

# **EKOFIZIOLOGIJA BILJNA**

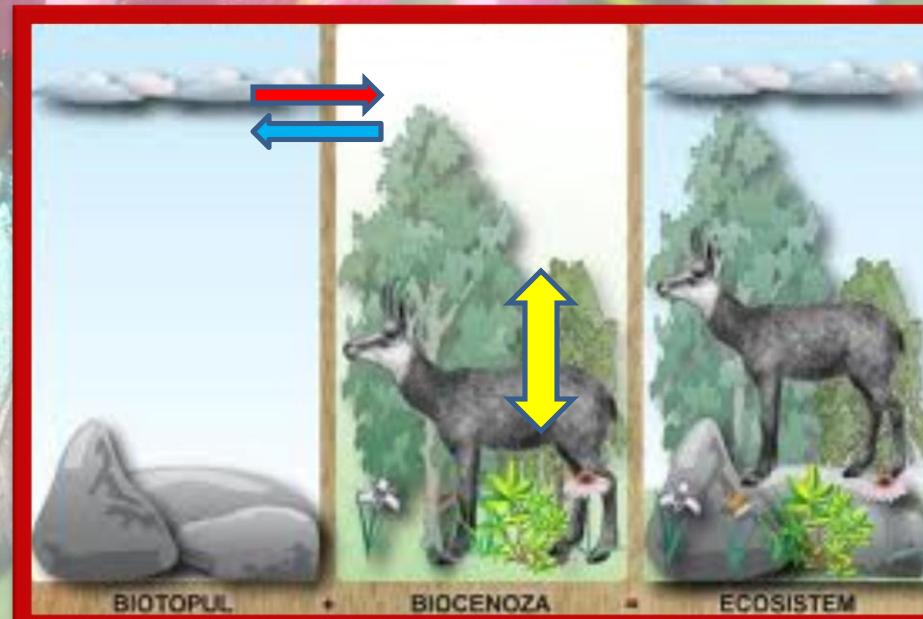
prof.dr Danka Caković

# Biljna ekofiziologija

- *Biljna ekofiziologija je naučna disciplina koja proučava interakciju između biljakak i njihove okoline, povezujući biljnu fiziologiju s ekologijom.*
- Proučavanje zakonitosti djelovanja ekoloških faktora na pojedine fiziološke procese
- Biljna autekologija (opšta biljna ekofiziologija), Eksperimentalna biljna ekologija, Fiziološka ekologija, Biljna biofizika, Fiziologija stresa biljaka

# Ponoviti...

- Ekološki faktori
- Biotop, biozenoza, odnosi u ekosistemu
- Ekološka valenca, kardinalne tačke
- Ekosistemi, biomi, biociklusi, biosfera
- Adaptacije, životne forme



# Homeostazni mehanizmi

- Klimaks ekosistem – dinamička ravnoteža ili homeostaza
- Dublje promjene – sukcesije (primarne i sekundarne)
- Pri postizanju i održavanju ravnoteže (samoreprodukцији) ekosistema djeluju faktori regulacije po principu **feedback-a**
- **Pozitivan feedback (domino efekat) = smrt ekosistema**, ali istovremeno i pozitivna sila koja dovodi do sukcesije
- **Negativan feedback princip „termostata“**, (plijen-predator-pljen)
- **Važan princip djelovanja ekoloških faktora:** Prag djelovanja – optimum (saturacija) - inhibicija

# Stres

- Biološki stres posljedica štetnih promjena u okolini
- Elastična i plastična biološka napetost (smanjene ili promjenjene biološke funkcije)
- Izbjegavanje stresa – morfološke ili fiziološke adaptacije u jednoj generaciji; tolerancija – morfološke ili fiziološke promjene stečene kroz više generacija
- Stresni faktori → alarm reakcija (postizanje stanja otpornosti) → stanje pražnjenja → smrt



VODA  
ULAZI U LIST

*Ekofiziološki aspekti fotosinteze,  
preživljavanje biljaka u uslovima  
intezivne osvjetljenosti, UV zračenja,  
duboke sjenke; ekofiziološke odlike C4 i  
CAM biljaka*

# Uticaj zračenja na biljke

- Fotoenergetski efekat
- Fotobiološki efekat
- Fotodestruktivni efekat
- Toplotni ili termički efekat

# Uticaj zračenja na biljke

- Apsorbcija, refleksija, propuštanje
- **Apsorbcija** slaba u kratkotalasnom dijelu spektra (kutikula, epidermis „ultraljubičasti filter“)
- Listovi apsorbuju 60 – 80 % bijele svjetlosti (380 – 760 nm), u zavisnosti od anatomske strukture
- Prihvatajući kvante energije fotoreceptori postaju fotohemski aktivne supstance, koje indukuju ili usmjeravaju fotobiološke procese
- Hlorofili, Karotenoidi, Fitohrom, Kriptohrom

# Fotoreceptori

- **Hlorofili, pigmenti hloroplasta,** apsorbuju oko 70% fotosintetički aktivnog zračenja u plavom i crvenom dijelu spektra – ekscitiran molekul, nestabilan
  1. prenosi na drugi molekul – do reakcionog centra jednog od fotosistema (inicijalna energija za fotosintetičke reakcije)
  2. izračuje
  3. otpušta u obliku toplote
- Važne osobine: apsorbovanu energiju mogu prenositi, mogu je se oslobođati, ili primiti energiju od drugih pigmenata (karotenoida)

# Fotoreceptori

- Karotenoidi, pigmenti plastida, apsorbuju energiju u plavom dijelu spektra
  - pomoćni pigmenti
  - zaštitna funkcija (preuzimaju višak apsorbovane svjetlosti kraćih talasnih dužina, sprečavaju nastanak veoma aktivnih oblika kiseonika)
- Fitohrom, pigment citoplazme, receptor svjetlosti koja djeluje kao stimulus u fotomorfogenetskim procesima i fotoperiodskim reakcijama (neposredni svjetlosni podsticaj i promjena nivoa hormona – giberelini i citokinini)
- Kriptohrom - plava svjetlost (mahovine, gljive)

# Uticaj zračenja na biljke

- Debeli listovi i oni koji sadrže veću količinu vode bolje apsorbuju svjetlost od onih koji imaju dobro razvijenu kutikulu
- Refleksija – najviše u infracrvenom dijelu spektra; zavisi od oblika, debljine i položaja lista, njegovih površinskih struktura (kartiranje vegetacije)
- Propuštanje zračenja – tanki listovi do 40 %, neki listovi samo 3 %; najveće u tamnocrvenom i zelenom dijelu spektra

# Fotobiološko i fotodestruktivno dejstvo

- Ogleda se u djelovanju **crvene** i **plave** svjetlostim na različite biološke procese:
  1. biosinteza
  2. Indukcija fotomorfoloških procesa (formativno dejstvo)
  3. Uticaj na fototropizam (orientaciono dejstvo svjetlosti) 
  4. Regulisanje fotoperiodskih reakcija
- Fotodestruktivno – ultraljubičasto ili iznenadno izlaganje izuzetno intenzivno bijeloj svjetlosti

**FITOHRON**



# Fotoenergetsko djelovanje zračenja

- Direktno iskorištavanje u procesu fotosinteze (talasne dužine 400-700 nm)  $\longrightarrow$  hemijska energija ugljenih hidrata i drugih organskih jedinjenja
- U ćelijama asimilacionog parenhima (hloroplasti), svjetla i tamna faza, difuzija  $\text{CO}_2$  i  $\text{O}_2$
- Adaptacija biljaka životnom formom, morfo-anatomskim strukturama, **fiziološko-biohemiske adaptacije fotosintetskih reakcija** (način fiksacije  $\text{CO}_2$ ) – odgovor na uslove sredine na toplim, intezivno osvijetljenim i sušnim staništima

# C4 i CAM biljke

- Tri različita metabolička puta vezivanja CO<sub>2</sub>, C3 (3-fosfoglicerat), C4 i CAM – DVOSTEPENA ASIMILACIJA CO<sub>2</sub>, pomoću 2 različita enzima
- Odvija se inicialna fiksacija ugljen-dioksida pomoću enzima PEP-karboksilaze I (fosfoenolpiruvat karboksilaza) i povećava njegova koncentracija na mjestu (u vrijeme) konačne fiksacije uz enzim ribuloza-1,5-bifosfat-karboksilaze-oksigenaze (Rubisco) II
- Kao produkti nastaju jedinjenja sa 4 C atoma – C-4 kiseline

# C4 biljke

1. Fiksacija ugljen dioksida  
u ćelijama mezofila (PEP  
karboksilaza)

2. Konačna fiksacija u  
ćelijama parenhimske sare  
oko provodnih snopića  
(Rubisco)

OBA ENZIMA AKTIVNA ISTOVREMENO, ALI NA  
RAZLIČITIM MJESTIMA

# CAM BILJKE

1. Fiksacija ugljen-dioksida u ćelijama  
mezofila ( PEP  
karboksilaza)

Nastaju C4 kiseline koje se odlažu u vakuole

2. Oslobođanje iz  
kiselina i definitivna  
fiksacija (**Rubisco**)

OBA ENZIMA AKTIVNA NA ISTOM MJESTU, ALI U  
RAZLIČITO VRIJEME

# C4 i CAM biljke

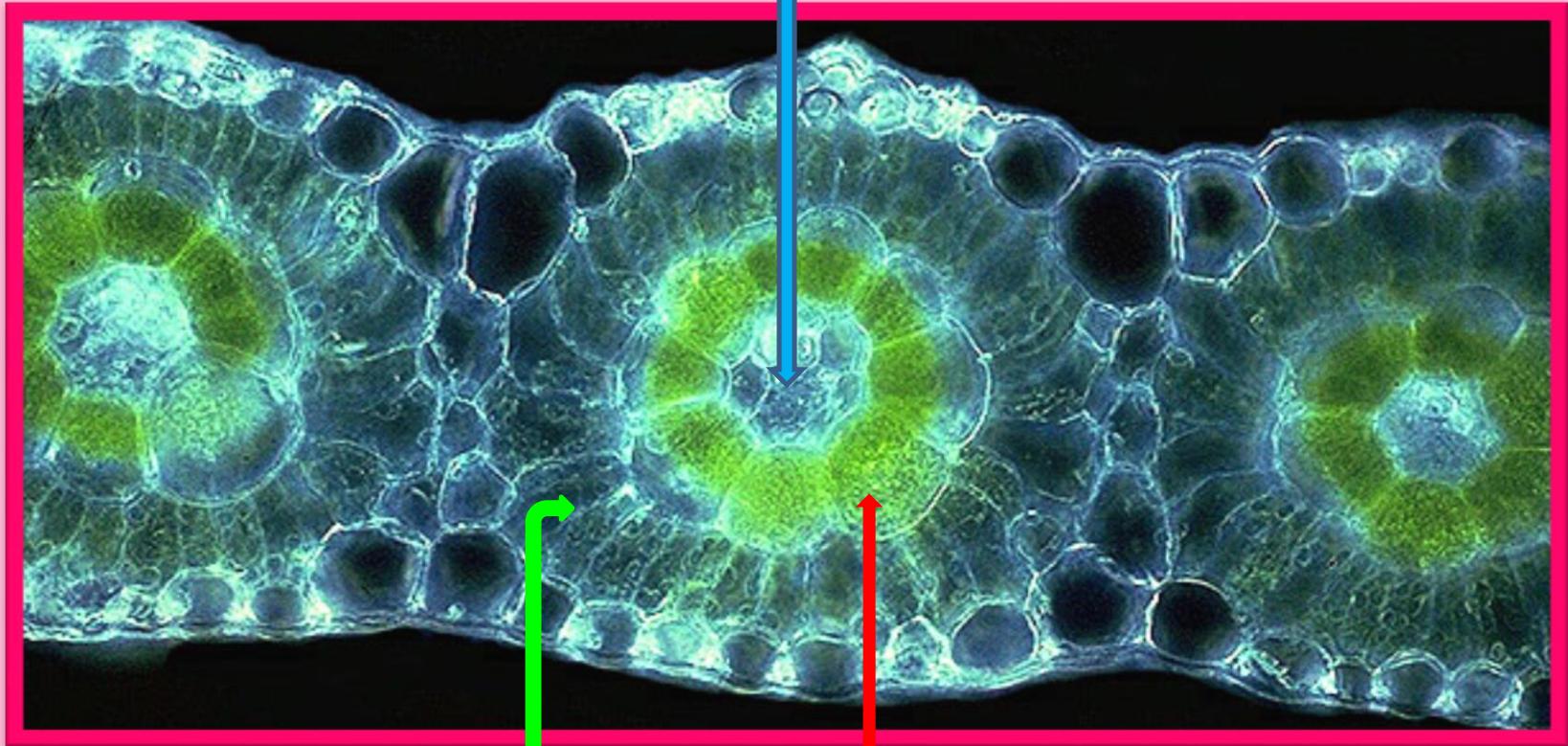
- ...su rasprostranjene...???
- **Fotosintetička efikasnost; Fotorespiracija** - događa se na svjetlosti, uz usvajanje kiseonika i otpuštanje ugljen-dioksida, raste parcijalni pritisak kiseonika (konkurentan za ribulozo bifosfat) što **inhibira fotosintezu**
- C3 i C4 biljke – dvostepena fiksacija CO<sub>2</sub>, slaba difuzija gasova tokom dana → kompetitivna prednost u odnosu na C3 biljke (pri intezivnom zračenju gube i do 20 % fiksiranog CO<sub>2</sub>)
- Među C3 biljkama značajne razlike
- **Fotosintetički kapacitet**

# Ekofiziološke odlike C4 biljaka

- Specifična anatomska građa lista: **ćelije mezofila** u kojima se odvija inicijalna fiksacija  $\text{CO}_2$  (PEP) kružno usmjerene ka parenhimskim ćelijama sare provodnih snopiće, imaju sitne hloroplaste i u njima nastaju **C4 kiseline** → u krupne ćelije **parenhimske sare** koje kao vijenac obavijaju provodne snopiće, imaju krupne hloroplaste agranalnog tipa. U ovim ćelijama kiseline se dekarboksilizuju i  $\text{CO}_2$  uključuje u Kalvinov ciklus (Rubisco)
- Efikasno prihvatanje  $\text{CO}_2$  na dva mesta
- Efikasno fiksiranje PEP-karboksilazom „zamka za  $\text{CO}_2$ “

# Vjenačna ili kranc (kranz) anatomija lista

provodni snopić



ćelije parenhimske sare

ćelije mezofila

# Ekofiziološke odlike C4 biljaka

- Štedljiva upotreba vode; više energije za predhodnu fiksaciju, ali manje za fotorespiraciju; visoka kompeizaciona tačka za svjetlost, ali manja za  $\text{CO}_2$
- „zamka za  $\text{CO}_2$ “ bolji i veći prinos organske supstance → C4 biljke ili ekotipovi u poljoprivrednoj selekciji, šumarstvu (*Oryza sativa*, *Zea mays*, *Saccharum officinarum*...)
- C4 biljke 5% ukupnog broja, centri diverziteta tropski predjeli, **zeljaste forme** (*Poaceae*, *Cyperaceae*, *Euphorbiaceae*)
- Odgovor na smanjenje  $\text{CO}_2$  u uslovima sve toplije i suvlje klime

# Ekofiziološke odlike C4 biljaka

- Duž klimatskog gradijenta, toplije → hladnije, smjena C4 biljaka C3 biljkama; sezonska smjena u umjerenim oblastima
- Prelazni C3-C4 oblici, ili fakultativne C4 biljke; *Alloteropsis semialata* ekotipovi
- Alternacija na istoj biljci tokom različitih stadijuma razvića
- Vodene biljke , kada dolazi do promjene opštih uslova na njihovom staništu (isušivanje bara ili priobalnog dijela jezera) C3 → C4
- Listovi C4 biljaka manje ukusni za herbivore

The image shows a dense, green, fibrous mat of Elodea canadensis submerged aquatic plants. The plants have long, thin, branching stems and small, narrow, lanceolate leaves. Small, white, star-shaped flowers or flower buds are scattered throughout the mat. The overall texture is somewhat matted and uneven.

*Elodea canadensis*

# Ekofiziološke odlike CAM biljaka

- Pustinje, mediteranski kamenjari, slatine
- Noćna asimilacija  $\text{CO}_2$  i odlaganje u vidu C4 kiselina u vakuolu odakle ga tokom dana koriste u fotosintezi – adaptivni mehanizam za prevazilaženje suše; prednost CAM biljaka u ekonomisnju vodom
- Anatomske adaptacije: vodeni parenhim, velike vakuole, listovi redukovani u bodlje, dobro razvijena kutikula, mali broj stoma i njihovo otvaranje tokom noći
- Mala produktivnost, posebno kod onih čije stome ostaju zatvorene i tokom noći (do 100 dana!) zbog nepovoljnih okolnosti na staništu

# Ekofiziološke odlike CAM biljaka

- Najčešća životna forma žbunoliki obliici sa malom podzemnom biomasom i огромном надземном biomasom
- Prvi produkt fiksacije  $\text{CO}_2$  **oksalosirćetna k.** koja se redukuje u **jabučnu k.** i ova se odlaže u vakuole (**tokom noći**); dekarboksilacija jabučne  $\longrightarrow \text{CO}_2$  koji se uključuje u Calvinom ciklus (**tokom dana**) = **dnevno (oko 7)-noćna (oko 3-5) variranja ph**
- Kiseli metabolizam krasulacije; „**Crassulacean Acid Metabolism**“

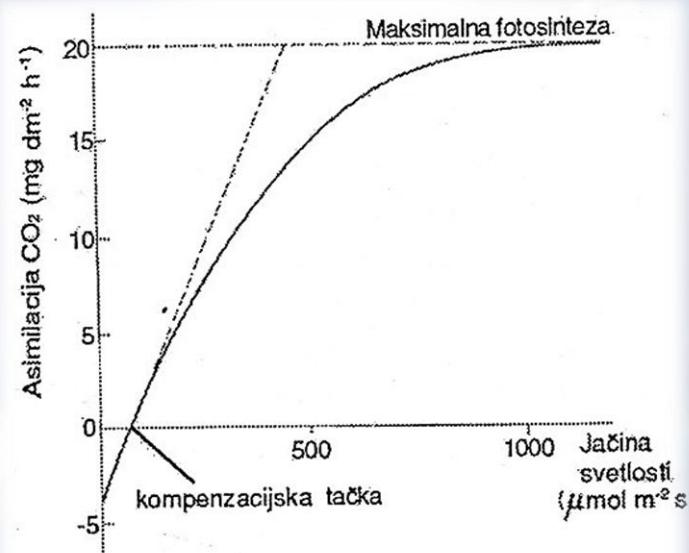
# Ekofiziološke odlike CAM biljaka

- Više od 20000 vrsta – *Agavaceae*, *Liliaceae*, *Bromeliaceae*, *Orchidaceae*, *Cactaceae*, *Crassulaceae*, *Euphorbiaceae*, *Geraniaceae*, *Portulacaceae*; epifite
- Obligatne CAM biljke (većina kaktusa); rijetko u zoni umjerene klime
- Fakultativne CAM biljke – u uslovima ekstremne suše ili visokog saliniteta, u slučaju boljeg snadbijevanja vodom C3 (*Sedum acre*, *Jovibarba heufelii*).
- Stablo CAM metabolizam, listovi C3 (listopadna vrsta *Frerea indica*)
- C4 → CAM u stresnim, sušnim uslovima
- Neke vodene biljke CAM = **funkcionalna konvergencija** (*Isoetes howellii*, *Litorella uniflora*)



# Uticaj spoljašnjih faktora na intezitet fotosinteze (svjetlost)

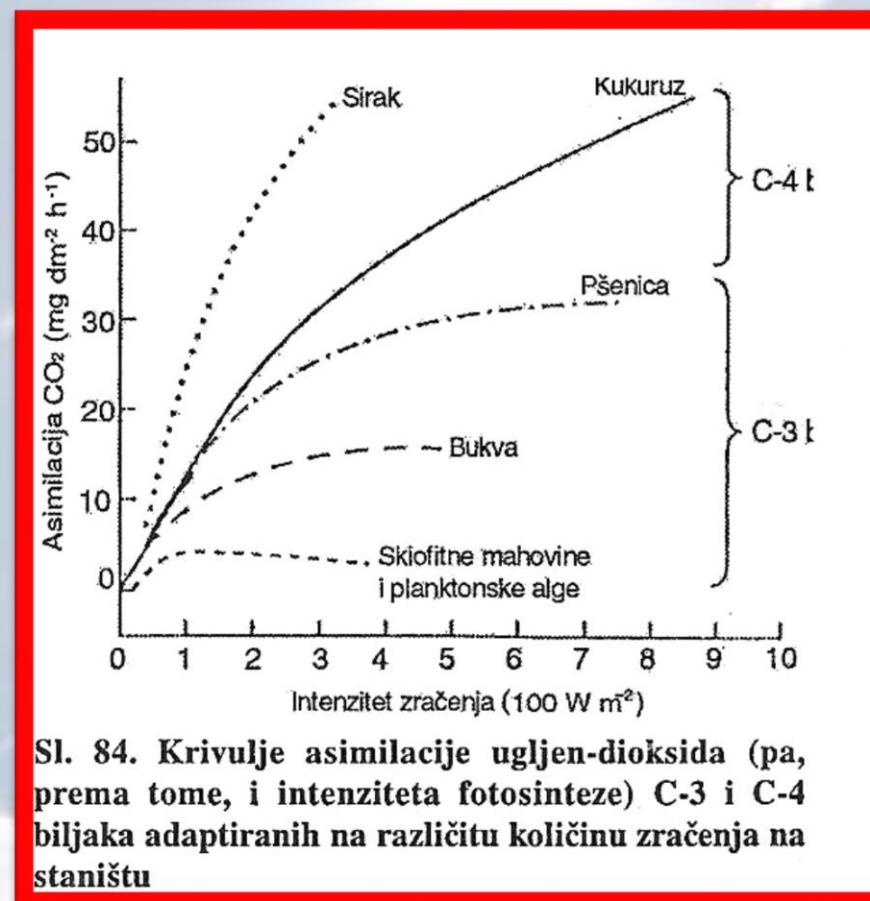
- Svjetlost,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ , mineralni elementi; opšte stanje biljke
- Intezitet fotosinteze proporcionalan jačini svjetlosti sve dok neki drugi faktor ne ograniči njen dalji rast
- Povećanje inteziteta svjetlosti nakon „tačke zasićenja“ ne dovodi do rasta fotosinteze zbog ograničenog kapaciteta enzima (neiskorišten  $\text{CO}_2$ ), nedovoljno brz transport obrazovanih org.jedinjanja



Sl. 83. Pri određenom intenzitetu svjetlosti na staništu biljke dostižu kompenzaciju svjetlosti pri kojoj je neto-fotosinteza jednaka nuli, jer je to momenat u kojem se izjednačava količina primljenog i otpuštenog ugljen-dioksida. Na dijagramu je to mesto na kojem krivulja asimilacije ugljen-dioksida preseca apscisu

# Uticaj spoljašnjih faktora na intezitet fotosinteze (svjetlost)

- C3 – hiperbolični rast, izražen plato, povećanje svjetlosti može dovesti do oštećenja fotosintetičkog aparata
- Razlika između skiofita i heliofita (visoka komp tačka)
- Puna dnevna svjetlost – oštećenje fotosintetskog aparata
- C4 visoka kompezaciona tačka, gotovo da nema platoa



Sl. 84. Krivulje asimilacije ugljen-dioksida (pa, prema tome, i intenziteta fotosinteze) C-3 i C-4 biljaka adaptiranih na različitu količinu zračenja na staništu

# Uticaj spoljašnjih faktora na intezitet fotosinteze ( $\text{CO}_2$ , temperatura)

- Intezitet fotosinteze se povećava sa rastom  $\text{CO}_2$ , u saglasnosti sa određenim svjetlosnim uslovima (posebno C3 biljke)
- Temperatura prije svega utiče na enzimske reakcije; opšte pravilo – pri dovoljnoj svjetlosti i količini  $\text{CO}_2$  fotosinteza se povećava sa porastom temp. do određene granice, zatim opada
- Kardinalne tačke – mogu varirati s obzirom na adaptivne mogućnosti biljke
- **Kompezaciona tačka temperature**, najveća kod C4 biljaka

C3 biljke sjenke  
minimum=-2-0°C  
optimum=10-20°C

C3 biljke svjetlosti  
minimum=-2-0°C  
optimum=20-30°C

C4 biljke  
minimum=5-7°C  
optimum=iznad 30°C,  
nekad blizu 50

Lišajevi postižu fotosintetički  
optimum tokom niskih temp  
na staništu

CAM  
T mali uticaj na svijetlu fazu  
minimum=-2-0°C

Najniža temperatura na  
kojoj proces fotosinteze  
još teče između – 2°C i  
– 10°C (biljke tajge,  
tundre)

# Uticaj spoljašnjih faktora na intezitet fotosinteze (voda i mineralne materije)

- Voda gradivni materijal u procesu fotosinteze; presudna uloga u održavanju adekvatnog vodnog potencijala
- Pretjerani gubitak vode utiče na elektronski transport, biohemijske reakcije i aktivnost svih enzima; posebno osjetljive biljke sjenke
- Zemljište **siromašnog mineralnog sastava** smanjuje fotosintetski prinos; višak mineralnih elemenata, posebno teških metala narušava ili zaustavlja proces fotosinteze
- Mineralni elementi ugrađeni u enzime, pigmente; **azot, magnezijum**, gvožđe – u sastav strukturalnih i energetskih komponenti fotosintetičkog aparata; **ATP**

# Ekofiziološke adaptacije biljaka sjenke

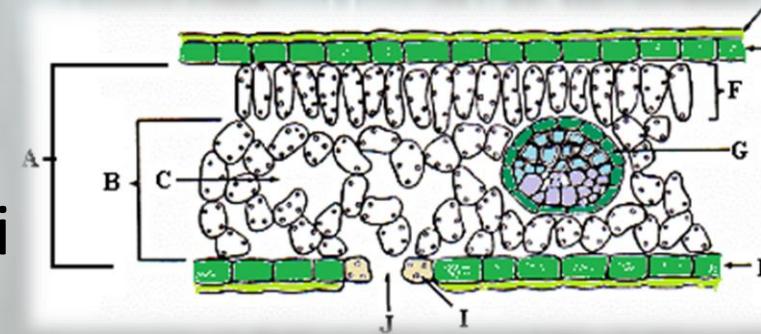
- Jednogodišnje ili višegodišnje zeljaste biljke
- Efikasno apsorbuju malu količinu svjetlosti, a organska jedinjenja najviše ulažu u nove fotosintetske organe; raspored listova
- Adaptivne promjene: ukupna aktivnost fotosintetičkog aparata i anatomska struktura organa
- **Problem:** kako održati pozitivni balans C u uslovima nedovoljne osvjetljenosti **Riješenje:** brzo postizanje kompenzacione tačke i svjetlosnog zasićenja
- Nizak intezitet metaboličkih procesa = nizak rast
- Najčešće C<sub>3</sub> biljke (ekotipovi u odnosu na svjetlost, npr. *Solidago virgaurea*)



# Ekofiziološke adaptacije biljaka sjenke

## Skiomorfni struktturni oblik

Stablo malog prečnika, slabo granato, duge internodije, malo listova koji su široki, cijeli, bez kutikule i dlaka, slabo razgranata nervatura, tanki (nekad se mezofila sastoji samo od 1-2 sloja sunđerastog tkiva); oko listova debeo i stabilan granični sloj vazduha



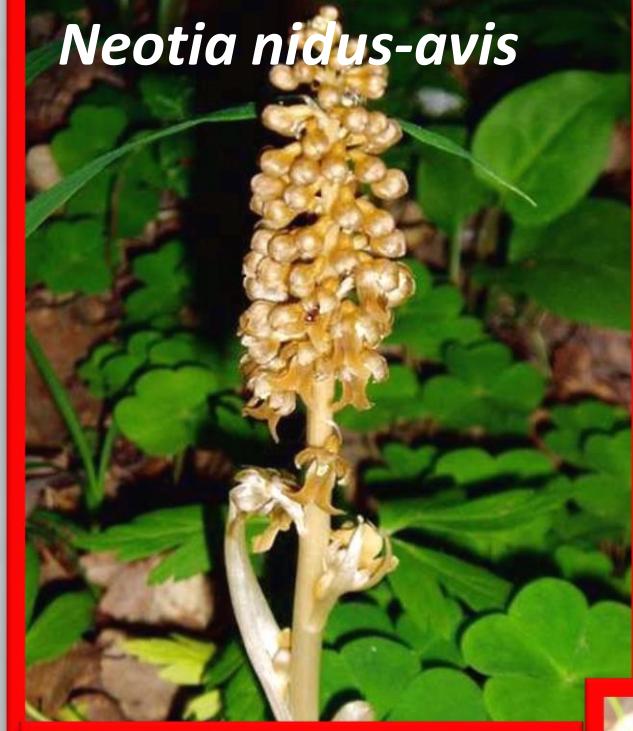
Hloroplasti malobrojni, ali krupni,  
tilakoidi usmjereni u različitim pravcima;  
više hlorofila nego heliofite (b)

# Ekofiziološke adaptacije biljaka sjenke

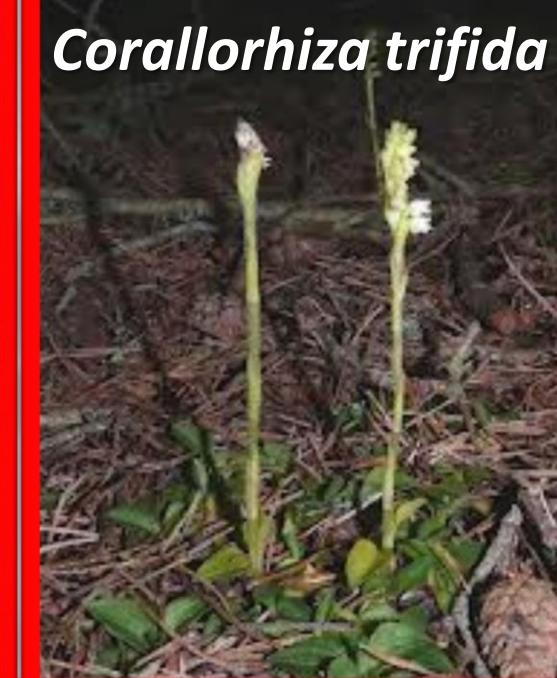
- *Aegopodium podagraria* – sezonski lisni dimorfizam u odnosu na svjetlosne uslove na staništu
- Nedostatak mirenalnih elemenata u zemljištu, zbog usporenih procesa razgradnje = mikoriza, saprofiti, polusaprofiti, paraziti, karnivori.



*Neotia nidus-avis*



*Corallorrhiza trifida*



*Listera cordata*



*Lathrea squamata*



# Ekofiziološke adaptacije biljaka svjetlosti

- Zeljaste, drvenaste – stepe, savane, pustinje, stijene, livade
- Visoka kompenzaciona tačka, kriva fotosineteze konstantno blag porst...ipak može doći do fotoinhibicije i fotodestrukcije fotosintetskog aparata
- **Problemi:** Intezivno zračenje, visoka temperatura, deficit vode, vjetar
- Bolje razvijen podzemni dio, stablo kratkih internodija, širokog prečnika, listovi se preklapaju ili mijenjaju položaj tokom dana
- Intezivan metabolizam, obilno cvjetanje i plodonošenje, dobro razvijena provodna i mehanička tkiva

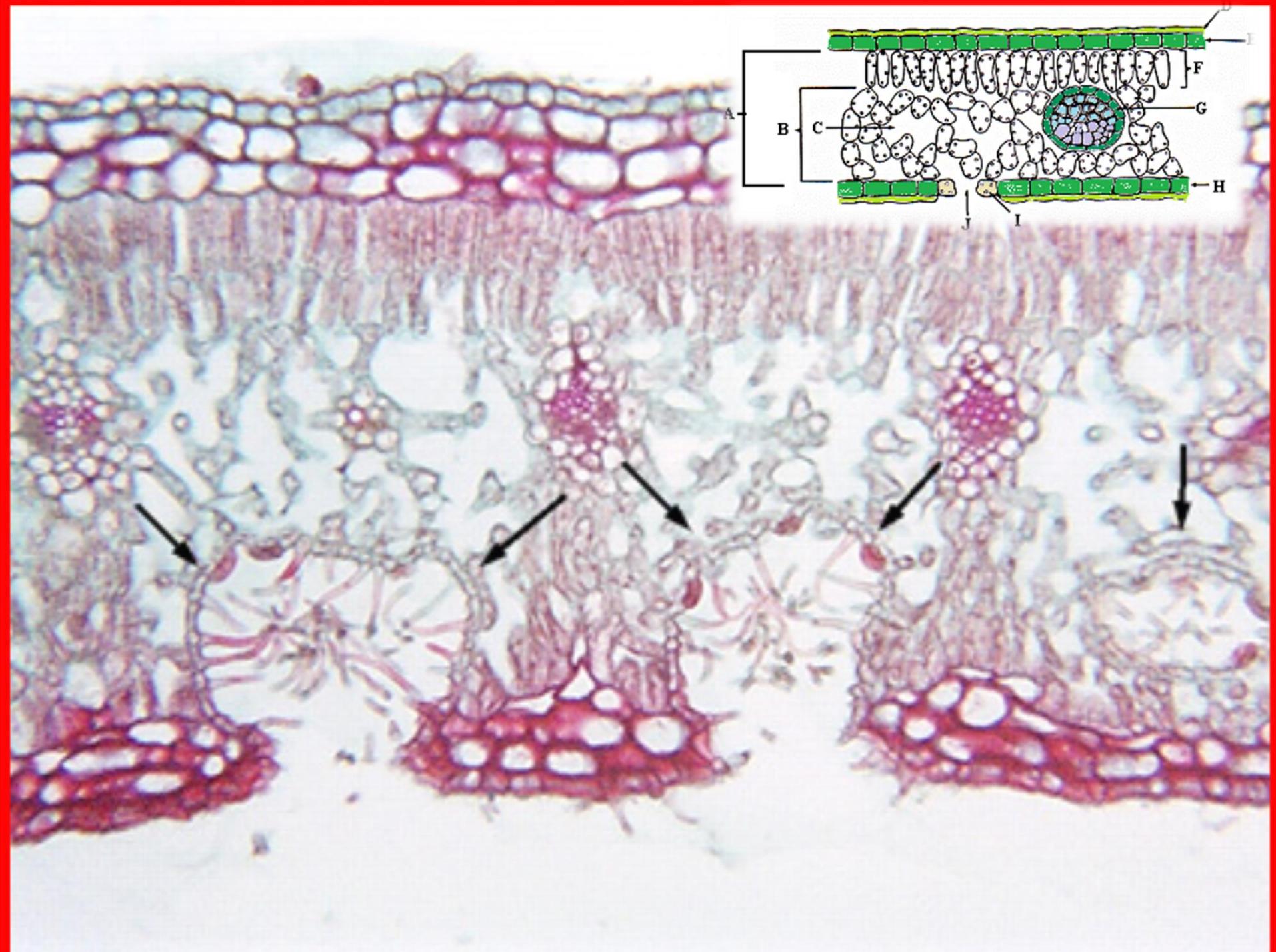


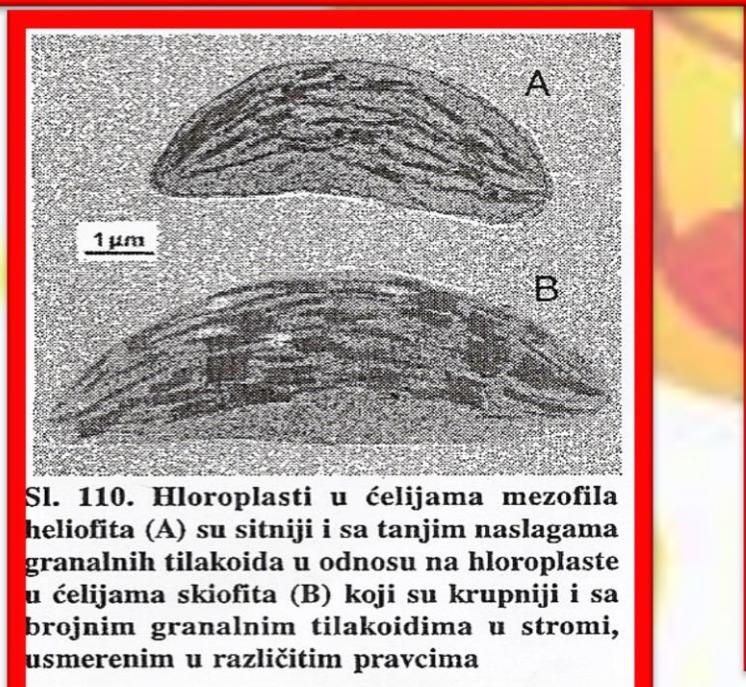
PROK

1. Povećan odnos mase korjena prema masi stabla
2. Zaštitne tvorevine: dlake, kutikula, vosak, suberin...

# Ekofiziološke adaptacije biljaka svjetlosti

- Ukupna površina listova po biljci redukovana, ali listovi debeli (više mezofila u odnosu na p, nekad je sve **palisadno tkivo**), dobro razvijena nervatura, brojne, sitne stome – brza razmjena gasova dok su otvorene, mogućnost brzog zatvaranja (**helioplastični odgovor biljaka**)
- Gust dlakavi pokrivač – reflektuje do 70% svjetlosti; veći broj hloroplasti, ali ne i više hlorofila; tilakoidi orijentisani u jednoj ravni; više *a* u odnosu na *b*, kao i karotenoida (zaštitni pigmenti)





Sl. 110. Hloroplasti u ćelijama mezofila heliofita (A) su sitniji i sa tanjim naslagama granalnih tilakoida u odnosu na hloroplaste u ćelijama skiofita (B) koji su krupniji i sa brojnim granalnim tilakoidima u stromi, usmerenim u različitim pravcima

# Ekofiziološke adaptacije biljaka svjetlosti

- Prekomjerna količina sunčeve energije  
**fotoinhibitorno dejstvo** - inaktivacija transporta  
e, inhibicija stvaranja skroba, „bijeljenje“  
hloroplasta
- Fotohibicija se ne javlja često
- Ne trpe zasjenčenost – ne uspjevaju da dostignu  
kompenzacionu tačku, razgrađuju rezerve,  
neravnoteža...povlačenje
- **Heliofitne efemeroide** – trpe li visoke  
temperature i deficit vode? Objasni! Primjeri?

*Seminarski rad:*

**Uticaj zračenja na biljke – formativno,  
orijentacijsko i fotodestruktivno  
djelovanje sunčevog zračenja**

