju između pojedinih organa biljke i njihovih dijelova za vrijeme procesa rasta nazivaju se **korelacijama**. Naime, intenzitet i brzina rasta pojedinih biljnih dijelova su različiti, a promjene su pravilne i progresivne sve do uspostavljanja specifične organske strukture. Korelacije se dijele na **fiziološke korelacije (korelacije ishrane i kompenzacijske ili konkurentske)**, te **genetske korelacije**.

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

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

Korelacije između dva svojstva rezultat su **vezanosti gena** koji kontroliraju ta svojstva ili **plejotropnog efekta gena** (jedan gen je odgovoran za više svojstava), a nazivaju se **genetske korelacije**. Npr., poznato je da su kod rajčice vezana svojstva pojave žučkastog cvijeta i duguljastih plodova, ili šareni cvijet daje jabučast plod itd.

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

7.6. Fotobiologija

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

Fotokatalizatorski efekt svjetlosti (najefikasnije su plava, crvena i ljubičasta svjetlost) jasno pokazuju **etiolorane biljke** izložene svjetlu samo 1-2 minute nakon čega je inhibirano izduživanje stabljike, list je normalne veličine, ali ostaje blijedožute boje. Za sintezu klorofila, **fitotropizam** (pokreti biljaka pod utjecajem svjetlosti) i sprečavanje pojave etioloranja dovoljan je intenzitet svjetlosti od svega 200 cd. Također, biljke brže rastu noću (približno 1,8-2,8 puta)

nego danju, ali uzrok je pored izostanka svjetlosti i bolja snabdjevenost vodom, povoljan temperaturni režim itd.

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

7.6.1. Fitokromi

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

Fitokrom je **fotomorfogenetski faktor** viših biljaka čiji aktivni oblik utječe na odvijanje i intenzitet nekih fizioloških procesa u biljci. Kemijski je to **kromoproteid** mol. težine 240000, a **prostetička grupa** (*kromofor*) je otvoreni *tetrapirolni lanac* sličan pigmentu **biliverdinu**. Prevođenje jednog oblika fitokroma u drugi oblik je fotokemijska reakcija koja se odvija u njegovom kromofornom dijelu apsorpcijom crvene, tj. dalekocrvene svjetlosti uz ekscitaciju, ali se energija za razliku od klorofila koristi za promjenu molekularne strukture samog pigmenta.

Količina fitokroma u biljci je 5×10^{-8} do 5×10^{-7} mola, a odnos Pfr prema Pr u fotostacioniranom stanju ili **fotoekvilibrju** je $Pfr / (Pr + Pfr)$. Transformacija fitokroma ovisi o više faktora: Pfr je u mraku nestabilan i u "in vivo" uvjetima transformira se termičkom reakcijom u Pr (*reverzija*). Izvjestan broj Pfr se ireverzibilno razgrađuje (*destrukcija*), vjerojatno denaturacijom proteina, a intenzitet destrukcije ovisi o količini Pfr nastalog u *fotoekvilibrju*. Postoji linearna zavisnost sinteze fitokroma "de novo" i smanjenja njegove početne količine što se objašnjava pretpostavkom da postoji **fotoreverzibilni** i **fonereverzibilni** oblik fitokroma, a vezani oblik postaje fotoreverzibilan kada njegov sadržaj padne ispod neke granice. Hipoteza *Bortwick-Hendricksa* pretpostavlja

da se **reverzibilna fotokemijska pretvorba Pr u Prf**, zbog gore navedenog, nadopunjuje sporom transformacijom Pfr u Pr u tami i razagradnjom aktivnog fitokroma pri dugom djelovanju svjetlosti.

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

Efekti izazvani fitokromnim sustavom su **indukcija klijanja** sjemenki biljaka koje klijaju na svjetlu (**pozitivno fotoblastično sjeme**), indukcija sinteze antocijana, spriječavanje pojave etioliranih klijanaca, indukcija sinteze klorofila, askorbinske kiseline, RNA, proteina itd., fotoperiodizam, utjecaj na disanje i transport tvari, diferencijaciju stanica i pokrete kod biljaka.

7.6.2. Svjetlosni stadij (fotoperiodizam)

Nakon **jarovizacije** neke biljke prelaze u svjetlosni stadij gdje je glavni činitelj razvitka biljaka dužina dana i noći. Svjetlost ne mora neposredno utjecati na točke rasta biljke, već lišće mora biti izloženo određenom svjetlosnom režimu (dovoljan je i jedan list) da bi biljke mogle cvjetati. Obzirom na potrebe u dužini dana za prijelaz u generativnu fazu, sve biljke se dijele na **biljke dugog dana**, **biljke kratkog dana**, a postoje i **dugo-kratkodnevne** (postupno skraćivanje dana) i **kratko-dugodnevne** (produljivanje dana).

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

Dakle, **fotoperiodizam je reakcija biljke na duljinu osvjetljavanja**, tj. na trajanje svjetla i tame unutar 24 sata. Biljke reagiraju i na umjetnu svjetlost, ali

ovisno o njenoj kvaliteti. **Fotoperiodska indukcija** je izlaganje biljaka minimumu **fotoperiodski aktivnih ciklusa** (odgovarajuća dužina svjetlosti i tame unutar 24 sata) što nakon toga omogućava cvjetanje biljaka u uvjetima nepovoljne duljine dana. Minimumi fotoperiodski aktivnih ciklusa se razlikuju za pojedine biljne vrste i kultivare.

Mehanizam djelovanja duljine dana na biljku uglavnom se objašnjava djelovanjem specifičnih produkata fotosinteze koji kod kratkodnevni biljaka nisu fotootporni (pogoduje im dulji period tame), a kod biljaka dugog dana postoji otpornost tih produkata na fotokemijsku transformaciju. **Svjetli dio fotoperiodnog ciklusa (fotofilna faza)** dijeli se na *osnovni* (nastupa odmah poslije perioda tame) i *dopunski* (produženi dio koji čini dugi dan). U osnovnom dijelu fotofilne faze provodi se nespecifična fotosinteza. Kod biljaka dugog dana specifične fotosintetske reakcije se odvijaju u dopunskom dijelu svijetle faze ciklusa, a u mraku (**skatofilna faza**) preovlađuju enzimatski kontrolirane hidrolize. Biljke kratkog dana specifične fotoperiodne reakcije provode u tami i prekidanje tame, makar i kratkotrajnom svjetlosti, prolongira cvjetanje.

Objašnjenje fotoperiodizma endogenim procesima biljke temelji se na zapažanjima da unutar 24 sata u životu biljke postoji **fotofilna faza** (koja inicira cvjetanje) i **skatofilna faza** (koja inhibira cvjetanje). Kod biljaka kratkog dana fotofilna faza nastupa odmah nakon tame, a kod biljaka dugog dana 10-12 sati kasnije. Fitokromna teorija utjecaj svjetlosti na cvjetanje pripisuje fitokromu jer **Pr(660)** inicira cvjetanje biljaka kratkog dana, a inhibira cvjetanje dugodnevni biljaka, dok **Pfr(730)** inicira cvjetanje dugodnevni biljaka, a inhibira cvjetanje kratkodnevni. **Hormonalna teorija** objašnjava pojavu cvjetanja fiziološkoj ulozi **giberelina** (jer neke dugodnevne biljke u uvjetima kratkog dana procvjetaju uz upotrebu giberelina, dok kod drugih ta reakcija izostaje), ali je danas poznato da giberelini utječu na formiranje stabljike kod svih tretiranih biljaka (osovinski rast koji prethodi cvjetanju). Reakcija biljke ovisi i o vrsti giberelina. Sinteza giberelina je intenzivnija u uvjetima dugog dana i dugodnevne biljke pri cvjetanju imaju visok sadržaj giberelina, dok biljke kratkog dana imaju nizak sadržaj giberelina.

Prema nekim autorima na cvjetanje utječe hormon **florigen** (**giberelin+antenzin**). Čajlahjan objašnjava utjecaj duljine dana **konceptijom dvofaznog cvjetanja**: a) **faza formiranja cvjetnih stabljika** (neophodan **giberelin**) i b) **faza formiranja začetak cvijeta** (neophodan **antenzin**). Biljke dugog dana ne cvjetaju u uvjetima kratkog dana zbog nedostatka giberelina, a biljke kratkog dana ne cvjetaju u uvjetima dugog dana zbog nedostatka antezina.

Kod dugodnevni biljaka kritična je faza koja zahtijeva drugi dan za sintezu giberelina, dok je dužina dana nebitna za drugu fazu. Biljke kratkog dana prvu fazu provode neovisno o uvjetima osvjetljenosti, a drugu provode samo u uvjetima kratkog dana.

7.7. Brzina rasta i biološka ritmika procesa

Krivulja rasta je tipično **sigmoidna krivulja** ("S" oblik) koja vrlo dobro ilustrira početni period sporog rasta (sinteza DNA, RNA i fitohormona), period intenzivnog rasta, te period starenja (nakupljanje inhibitora). Rast se može izraziti eksponencijalnom jednačinom: $P_1 = P_0 e^{rt}$ gdje je P_1 = veličina u datom momentu vremena t , P_0 = veličina u početku rasta, e = baza prirodnog logaritma i r = brzina rasta (može biti eksponencijalna ili proporcionalna).

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

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

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

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

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

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

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

7.8. Biološki sat

Biološki sat (biološka ritmika) označava periodično protjecanje životnih procesa biljke, a proučavanjem tih pojava bavi se **bioritmologija** (**biokronometrija**).

Za biljke su najznačajni slijedeći biološki ritmovi na Zemlji: **sunčani period** (24 sata, smjena dana i noći), **mjesečev period** (24.8 sati - plima i oseka), **sinodički mjesečni period** (29.5 dana, obuhvaća 4 Mjesečeve mjene).

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

Biološka ritmika rezultat je promjene činitelja vanjske sredine: temperature, osvjetljenosti, relativne vlažnosti itd., a obzirom na ovisnost o tim promjenama, biološki ritmovi se dijele na **egzogene** (potpuna ovisnost o vanjskim faktorima) i **endogene** (stalni optimalni uvjeti vanjske sredine uz učestalost 2000 cik-

lusa/sek. do 1 ciklus/god.). Prve endogene ritmove kod biljaka ustanovio je De Meran prije 200-tinjak godina.

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

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

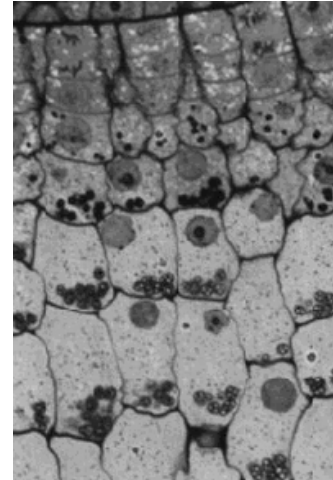
7.9. Pokreti biljaka

Pokreti biljaka mogu biti: **inducirani** ili **paratonični**, a rezultat su utjecaja vanjske sredine i temelje se na aktivnosti protoplazme i **autonomni** ili **spontani** pokreti koji su posljedica procesa unutar biljke.

Inducirani pokreti se sastoje iz povezanih reakcija u tri faze:

- **suscepcija** - primanje draži iz vanjske sredine,
- **percepcija** - promjene u protoplazmi koja postaje nadražena i
- **reakcija** - pokreti.

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



Izgled i smještaj
amiloplasta kao statolita
u listu

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

Tropizmi su pojava izmjene pravca rasta organa u prostoru, tj. pokreti uvjetovani pravcem draži.

Geotropizam označava pokrete biljaka izazvane utjecajem gravitacije, a reakcije biljke mogu biti pozitivne (u pravcu gravitacije) i negativne (u suprotnom pravcu). **Lateralna geotropna reakcija** je kada pravac kretanja organa biljke zatvara određeni kut s pravcem gravitacije. Organi

s geotropnom reakcijom mogu biti: **ortogeotropni** (*paralelotropni*) kada je os organa paralelna s gravitacijom, odnosno, u pravilu, stabljika je *negativno ortgeotropna*, a korijen pozitivno; **platogetropni** (*plagiotropni*) kada je

os organa pod određenim kutom (pozitivan plagiotropizam je za kut $0-90^{\circ}$, a negativan za $90-180^{\circ}$); **diageotropni** kad su organi pod kutom od 90° .

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

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

Fototropizam (*heliotropizam*) označava rast biljaka prema izvoru svjetlosti (*pozitivan fototropizam*) ili od izvora svjetlosti (*negativan fototropizam*). Foto-

tropski pokreti su rezultat nejednakog rasta suprotnih strana biljke u odnosu na izvor svjetlosti. Prijem svjetlosnog nadražaja obavljaju različiti organi (lisne peteljke, vrhovi koleoptile gdje je najosjetljivija vršna zona 0,25 mm i dr.). Ukoliko svjetlost iste jačine dolazi s dvije ili više strana biljka neće reagirati.

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

Nastije su pokreti biljaka izazvani promjenama intenziteta različitih vanjskih činitelja. **Termonastije** su izazvane promjenom temperature, npr. cvjetovi reagiraju zatvaranjem ili otvaranjem (šafan, tulipan). **Fotonastije** su pokreti uvjetovani promjenom intenziteta svjetlosti. U većini slučajeva jača svjetlost otvara cvjetove, a slabija ih zatvara. **Niktinastije** su pokreti organa biljke vezani za ritmičnost dana i noći (posebice reagiraju listovi leguminoza). **Haptonastije** i **kemonastije** su pokreti izazvani dodiranjem ili kemijskim sredstvima, **seizmonastije** su pokreti izazvani dodiranjem, ali se reakcija ostvaruje varijacijom turgora (mimoza). Ustanovljena je izuzetno visoka aktivnost ATP-aze kod mimoza i stabljike zobi tijekom pokreta biljke, te se ovi pokreti povezuju s transformacijom ATP-a.

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

7.10. Fiziološki aktivne tvari

Fiziološki aktivnima smatraju se sve tvari koje u određenim uvjetima stimulacijski ili inhibicijski djeluju na fiziološko-biokemijske procese u biljci što rezultira prvo metaboličkim promjenama, a zatim i morfološkim. Prema djelovanju fiziološki aktivne tvari mogu biti **hormoni rasta** (**regulatori** ili **stimulatori rasta**)

koji ubrzavaju procese rasta, **inhibitori rasta** koji zadržavaju proces rasta, **defolijanti** koji izazivaju opadanje lišća), **desikanti** (izazivaju sušenje biljaka), **herbicidi** (uništavaju korove) itd. Endogene fiziološki aktivne tvari su neophodne za život biljke (**heteroauksin**, **vitamini**), ali to mogu biti i sintetske tvari (egogene) koje utječu na promjene metabolizma.

Ovisno o koncentraciji, količini i drugim uvjetima neke tvari mogu biti **stimulatori** ili **inhibitori**. Mehanizam djelovanja fiziološki aktivnih tvari objašnjava se kroz promjenu enzimatske aktivnosti, disanja, fotosinteze, usvajanje, kretanje i transformaciju asimilata i drugih tvari.

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

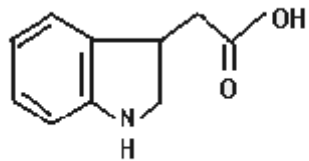
Stimulacija fiziološki aktivnim tvarima može ponekad narušavati normalne fiziološko-biokemijske procese u biljci, pri čemu je pojačani metabolizam reakcija biljke usmjerena ka neutralizaciji djelovanja toksičnih tvari i povratku na normalan metabolizam. U povećanim dozama te tvari više ne djeluju na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

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

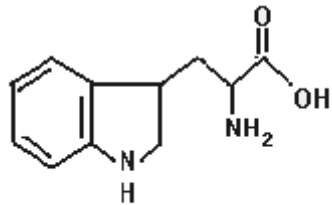
Sintetičke fiziološki aktivne tvari koje djeluju slično, ali su različite kemijske strukture najčešće se nazivaju **biljni regulatori rasta**.

7.10.1. Auksini

Auksini su hormoni koji se djeluju stimulacijski na rast i razvitak biljaka. Prekursor auksina je aminokiselina triptofan, a najznačajniji auksin je **indol-3-ocтена kiselina**. Ostali indolni auksini koji mogu stimulirati rast biljaka su **indol-3-mliječna kiselina**, **indol-3-pirogroždana kiselina**, **indol-3-etanol** itd. U



Indol-3-octena kiselina (IAA)



Triptofan

Kemijska struktura auksina

blokira **NPA** (naftilalamična kiselina), **TIBA** (tri-iodobenzojeva kiselina) i flavonoidi.

Uloga auksina zapaža se u:

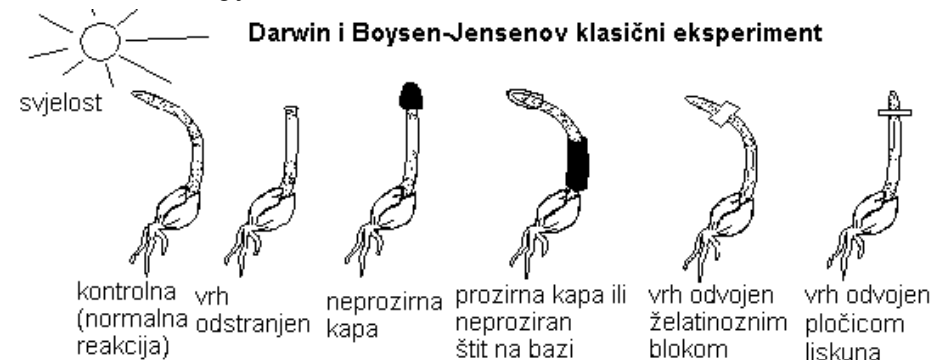
- izduživanju stanica i diferencijacija (posebno stanica ksilema i floema)
- diobi stanica (npr. proljetna sinteza auksina regulira diobu kambija, odnosno sekundarni rast u debljinu),
- apikalnoj (vršnoj) dominacija (npr. odstrani li se vršni pupoljak, auksini djeluju na pojavu bočnih grana od kojih jedna postaje dominantna),
- stimulaciji cvjetanja (npr. Bromeliaceae),
- stimulaciji formiranja adventivnog korijenja i partenokarpiji (zametanje plodova bez sjemena),
- inhibiciji rasta glavnog korijena
- sinkronizaciji sazrijevanja i opadanja plodova (preko stimulacije sinteze etilena).

nezrelom sjemenu graha pronađen je auksin **4-klorindol-3-octena kiselina**, a neindolni auksini su **fenil-octena kiselina** (suncokret, duhan), **sitosterol** (klica zrna pšenice) itd.

Sintetizirani auksini su **indol-3-propionska kiselina**, **naftil-octena kiselina**, **2,4-diklorfenoksi-octena kiselina**, **2,4,5-T** itd. **2,4-D**, **2,4,5-T** i **L-naftil-octena kiselina**, a koriste se i kao herbicidi u većim dozama.

Najveća koncentracija auksina je u vrhovima rasta (apeksima) gdje se i sintetiziraju, a ima ih i u zametku. Auksini se iz vrhova rasta transportiraju **bazipetalno** (prema dolje), a smatra se da je taj transport aktivan (uz pomoć *permeaza* u protoniranom obliku IAA-H) jer je brži od obične difuzije i odvija se nasuprot gradijentu koncentracije. Transport auksina

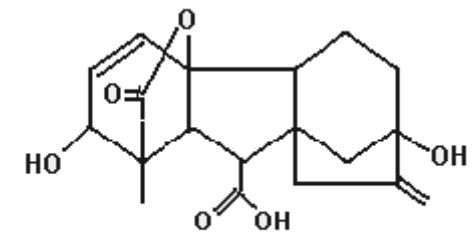
Simbiotske bakterije iz roda *Rhizobium* nakon stvaranja kvržica sintetiziraju auksine i druge hormone koji utječu na biljku domaćina, a tu sposobnost imaju i neke mikorizne gljive.



Regulacija viška sadržaja auksina provodi se njihovom inaktivacijom procesom **razgradnje** (auksinoksidaza-ireverzibilno), **vezivanja** (konjugacija) s aminokiselinama (asparaginska) i **šećerima** (glukoza) i **vezanja** s makromolekulama. Vezivanje auksina je reverzibilno i nakon hidrolize odvajaju se iznova aktivni auksini. Koncentracija auksina ovisi o vrsti tkiva biljke, a kreće se od 10^{-4} do 10^{-8} mola.

7.10.2. Giberelini

Giberelini su otkriveni 1926. god. (*Kurosava*) u Japanu kao tvari koje izdužuju stabljiku riže zaražene askomicetom *Giberella fujikuroi* (*Fusarium monilii* forme) te je novootkrivena grupa aktivnih tvari nazvana **giberelini**. Tek 1956. otkriveni su giberelini i u višim zdravim biljkama u nezrelom sjemenu i plodovima.

Giberelinska kiselina (GA₃)

Struktura giberelina

Po kemijskom sastavu giberelini su **diterpenoidi**, prekursor im je **mevalonska kiselina**, a sastoje se iz četiri **izoprenska ostatka** koji tvore prstenove A, B, C i D. Giberelini se

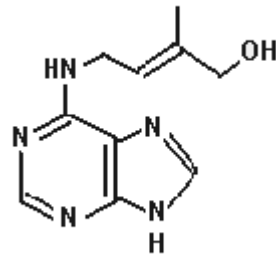
međusobno razlikuju po nezasićenim vezama u *A prstenu*, po rasporedu hidroksilnih i broju karboksilnih grupa i po broju C-atoma (19 ili 20). Razgradnja prstena A ili B inaktivira giberelin. Gibereline (danas ih je poznato preko 50) i njima slične tvari mogu sintetizirati i mikroorganizmi (gljive, alge, bakterije), a najviše giberelina sadrže mladi listovi i plodovi te meristemi.

Najvažniji fiziološki efekti giberelina ogledaju se u:

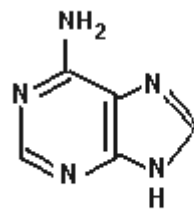
- *izduživanju biljaka*,
- *neutralizaciji potrebe za dugim danom ili niskom temperaturom u cvjetanju*,
- *kontroli aktivnosti mitoze meristema*,
- *sintezi α -amilaze i aktivnosti pojedinih enzima pri klijanju*,
- *razvitku ploda i partenokarpiji* (posebno GA4 i GA7),
- *utjecaju na izgled, broj i morfologiju listova*,
- *ubrzanju rasta korijena i stabljike* (kod nekih biljaka i cvjetanje i donošenje ploda),
- *sekundarno utječu na biokemijske procese* (slabija aktivnost auksinoksidaze, enzimatska aktivnost u aleuronu, više vodotopivog a manje bjelančevinastog N itd.).

7.10.3. Citokinini

Citokinini su tvari koje stimuliraju **citokinezu**, tj. diobu stanica. Najpoznatiji je **kinetin**, premda ih je danas poznato 40-ak. U citokinine spadaju derivati **purina**, **pirimidina** i **adenina** pa se mogu smatrati modificiranim bazama tRNA. Poznati citokinini su **zeatin**, **metiltiozeatin**, **kinetin**, **benziladenin**, **difenilurea** i dr. Citokinini su otkriveni tek 1956. god. (*Skoog and Miler*). U kemijskom pogledu citokinini su produkti **6-aminopurina** gdje je šesti C-atom zamjenjen purinskim prstenom. Citokinini, kao derivati **purina**, mogu se sintetizirati iz serina, tirozina ili adenina. Grade neaktivne **konjugate** sa šećerima (**glukoza**, **riboza**) i aminokiselinama (**alanin**).



Zeatin



Adenin

Kemijska struktura citokinina

Najvažnija fiziološka uloga citokinina je:

- *stimuliraju diobu stanica*,
- *sudjeluju u diferenciranju stanica i formiranju organa*,
- *reguliraju promet tvari organa koji više ne rastu* (sprečavaju gubitak klorofila),
- *reguliraju rast i dotok asimilata u plodove i lišće*,
- *utječu na rast vrha korijena*,
- *utječu na sintezu RNA u stanicama*,
- *povećavaju otpornost biljaka na visoke i niske temperature, na gljivična oboljenja i intenziviraju transpiraciju* i
- *utječu na proliferaciju stanica u kulturi tkiva*.

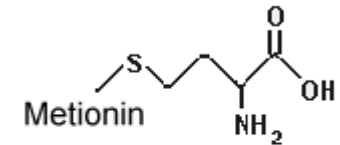
Vsoka koncentracija citokinina je u sjemenu (npr. endosperm kukuruza) i plodovima (duhan, grah, rajčica), sintetiziraju se i u vrhu korijena te mladim izdancima, a premještaju se **akropetalno** ksilemom (postoji i **bazipetalno** premještanje floemom). Citokinini sjemena i plodova slabo su pokretljivi.

7.10.4. Etilen ($H_2C=H_2C$)

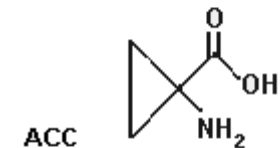
Etilen se danas također smatra stimulatorom jer utječe na rast i razvitak biljaka (*Neljubov*, 1902.). Vrlo rano je pronađen i u plodovima u fazi sazrijevanja (Cousins, 1910.), a kasnije i u vegetativnim organima. Etilen je produkt biljnog metabolizma (samo više biljke i gljive) i djeluje kao hormon, uglavnom na mjestu sinteze. Polazne tvari za sintezu etilena mogu biti **metionin**, **alanin**, **etionin** i **linoleinska kiselina**, a sintezu stimuliraju auksini.

Fiziološka uloga etilena je:

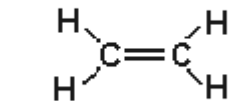
- *može usporiti brzinu rasta*,
- *inhibira izduživanje, a stimulira debljanje stabljike*,
- *sprječava asimetriju auksina i tako narušava fototropizam i geotropizam* i



Metionin



ACC



Etilen

Prekursori etilena i njegova kemijska struktura

- kontrolira procese opadanja listova, cvjetova i plodova, te sazrijevanje plodova (razvojem ploda raste količina etilena).

7.10.5. Prirodni inhibitori

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

ABA se u biljci može razgraditi do *fazeolinske kiseline* ili inaktivirati *transizomerizacijom*, odnosno s glukozom tvori inaktivan ester (*konjugacija*). Za pravilan rast i razvoj važna je ravnoteža stimulatora i inhibitori rasta u relativnom odnosu koji odgovara određenim fazama razvitka.

Fiziološka uloga ABA-e je:

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

Fiziološki mehanizam djelovanja ABA-e funkcionira preko promjene propustljivosti plazmatičnih membrana, inhibicije sinteze proteina i regulacije gena (transkripcija).

7.10.6. Retardanti

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

Osnovna fiziološka uloga retardanata je:

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

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

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

Također, poznato je herbicidno djelovanje nekih aldehida i ketona (*heksakloracetona*, *hidrokinini*, *oktani* itd.). Neki *amini* mogu biti selektivni herbicidi, *alkaloidi* i *glikozidi* mogu biti inhibitori, ali i stimulatori, plinovi *propilen*, *butilen*, *acetilen* i *ugljik(II)-oksid* i dr. mogu djelovati na ubrzano sazrijevanje plodova i na pojačano disanje.

7.11. Alelopatija

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

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

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

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

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

Klasifikacija kemijskih tvari koje sudjeluju u alelopatskim odnosima:

- **antibiotici** - inhibitori u međuodnosima mikroorganizama,
- **fitoncidi** - izlučevine viših biljaka koje djeluju na mikroorganizme,
- **marazmini** - izdvajaju ih mikroorganizmi i djeluju na više biljke i
- **kolini** - kemijski inhibitori viših biljaka koji djeluju na više biljke.

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

7.12. Razvitak biljaka i etape organogeneze

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

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

Jednogodišnje, dvogodišnje i neke višegodišnje biljke (agava) spadaju u **monokarpne biljke** (jednom u životu daju sjeme ili plod), a u grupu **polikarpnih biljaka** dolaze višegodišnje biljke koje mogu dati plod u 1. (trave), 2. (lucerna), 3. (neko voće) godini ili tek nakon 10-30 godina. *Monokarpne* vrste cvjetaju jednom i zatim umiru, a *polikarpne* vrste cvjetaju, vraćaju se u vegeta-

tivnu fazu i rastu, te ponovo cvjetaju više puta prije umiranja. U određenim uvjetima *monokarpne* biljke mogu postati *polikarpne* ili mogu produljiti život nekoliko godina, ali više ne donose plod. Donošenje ploda ovisi i o uvjetima uzgoja.

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

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

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

7.12.1. Stadij jarovizacije

Jarovizacija je razvojni stadij u kome biljke izložene utjecaju niske ili točnije određene temperature pretrpe promjene koje ima u kasnijim razdobljima života omogućuju prijelaz iz vegetativne u generativnu fazu razvitka. Prema *Lisenku* jarovizacija je stadij razvitka biljke u kojem ona zahtijeva određenu temperaturu da bi se normalno razvila i donijela plod.

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

Kao mjesto jarovizacije kod pšenice i raži utvrđen je **apikalni meristem**, a potencijalno to mogu biti i sve stanice koje se dijele u listu i korijenu. Za jarovizaciju je karakterističan specifičan metabolizam s kvantitavnim promjenama rRNA, nukleinskih kiselina i nekih proteina. Neka istraživanja su pokazala da

se jarovizacija podudara s biosintezom i nakupljanjem *fitokroma* u vrhu konusa rasta, ali ne postoji opće prihvaćena teorija fiziologije jarovizacije.

Zbog različitosti vrsta i njihovih kultivara, kao i uvjeta vanjske sredine, ne mogu se precizno navesti optimalne i ograničavajuće temperature jarovizacije. Ipak, ozima žita najbrže prolaze jarovizaciju na temperaturi 0-2⁰C, jara žita 5-12⁰, lupina 8⁰, kukuruz 20⁰, šećerna repa 0-12⁰C itd. Postoje razlike u temperaturnim zahtjevima ovisno i o organu biljke pa je tako donja granica za jarovizaciju sjemena pšenice -4 do -6⁰C, a temperature čak do +17⁰C još su uvijek učinkovite za jarovizaciju zelene biljke. Stadij jarovizacije biljka može proći u fazi sjemena i u fazi klijanaca, a moguća je i jarovizacija sjemena još na majčinskoj biljci (dokaz za to su *proraslice* kod šećerne repe u prvoj godini vegetacije u hladnom proljeću).

Prema nekim autorima, nakon završetka stadija jarovizacije, visoke temperature mogu izvršiti **dejarovizaciju** (kod pšenice iznad 20⁰C) i to vjerojatno odumiranjem jaroviziranih točaka. Nakon nekog perioda mogućnost dejarovizacije nestaje.

Jarovizacijski efekt niskih temperatura pokušava se zamijeniti djelovanjem nekih fiziološki aktivnih tvari, no one uglavnom dovode samo do ubrzanja jarovizacije. Učinkovit je **egzogeni giberelin** koji može ubrzati jarovizaciju u uvjetima dugog dana, ali kod ozimih žita bez niskih temperatura razvijaju se samo začeci klasa, ali ne dolazi i do klasanja. Proces jarovizacije i povećana sinteza *giberelina* mogu se dovesti u vezu kod jarih i ozimih žita u uvjetima dugog dana, ali se u uvjetima kratkog dana giberelini ne sintetiziraju.

Proces jarovizacije može se s fiziološkog aspekta objasniti slijedećom hipotezom:

niske temperature => termoindukcija => vernalin => florigen

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

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

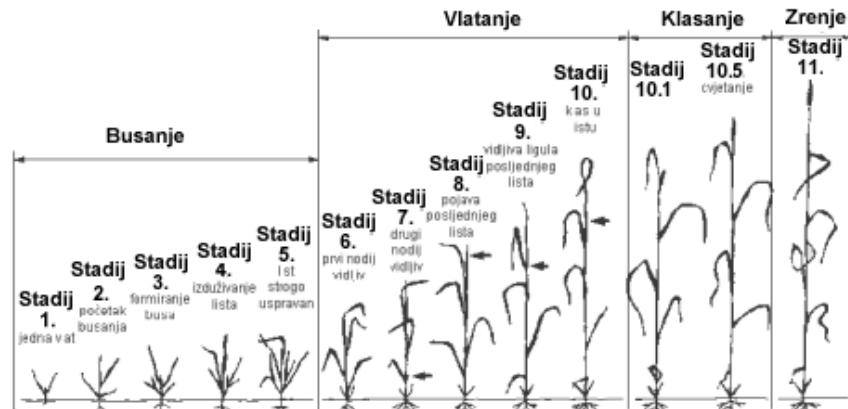
7.12.2. Etape organogeneze

Morfološke promjene biljaka tijekom rasta i razvitka označavaju se **fenološkim fazama (fenofaze)**. **Fenofaze strnih žita** su: 1. *klijanje*, 2. *nicanje*, 3. *pojava trećeg lista*, 4. *busanje*, 5. *vlatanje*, 6. *klasanje*, 7. *cvjetanje*, 8. *mliječna zrioba*, 9. *voštana zrioba* i 10. *puna zrioba*. **Fenofaze jednogodišnjih zeljastih biljaka** (suncokret, konoplja) su: 1. *klijanje*, 2. *nicanje*, 3. *pojava prvog para listova*, 4. *pojava stabljike*, 5. *granjanje stabljike*, 6. *cvjetanje*, 7. *tvorba sjemena i plodova* (zelena zrioba) i 8. *puna zrioba*.

Fenofaze su morfološka manifestacija promjena metabolizma koje uzrokuje razvitak biljaka, odnosno sukcesija etapa.

Etape organogeneze strnih žita:

- 1) **Konus rasta je nediferenciran** (diferenciranje primarnog meristema na tkiva stabljike i lista; u osnovi konusa rasta razlikuju se klicini listići),
- 2) **Diferenciranje konusa rasta** na nodije i internodije stabljike; formiranje začetaka listova u čijim pazusima se formiraju točke rasta bočnih izdanaka. Ako ova etapa dulje traje (npr. nepovoljni uvjeti jarovizacije), a uvjeti za rast su povoljni, formirat će se veći broj začetaka listova i potencijalnih bočnih izdanaka (što je važno za budući habitus biljke).



Fenofaze strnih žita

Prva i druga etapa organogeneze podudaraju se s prvim stadijem razvitka (jarovizacija) i fenofazama do pojave 3. lista i početka busanja.

- 3) **Izduživanje i segmentacija konusa rasta** (osi cvati); zametanje i diferenciranje osi cvati. Ova etapa protječe u svjetlosnom stadiju razvitka. Ako su povoljni uvjeti i svjetlosni stadij dulje traje, dulja je i ova etapa te se diferencira više segmenata cvati i budući klas će biti dulji.
- 4) **Formiranje bočnih izraštaja cvati**, tj. kod žita začetaka klasića. Ovisno o vrsti, bočni izraštaji se ne razdvajaju (kod pšenice) ili se razdvajaju (kukuruz, ječam) stvarajući jedan ili više klasića. Ova etapa određuje veličinu cvati, a protječe u fenofazi busanja i početku vlatanja. Ako ova etapa protječe brzo ili su uvjeti nepovoljni (suša, nedovoljno hraniva, visoke temp.) smanjuje se broj plodonosnih organa (kod pšenice broj klasića).
- 5) **Formiranje cvjetova**; određuje se broj cvjetova u svakom klasiću, a zatim slijedi diferencijacija čašice i krunice i budućih prašnika i tučkova. U povoljnim uvjetima može se formirati 4-5 cvjetova u klasiću pšenice (obično 2) i ako se razviju kvalitetna zrna, prinos može biti i 50% veći. Prevelik broj cvjetova može u nepovoljnim uvjetima rezultirati sterilnošću cvjetova ili većim brojem šturih zrna što znači opadanje prinosa.
- 6) **Formiranje prašnika, tučka i majčinskih stanica polena**. Neophodna je dobra opskrbljenost biljke vodom, dušikom i fosforom. Nepovoljni uvjeti i brz prolaz ove etape smanjuju fertilitet polena i cvjetova što smanjuje prinos.
- 7) **Završetak formiranja polena**. Izduživanje cvati.
- 8) **Metličenje i klasanje** (podudara se sa 6. fenofazom). Pojavljuje se boja listića krunice.
- 9) **Cvjetanje, oplodnja i stvaranje zigota**.
- 10) **Formiranje plodova i sjemenki koji dostižu konačnu veličinu**.
- 11) **Nakupljanje hranjivih tvari u plodovima i zrnu** (fenofaza mliječne zriobe).
- 12) **Transformacija nakupljenih tvari u rezervne tvari zrna** (fenofaze voštane i pune zriobe).

7.13. Interakcija između organizama

7.13.1. Simbioza

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

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

7.13.2. Interakcija domaćin–parazit

Parazitizam podrazumjeva odnos između vrsta u kojem jedna strana ima koristi (*parazit*), a druga štete (*domaćin*). Odnos parazita prema domaćinu može biti agresivan (“ratnički”, npr. kod većeg broja virulentnih parazita) i “razborit” (postupan razvoj parazita pri čemu domaćin ostaje na životu). Paraziti se dijele na **endoparazite** i **ektoparazite**. Riječe se odnos *biljka–biljojed* smatra parazitizmom, premda i u tom odnosu često dolazi do visoke specijalizacije parazita i njegove ovisnosti o domaćinu. Takva adaptacija parazita podrazumjeva širok spektar specijalizacije:

- *morfološku* (izgled, veličina, građa)
- *bihavioralnu* (ponašanje)
- *više razinsku* (npr., komarac zahtjeva blizinu domaćina i lokacije za razvoj larvi i povoljnu temperatura)
- *biokemijsko–molekularna*

7.13.3. Komensalizam i mutualizam

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

7.14. Biljna kompeticija

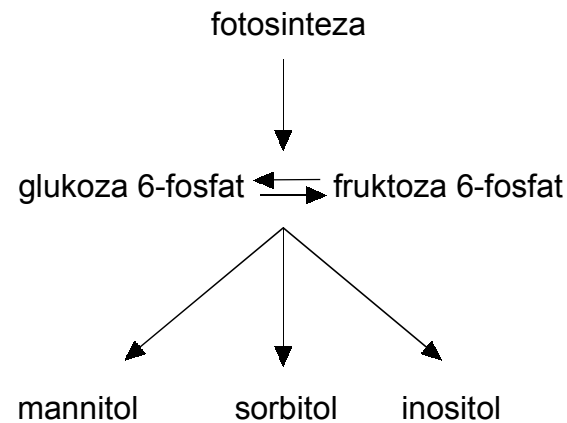
Kompeticija se kod biljaka javlja kad više biljaka iste vrste (**intraspecifična**) ili kad biljke različite vrste (**interspecifična**) koriste iste resurse, odnosno prostor (vanjski ili ekološki faktori) koji su većinom ograničeni pa dolazi do natjecanja. Biljke se najčešće “natječu” na slijedeće vanjske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

- *svjetlost*
- CO_2
- *voda*
- *kisik*
- *mineralne tvari*
- *substrat* (prostor za korijen u tlu)

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

8. FIZIOLOGIJA OTPORNOSTI

Tolerantnost biljaka na ekstremne uvjete vanjske sredine podržana je vrlo složenim biokemijsko-fiziološkim mehanizmima koje regulira vjerovatno više od 100 gena preko odgovarajućih enzimatski upravljanim reakcijama. Npr., pojava viših alkohola u primarnom ugljikohidratnom metabolizmu ima funkciju osmotskog regulatora i prevenciju oksidativne degradacije enzima. Na žalost, biljke koje su dulje vrijeme izložene stresu, odnosno nepovoljnim ili čak ekstremnim uvjetima vanjske sredine, uvijek postižu niži prinos kao posljedicu fiziološkog mehanizma adaptacije.



Regulacija osmotskog tlaka sintezom viših alkohola

vrlo često uspješan jer to omogućuje velika **genotipska raznolikost** jedinki. Naime, pod različitim uvjetima (osvjetljenost, raspoloživost vode i sl.) dolazi do radikalne **fenotipske razlike** istog genotipa (**fenotipska plastičnost**), pri čemu treba znati da fenotipske razlike nisu nasljedne. **Genotipska varijabilnost**, ma kako to bile male razlike između jedinki, zbog nasljednog karaktera omogućuje **genetsku adaptaciju** kao reakciju na promjenjene uvjete okoliša. **Genetskim adaptacijama** bavi se **populacijska genetika** u kojoj se **adaptacija** definira kao porast kondicije organizama, odnosno porast broja potomaka i to

Genetska adaptacija, za razliku od fiziološkog mehanizma adaptacije, je proces koji vodi genetskoj promjeni jedinke, pa zatim **mikroevolucija** uzrokuje genetske promjene na razini populacije, a kasnije se javljaju procesi **specijacije** i **makroevolucije** uz pojavu novih, bolje adaptiranih vrsta.

Svi živi organizmi reagiraju na promjene u okolišu pri čemu se pojedine jedinke značajno razlikuju, ali je reakcija najčešće neuspješna. Međutim, unutar prirodne populacije, odgovor na **stresni faktor** je

posebno pogodnog genotipa. **Adaptacija** se zapaža kao **perdacija** (npr. **retardacija** lišća pustinjskih biljaka), **koloracija** (promjena boje lista ili cvjeta) ili **morfoza** (promjena izgleda pojedinih organa i cijele biljke).

Fiziološki mehanizmi tolerancije ili otpornosti biljaka reakcija su na ekstremne uvjete sredine pa je vrlo zanimljivo pitanje kako biljke primaju signale iz vanjske sredine, kako ih prenose i kako reagiraju na njih. **Receptori** su manje više poznati (svjetlost, hormoni, dodir, hladnoća, gljivice, vodik peroksid itd.), ali budući da biljke nemaju nervni sustav, prijenos signala (**transdukcija**) je bitno drugačiji nego li kod životinja. Značajna uloga u prijenosu signala pripisuje se kalciju i najnovija istraživanja **korištenjem Ca-fotoproteina (ekvorin)** ukazuje na 9 različitih signala kod biljaka (dodir, hladnoća, vjetar, gljivični napad, salinitet, etilen, ozljeda, oksidativni stres i cirkadijalni ritam).

Rekacije biljaka na faktore stresa temelje se na:

- Sintezi posebnih molekula kao reakciji na štetu od stresa,
- Mehanizmu otpornosti i tolerancije,
- Utjecaj uvjeta sredine na gensku ekspresiju,
- Strukturalnim promjenama na razini biljke,
- Tvorbri zaštitnih kemijskih komponenata,
- Alternativnim izoenzimima i
- Mehanizmu popravke štete i adaptaciji na pojedini ili veći broj stresnih faktora

8.1. Otpornost biljaka na niske temperature

Na temperaturi ispod 0°C životna aktivnost biljaka je neznatna, ali potpuno prestaje tek kod -10°C. Npr., kretanje vode kroz stabljiku prestaje na temperaturi oko -7 do -8°C, dok sjeme pojedinih biljaka može izdržati i nekoliko sati na temperaturi od -100°C i da nakon toga zadrži sposobnost klijanja.

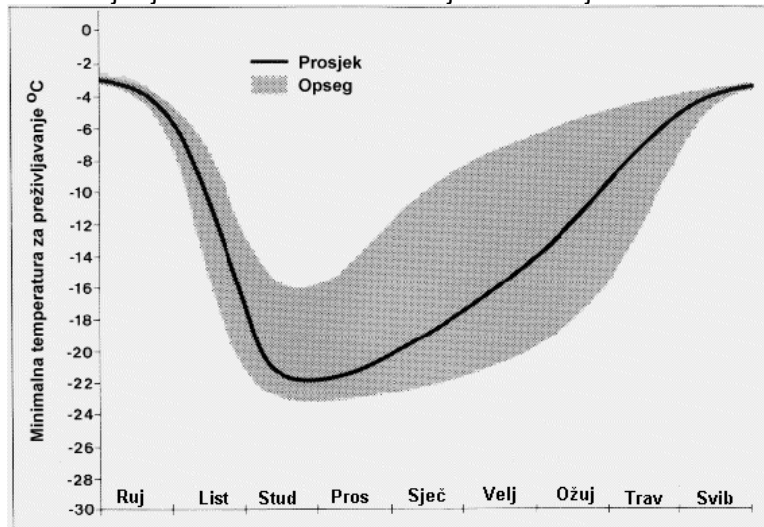
Pod otpornošću biljaka na niske temperature smatra se najčešće njihova tolerantnost na temperature ispod 0°C, ali isto tako moguć je i negativan utjecaj na biljke **pozitivnih niskih temperatura** (npr. granica otpornosti duhana je +2.5 do +5°C). Prvi simptom oštećenja biljaka niskim temperaturama je **simptom venjenja** što je rezultat narušenog vodnog režima pri čemu su sintetski procesi usporeni, a biološke oksidacije pojačane uz narušavanje pigmentno-proteinske

strukture u lišću. Stoga, niske pozitivne temperature mogu rezultirati odumiranjem biljke zbog promjena u metabolizmu, dok negativne temperature, pored toga, mogu i mehanički oštetiti biljku, odnosno finu protoplazmatsku strukturu tkiva, pojavom kristalića leda.

Kao uzrok pojave stresa na niskim temperaturama navodi se:

- promjena vodnog režima biljke,
- povećana koncentracija pojedinih kemijskih tvari,
- promjena enzimatskih reakcija,
- usporeno protjecanje rasta i razvoja.

Navedeni uzroci stresa međusobno se ne isključuju, a na sposobnost biljaka prema podnošenju niskih temperatura značajno utječe dinamika odvijanja procesa rasta i razvitka biljaka. Npr., kada je biljka normalno razvijena do nastupa hladnog perioda ona se bolje prilagodila (priprema na hladnoću) i nakon kaljenja bolje podnosi niske temperature. Biljke koje zbog nepovoljnih uvjeta (ili npr. kasne sjetve ozimih usjeva) ne dostignu potreban stupanj razvitka, lošije se kale i slabije podnose niske temperature. Značajnu ulogu u kaljenju ima povećan sadržaj biljnih hormona **auksina** koji intenziviraju rast.



Podnošenje niskih temperatura kod pšenice tijekom vegetacije

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

Naglim zahlađenjem i padom temperature led se pojavljuje unutar protoplasta i tada izumiru čak i dobro zakaljane biljke. Međutim, postupnim hlađenjem biljaka prvo se javlja led u međustaničnim prostorima što smanjuje veličinu protoplasta uz postupni gubitak vode (i uz porast osmotske vrijednosti). Pritom voda izlazi u međustanične prostore i tamo se ledi pa ovakva pojava leda ne izaziva **letalno oštećenje biljke**. Treći način pojave leda je prvo u međustaničnim prostorima, a neposredno zatim i u protoplazmi što konačno rezultira odumiranjem stanica. Dakle, što je više slobodne vode u stanicama biljka je manje otporna na niske temperature.

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

Navedene teorije ne mogu objasniti oštećenje biljaka pod utjecajem pozitivnih niskih temperatura kada uopće ne dolazi do pojave leda, pa se to pokušava objasniti **sulfhidril-disulfidnom hipotezom** (mostići -SH-HS- i -S-S-) po kojoj odumiranje stanica uzrokuje denaturacija bjelančevina. Naime, pod utjecajem niskih pozitivnih temperatura u biomembranama nastaju međumolekularne S-S veze koje su znatno stabilnije od S-H veza i vodikovih mostova pa to nepovratno mijenja proteinsku konformaciju i svojstva plazmatskih membrana. Također, gubitak vode iz citoplazme povećava mogućnost stvaranja S-S grupa unutar **tercijarne** i **kvartjerne strukture proteina**. Otuda **stabilizatori bjelančevina** (npr. **vitamin C**, **cistein**, **monoiodacetat**, **Na** i dr.) omogućavaju raskidanje nastalih S-S veza. Oštećenje plazmatske strukture membrana ili protoplazme koje nastaje gubitkom S-H veza važno je za normalno odvijanje fizioloških procesa. Stoga se opravdano smatra da kaljenjem biljke postižu veću otpornost na oksidaciju S-H grupa u bjelančevinama uz povećanu topljivost bjelančevina zbog raskidanja S-S veza pa to uzrokuje promjenu strukture i

površinskog napona citoplazme, a dobro zakaljene biljke su i otpornije na dehidrataciju jer imaju više vezane vode uslijed povećanog broja hidrofilnih S-H veza.

Pojedini dijelovi stanice su različito osjetljivi na niske temperature, npr. nukleinske kiseline i ugljikohidrati su otporniji, a vodotopljivi enzimi se lako inaktiviraju, ali se ipak ne denaturiraju. Enzimi membrana koji su važni za sintezu ATP osjetljivi su na niske temperature, te membrane kloroplasta i mitohondrija na niskim temperaturama brzo gube sposobnost fosforilacije, a njihovim zamrzavanjem u prisustvu elektrolita inaktivira se i transport elektrona što rezultira nedostatkom ATP i konačno prekidom metabolizma.

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

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

Funkcionalnost membrana mogu očuvati na niskim temperaturama i **zaštitni proteini** koji su 1000-2500 puta efikasniji od šećera. Ovi proteini su također u interferentnom odnosu s neorganskim solima. Neke aminokiseline (*prolin, treonin, alanin*) i soli (*acetati*) u određenim koncentracijama mogu zaštititi membrane od izmrzavanja.

Mehanizam djelovanja zaštitnih tvari je slijedeći:

1. sprečavaju nespecifičnu toksičnost otopine prema membranama pri izmrzavanju do neke kritične granice inaktivacije membrane i
2. specifično djeluju na osjetljive membrane.

Novija istraživanja otpornosti pšenice na niske temperature omogućila su izoliranje gena *wcor410* (tri homologa: *wcor410a*, *wcor410b* i *wcor410c*) odgovornog za sintezu **wcor proteina** koji je povezan s tolerancijom pšenice na niske temperature. Taj protein nije inkorporiran u plazmatične membrane već se akumulira u njenoj blizini i štiti ju od smrzavanja i isušivanja.

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

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

Proljetni usjevi često stradaju od kasnog mraza ili od niskih temperatura. Npr. sjeme kukuruza 3 dana nakon sjetve (inicirano klijanje) neće izniknuti ako se slijedećih 7 dana temperature tla spuste na 4°C. Međutim, ako se prethodno obavi **preemergentna aklimatizacija sjemena** na nisku temperaturu (aktivacija *katalaze – oksidativna stres indukcija*) sjeme kukuruza će vjerovatno preživjeti.

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

8.2. Otpornost prema visokim temperaturama

Visoke temperature izazivaju kod biljaka **denaturaciju proteina, desikaciju** i pojačano disanje. Temperatura od oko 50°C izaziva koagulaciju bjelančevina, a već pri 35-40°C biljke mogu odumirati zbog narušavanja fiziološko-biokemijskih procesa u pravcu sinteze otrovnih tvari. Otpornost na visoke temperature razmatra se u uvjetima "**vlažne suše**", odnosno situacijama kad u tlu ima dovoljno vode, ali provodni sustav biljaka zbog velike evapotranspiracije ne uspeva nadoknaditi gubitak vode iz lišća (npr. *spavanje šećerne repe* za vrijeme toplih ljetnih dana) kako bi se odvojio mehanizam otpornosti na sušu koja obično ide uz visoke temperature.

Visoke temperature dobro podnose **kserofite** koje su otpornije od **mezofita**, a od poljoprivrednih biljnih vrsta najotpornije su **termofilne vrste**: sirak, riža,

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

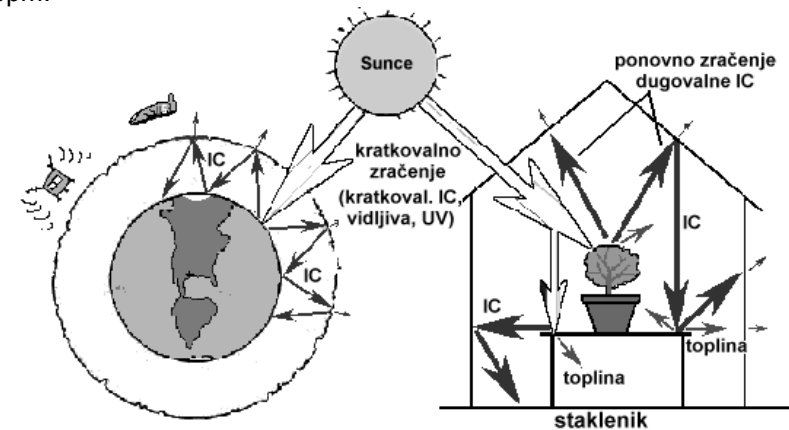
U posljednje vrijeme intenzivno se proučava uloga **zaštitnih proteina (HSP = heat shock protein, ~15-30 kDa)**, posebno *HSP70* koji je značajan zbog uloge *transkripcijskog faktora* (preko mRNA) i otuda je važan za obnovu proteina oštećenih visokom temperaturom (prisutnih kod biljaka i životinja).

Mehanizam otpornosti na visoke temperature sastoji se u:

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

Klimatske promjene na globalnoj razini uvjetuje tkzv. **efekt staklenika**. Naime, radijacija Sunca sastavljena je iz približno 10% UV, 40% V i 50% IR dijela

spektra koju apsorbiraju različiti objekti ili površina Zemlje uz porast njihove *temperature* (*temperatura je kvalitativna mjera, a toplina kvantitativna mjera toplinske energije*). Prijenos topline odvija se na tri moguća načina: **kondukcija** (tok energije kroz medij, od molekule do molekule), **konvekcija** (kretanje mase, npr. zraka) i **radijacija** (elektromagnetno zračenje). *Reemisija (reradijacija)* od površine i objekata je u području IR dijela spektra koji dobro apsorbira CO₂ atmosfere, a njegova koncentracija ima tendenciju porasta zbog sve većeg sagorijevanja fosilnih goriva i smatra se da će uskoro porasiti s 300 na 350 ppm.



Efekat "staklene bašte"

Pojačana otpornost biljaka prema visokim temperaturama postiže se dodavanjem *adenina*, *kinetina*, *Zn* i *vitamina B-kompleksa* koji utječu na metabolizam nukleinskih kiselina, aminokiselina i bjelančevina. Najznačajnije agrotehničke mjere za povećanje otpornosti na visoke temperature i sušu su racionalna gnojidba (nepovoljan je nedostatak, ali i suvišak N) uz dobru snabdjevenost mikroelementima i navodnjavanje.

8.3. Otpornost prema suši

Otpornost (tolerantnost) prema suši sastoji se iz otpornosti na visoke temperature i otpornosti na nedostatak vode. Otpornost biljaka prema suši razvija se tijekom *filogeneze*, ali je i vrlo važna adaptacija tijekom *ontogeneze*. Veliki značaj u otpornosti prema suši imaju koloidno-kemijska svojstva protoplazme

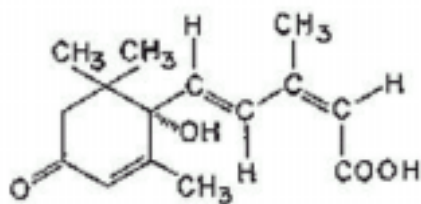
kao što su viskoznost, elastičnost i količina vezane vode. Izloženost biljaka suši najtočnije se procjenjuje iz odnosa stvarne (T = izmjerena ili relativna transpiracija) i maksimalno moguće transpiracije (T_p):

$$\frac{T}{T_p} = 1 - CWSI$$

gdje je **CWSI** = *crop water stress index* koji se kreće između 0 i 1, a kad je veći od 0,15 biljke već trpe od nedostatka vode.

U nedostatku vode smanjuje se sintetska sposobnost biljaka, dolazi do povećane *hidrolize* bjelančevina, veća je aktivnost *oksidaza* uz porast intenziteta disanja te se konačno smanjuje fotosintetska aktivnost. Također, usporava se fosforilacija šećera što smanjuje količinu *organofosfornih spojeva*, smanjen je sadržaj ATP, a povećava se sadržaj nekih šećera (glukoza i fruktoza), manja je količina organskih kiselina *Krebsovog ciklusa* i aminokiselina, dok se CO_2 više uključuje u *jabučnu*, a manje u *asparaginsku kiselinu* uz usporen transport asimilata.

Otpornost biljaka na sušu ogleda se u sposobnosti neutralizacije nepovoljnih promjena metabolizma, tj. u održavanju visoke sintetske sposobnosti, a za ovu otpornost od posebnog je značaja razvijenost korjenskog sustava, anatomska struktura biljnih tkiva i stadij razvitka. Visok sadržaj osmotski aktivnih tvari u stanicama, posebice K^+ , ali i drugih iona, osigurava bolju *hidratiziranost* i veću *retenciju* vode u biljkama preko regulacije membranskog transporta i mehanizma rada puči.



Struktura abscisinske kiseline

Značajnu ulogu u otpornosti na sušu i na niske temperature ima hormon **abscisinska kiselina (ABA, seskviterpenoid, 15C)** čija je glavna uloga u otpadanju suviška plodova (*abscisija*) i generalno ima funkciju hormona inhibitora. Kod nedostatka vode, odnosno dehidracije biljnih tkiva, raste sinteza *abscisinske kiseline* u lišću što dovodi do zatvaranja puči i smanjene transpiracije,

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

8.4. Otpornost prema solima

Na *slanim tlima* (povećana kloridna, sulfatna ili karbonatna zaslanjenost s visokim sadržajem Na, Ca ili Mg i $pH > 8,0$) dobro uspijevaju samo **halofitne biljke**. Biološka prilagođenost **halofita** usmjerena je na regulaciju osmotskog tlaka (usvajaju malo soli ili ih pak akumuliraju u većim količinama u posebnim organima, posjeduju sposobnost izlučivanja soli žlijezdama ili izlučivanje korijenom ili odbacivanjem lišća s velikom koncentracijom soli).

Neke halofite mogu nakupiti do 10% soli, odnosno koncentracija soli je čak do 75% sadržaja suhe tvari što ima za posljedicu izuzetno visok osmotski potencijal staničnog soka uz povećanu sposobnost usvajanja vode iz zaslanjenog tla. Postoje 4 tipa halofitnih biljaka: 1. biljke koje nakupljaju soli (**euhalofite**), 2. biljke koje izdvajaju soli (**krinohalofite**), 3. biljke koje su nepropusne za soli (**glikohalofite**) i 4. biljke u kojima se vrši lokalizacija soli.

Kod usjeva (**glikofite**) uslijed povećane koncentracije soli dolazi do:

- usporenog rasta uz isti broj stanica koje su manje,
- smanjenja rasta u dužinu, a pojačano odebljavanje organa biljke,
- ubrzane diferencijacije i starenja stanica,
- smanjenja suhe tvari nadzemnog dijela biljke,
- pogoršanog vodnog režima biljaka uz moguć nedostatak K uslijed antagonizma s Na,
- pojave više mehaničkog i žilnog tkiva uz formiranje trnova,
- izraženijeg palisadnog parenhima, a mezofil je kompaktniji,
- smanjenja broja puči na jedinicu površine, smanjenja površine lista (list je deblji) pri čemu kloridna zaslanjenost utječe jače od sulfatne i
- promjene sadržaja fotosintetskih pigmenta, antocijana, nukleinskih kiselina.

Stupanj otpornosti prema solima određuje se pravcem biokemijskih reakcija i odnosom toksičnih i zaštitnih tvari. Mehanizam zaštite biljke od suviška soli ogleda se i u produkciji organskih kiselina (jabučne i limunske) koje neutraliziraju alkalne ione. Otpornost biljaka se mijenja tijekom ontogeneze, a najmanja je u cvjetanju.

Novija proučavanja otpornosti na soli ukazuju da **mioinozitol** (kod biljaka *inozitol heksafosfat*) staničnih membrana (biljnih i životinjskih) sudjeluje u odgo-

voru na povišeni sadržaj soli procesom **sekvestracije** vežući kompleksno Na^+ . Također, **inozitol** s **UDP-galaktozom** sudjeluje u sintezi šećera **rafinoze** koji ima značajnu ulogu u otpornosti na soli i vjerovatno transport šećera, a može se **konjugirati** i s **auksinima** blokirajući njihovu funkciju. Moguća je i direktna sinteza **glukuronata** iz **inozitola** uz produkciju nepropusnih komponenti staničnog zida (*galaktolipidi, mucilage* i dr., osobito različite metilirane komponente).

8.5. Otpornost prema ekstremnim pH vrijednostima supstrata

Biljne vrste uspijevaju u širem rasponu pH tla, najčešće pri 4-8, a optimum za većinu biljnih vrsta je 5-6. Nepovoljne vrijednosti pH tla najviše utječu na korijen biljke (duljinu korijena, brojnost i anatomska građa dlačica). pH tla uglavnom ne utječe na promjene pH staničnog soka, ali izaziva niz problema u raspoloživosti hraniva, odnosno snabdjevanju biljaka dovoljnim količinama pojedinih elemenata.

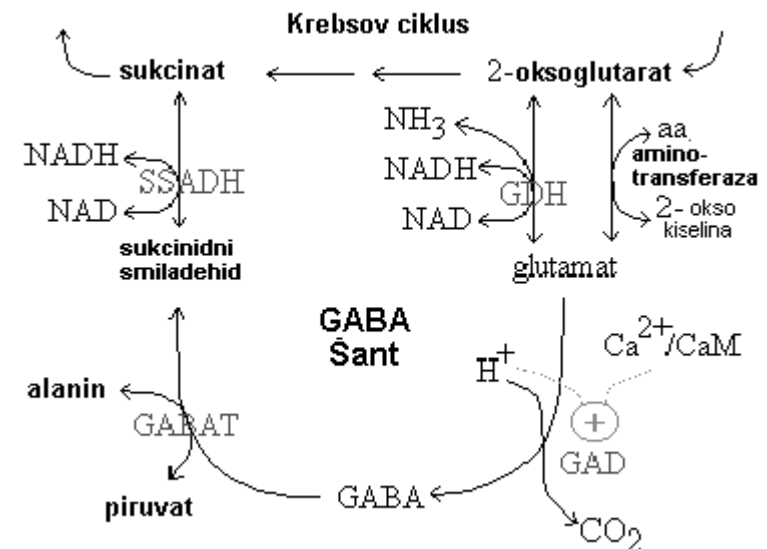
Kod kukuruza pri pH 7, u odnosu na pH 4, veći su intenzitet i produktivnost fotosinteze, te sadržaj šećera, nitrata i amonijskog N. Kod nekih biljaka postoje dva pH optimuma (različiti zahtjevi prema H^+ i OH^- ionima koji indirektno utječu na različite fiziološko-biokemijske procese). pH optimumi su različiti za pojedine vrste, ali i za sorte (npr. 6-redni ječam bolje podnosi kiselu sredinu nego 2-redni ječam) što govori da je otpornost na promjene pH i sortno svojstvo.

8.6. Otpornost na anaerobiozu

Otpornost biljaka na nedostatak kisika (**anaerobioza, anoksija, hipoksija**) ovisi o biljnoj vrsti i sorti, ontogenezi, temperaturi, trajanju anaerobioze te o otpornosti organa koji je u anaerobnim uvjetima. U uvjetima **anaerobnog stresa** (poplava, ledena kora, pokorica i sl.) zapaža se akumulacija **gama-aminobutirata (GABA)** izazvana pojačanom aktivnošću **glutamat dekarboksilaze** zbog zakišeljavanja citoplazme (pH ~5,8):
 $\text{glutamat} + \text{H}^+ \Rightarrow \text{GABA} + \text{CO}_2$

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

$\text{NH}_3 + \alpha\text{-ketoglutarat} + \text{NADH} \Leftrightarrow \text{glutamat} + \text{NAD}^+$) i dalje do **sukcinata** preko **sukcinil semialdehida** uz pomoć **sukcinil semialdehid dehidrogenaze** koja potječe iz mitohondrija i podiže pH vrijednost sredine. **GABA metabolizam** predstavlja **šant** ili **premosnicu** u **Krebsovom ciklusu** koji se javlja kao alternativni put u anaerobiozi. Zakišeljavanje protoplazme kao posljedica anaerobioze povećava količinu iona kalcija (Ca^{2+}) u citozolu i ubrzava njegovo premještanje u lišće što potpomaže aktivaciji većeg broja procesa kao odgovor na stres.



GABA (γ -aminobutirat) metabolizam

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

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

- U anaerobiozi, na posljednoj etapi glikolize, dio *fosfoenolpiruvata* se s CO₂ i *fosfoenolpiruvatkarboksilazom* transformira u *oksaloctenu kiselinu*, a ona se *malatdehidrogenazom* reducira u *malat*,
- Biljke neotporne na anaerobiozu imaju visoku aktivnost *malatnih enzima* i *alkoholdehidrogenaze* koja se inducira prisustvom *acetaldehida* i ubrzava se glikoliza (malat ⇒ piruvat ⇒ acetaldehid ⇒ etanol),
- Dakle, neotporne biljke nakupljaju piruvat i etanol (toksičan), dok otporne nakupljaju netoksičan malat.

8.7. Biljna imunologija - Otpornost na patogene i štetočine

Biljke su neprekidno izložene patogenim mikroorganizmima i štetnim insektima (i drugim napadima, npr. herbivorima) te su tijekom *filogeneze* dobro prilagođene i imaju razvijene mehanizme obrane. Insekti i patogeni mikroorganizmi (*endo* i *ektoparaziti*) se prilagođavaju biljkama domaćinima u biokemijskom, fiziološkom i morfološkom pogledu pa su često izrazito specijalizirani za pojedine biljne vrste, ponekad i kultivare. Biljke su vremenom razvile *sistemsku otpornost* na *patogene* koja se temelji na sedam "porodica" proteina (*fitoaleksini*) s izraženim antimikrobijalnim djelovanjem, ali sistemska otpornost nije uvijek efikasna jer inducira rezistenciju patogenih mikroorganizama kroz njihov proces adaptacije. Otpornost biljaka na patogene mikroorganizme, infekcije patogenima i pojavu biljnih bolesti proučava posebna znanstvena disciplina *fitopatologija* (grčki - *Pathos* (trpjeti, podnositi)+ *Logos* (proučavati)) ili šire *patobiologija*.

Budući je fotosinteza temeljna funkcija viših biljaka, najveće štete oboljela biljka trpi upravo njenim poremećajima koji se manifestiraju *klorozom* (žućenje lišća) i *nekrozom* (propadanjem tkiva, prije svega lišća). Smanjenje intenziteta fotosinteze brzo se zapaža nakon infekcije biljaka patogenima jer ubrzo dolazi do problema s transportom vode i hraniva iz korijena, a zatim dolazi i do poremećaja u disanju.

Biljkese brane od napada štetnih organizama na više različitih načina: *prevenitivnim strukturalnim promjenama* (površinke prevlake voskom, promjene u strukturi epiderme, debljini staničnog zida, dlačice itd.), *histološkim promjenama* (plutane presvlake, formiranjem prekidnog sloja za odbacivanje (apciziju) lišća ili plodova, formiranjem "krasta", kaloznih zadebljanja i čepova i dr.), *prevenitivnim kemijskim tvarima* (različite fenolne komponente kao zaštita od infekcije – crvena boja oboljelog lista je najčešće posljedica oksidacije fenolnih komponenti, protokatehična kiselina, lektini – proteini koji specifično vežu ugljikohidrate i imobiliziraju parazite bakterije i viruse itd.), *smanjenom sintezom esencijalnih tvari patogena* (specifičnih proteina, ugljikohidrata i dr.) i na druge načine.

Fenomen *biljne imunološke reakcije* temelji se na postojanju *receptora infekcije (elicitor)*, sinteze *signalnih tvari* čiju sintezu iniciraju patogeni nakon penetracije u pojedine biljne organe, *prenosa signala* i biljnog odgovora nakon aktiviranja gena za odgovarajuće sinteze. Istraživanja pokazuju da je *salicilna kiselina* (prekursor je *benzojeva kiselina*) česta *endogena signalna komponenta* imunizacije biljaka kod napada virusa, bakterija i gljivičnih patogena. Međutim, mehanizam signalizacije imunološkog odgovora je višeslojan te *celularni signal* aktivira periferijsku (lokalnu) obranu tkzv. *hipersenzibilnot* koja omogućuje nastanak *lezije* (mrtvog tkiva kao barijere daljnje infekcije), a *sistemska signal* omogućuje obranu u udaljenim djelovima biljke.

Repelentni (odbijajući) i *atraktivni* (privlačeci) utjecaj biljaka na štetne insekte povezan je s oblikom, bojom i anatomsko-morfološkim svojstvima biljaka, odnosno njihovih organa (bodlje, trnje) te nizom kemijskih spojeva koje sadrže biljke različitog djelovanja.

Tijekom *ontogeneze* biljaka dolazi do sukcesivne promjene svojstava polimera koji služe kao glavni energetski izvor insektima te pojedine vrste štetnih insekat imaju samo ograničeno vrijeme u kojem mogu učiniti štetu. Veliki značaj u obrani biljaka od insekata imaju biljni *proteolitski* i *karbolitski* enzimi koji hidroliziraju bjelančevine i ugljikohidrate tijela insekata.

Tvari sekundarnog porijekla kod biljaka mogu na ishranu štetnika djelovati stimulatивно, inhibitorno ili neutralno. Naime, biljke sintetiziraju preko 10000 spojeva koji imaju *atraktivno* ili *repelentno* djelovanje. Npr., *nikotin* kod duhana, *zaštitni proteini* (rajčica, soja, krumpir) koji blokiraju rad probavnih en-

zima, **farnesen** (divlji krumpir) odbijaju insekte kao i brojni **alkaloidi** i **terpeni** (**digitoksin**, **atropin** itd.).

Radi zaštite od insekata mnogi plodovi i sjemenje sadrže **H₂CN** (**amigdalinal**, **vitamin B17**). *Armoracia lapathifolia* na mjestu povrede sintetizira otrovni plin **ugljičnidioksisulfid**, krizantema sintetizira 6 vrsti **piretrina** (insekticidno djelovanje) koji utječu na nervni sustav insekata, dok *Lycopersicon hirsutum* sintetizira kao zaštitnu tvar insekticid **2-tridekanon**.

Poznat je vrlo veliki broj biljnih vrsta koje su razvile vrlo uspješan mehanizam otpornosti prema štetnim insektima, npr. *mrave* odbijaju metvica i tanacetum, *afide* metvica, bijeli luk, korijander i anis, *tripse* tagetes itd. Obrana biljaka od **herbivora** (ptica i sisavaca) temelji se na prisustvu različitih kemijskih spojeva, najčešće **antranilata** i **acetofenona** koja djeluju na centralni nervni sustav (vjerovatno preko ekspresije **c-Fos gena**). Upoznavanje mehanizma repelencije već omogućuje sintezu spojeva koji su često efikasniji od prirodnih tvari u zaštiti usjeva, npr. primjena herbicida **glifosata** uspješno štiti suncokret od kosova.

Neke biljke sintetiziraju i **antibiotike** te su otporne na mikroorganizme, dok druge otpornost stječu sintezom kristalnih tvari (**oksalati** i **silikati**) koje oštećuju usni aparat insekata i otežavaju probavu biljne tvari insekatima.

Također, biljke mogu sintetizirati hormone insekata koji utječu na rast i razmnožavanje insekata (ličinke se ne **metamorfziraju** u *imago* ili *imago* postaje sterilan) ili pak sintetiziraju tvari koje blokiraju rad nekih hormona kod insekata (patuljaste ličinke krumpirove zlatice, gusjenice se prevlače slojem hitina koji praktički onemogućava ishranu takvih jedinki). Ove pojave sve se više koriste u **fitofarmaciji** jer nisu toksične za ljude i ne nakupljaju se u masnom tkivu čovjeka kao neki insekticidi.

Odnos štetočine i domaćina mogu poremetiti, a time i smanjiti otpornost biljaka neki agrotehnički zahvati (veća doza N pogoduje razvoju lisnih uši, navodnjavanje pogoduje napadu sovice, uništavanje korova primorava insekte da polažu jajašca na usjev itd.).