

Vladimir Vukadinović

Irena Jug

Boris Đurđević

Ekofiziologija bilja



Osijek, 2014.

Dr. sc. Vladimir Vukadinović, redovni profesor u trajnom zvanju, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Dr. sc. Irena Jug, izvanredna profesorica, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Dr. sc. Boris Đurđević, docent, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Ekofiziologija bilja, sveučilišni udžbenik, naklada Neformalna savjetodavna služba

Recenzenti:

Prof. dr. sc. Zdenko Rengel, akademik HAZU, red. prof. Plodnosti tla, Ishrane bilja i Fiziologije bilja, Sveučilište Zapadne Australije, Perth

Prof. dr. sc. Rudolf Kastori, akademik, VANU i MTA, red. prof. Fiziologije biljaka i Zaštite agroekosistema, Poljoprivredni fakultet, Novi Sad

Prof. dr. sc. Blaženka Bertić, red. prof. Agrokemije, Poljoprivredni fakultet u Osijeku

Urednik: **Darko Miklavčić**
Lektor: **Ksenija Budija**, prof. hrv. jezika
Grafičko oblikovanje: **Vladimir Vukadinović i Boris Đurđević**
Tisak: **Zebra**, Vinkovci
Naklada: **Neformalna savjetodavna služba**, 300 primjeraka

CIP zapis dostupan u računalnom katalogu Gradske i sveučilišne knjižnice Osijek pod brojem: 131129012; ISBN 978-953-7871-31-4.

Ekofiziologija bilja je odobrena kao sveučilišni udžbenik temeljem članka 10. Pravilnika o izdavačkoj djelatnosti Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku na sjednici Fakultetskog vijeća od 25. rujna 2014. i odlukom Senata Sveučilišta J.J. Strossmayera u Osijeku od 28. listopada 2014. (suglasnost broj 39/14).

Veliko i iskreno hvala donatorima koji su omogućili tiskanje ove knjige:

Zavod za kemiju, biologiju i fiziku tla, Poljoprivredni fakultet u Osijeku
Viro, Tvornica šećera d.d., Virovitica
Hrvatsko društvo za proučavanje obrade tla, Osijek
Poljodar tim d.o.o., Daruvar
Sladorana d.o.o., Županja
Poljoprivredni institut, Osijek

SADRŽAJ

1. Uvod u biljnu ekofiziologiju.....	7
1.1. Što je ekofiziologija?	7
2. Značenje i djelovanje ekoloških čimbenika	11
2.1. Čimbenici okoliša i zakonitosti njihovog djelovanja	11
2.2. Abiotski čimbenici.....	13
2.2.1. <i>Klimatski čimbenici</i>	14
2.2.2. <i>Edafski čimbenici</i>	16
2.2.3. <i>Fiziografski (orografski) čimbenici</i>	17
2.3. Biotski čimbenici u agrofitocenoza.....	18
2.4. Zakonitosti rasta biljaka.....	19
2.4.1. <i>Eksponencijalni model rasta</i>	20
2.4.2. <i>Logistički model rasta</i>	21
2.4.3. <i>Fazni model rasta</i>	23
2.5. Homeostatski mehanizmi	24
2.6. Stres.....	27
3. Ekološka kriza i poljoprivreda	33
3.1. Tradicionalna poljoprivreda.....	34
3.2. Konvencionalna proizvodnja hrane	34
3.3. Integrirana proizvodnje hrane	35
3.4. Ekološka ili organska proizvodnja hrane.....	35
3.5. Zelena revolucija.....	36
4. Fotosinteza	39
4.1. Struktura kloroplasta	41
4.2. Kloroplastni pigmenti	42
4.3. Funkcija kloroplastnih pigmenata i organizacija fotosustava	44
4.4. Mehanizam i kemizam fotosinteze.....	45
4.4.1. <i>Svjetlosna energija</i>	45
4.5. Apsorpcija svjetlosne energije.....	46
4.5.1. <i>Svijetla faza fotosinteze</i>	47
4.5.2. <i>Fotosintetska fosforilacija (fotofosforilacija)</i>	50
4.5.3. <i>Tamna faza fotosinteze (Calvin-Bensonov ciklus ili redukcijsko-pentozo-fosfatni put - RPP)</i> 52	
4.6. Fotorespiracija	55
4.7. C-4 i drugi tipovi asimilacije CO ₂	56
4.7.1. <i>Podtipovi C-4 fotosinteze</i>	58
4.7.2. <i>CAM - sukulenti metabolizam kiselina</i>	59
4.7.3. <i>Nefotosintetsko usvajanje CO₂</i>	59
4.7.4. <i>Fotosinteza mikroorganizama</i>	59
4.8. Pokazatelji fotosinteze.....	60
4.9. Fotosinteza i prinos	61

IV

4.10. Utjecaj biotskih čimbenika na fotosintezu.....	62
4.10.1. Utjecaj abiotskih čimbenika na fotosintezu	64

5. Disanje..... 69

5.1. Stanično disanje	70
5.2. Oksidacijsko-redukcijske reakcije u metabolizmu	71
5.3. Glikoliza.....	72
5.4. Krebsov ciklus	74
5.4.1. Mitohondriji	75
5.4.2. Kemizam Krebsovog ciklusa	76
5.5. Elektronski transportni sustav	78
5.6. Značaj Krebsovog ciklusa	79
5.7. Oksidativni pentozo-fosfatni put (OPP-put).....	80
5.8. Cijanid - otporno disanje.....	82
5.9. Značaj kisika za disanje i fotosintezu	82
5.10. Disanje i proizvodnja topline	83
5.11. Regulacija i kontrola disanja	84
5.12. Odnos fotosinteze i disanja.....	84

6. Odnos biljaka prema vodi 89

6.1. Odnos stanica prema vodi i otopinama	89
6.2. Usvajanje vode.....	93
6.3. Raspoloživost vode	97
6.4. Oblici vode u tlu	98
6.5. Oblici vode u biljkama.....	100
6.6. Kretanje vode u biljkama	101
6.7. Gubljenje vode.....	103
6.8. Mehanizam rada puči	106
6.9. Čimbenici koji utječu na transpiraciju.....	108
6.10. Biljni antitranspiranti	109
6.11. Energetika transpiracije	110
6.12. Sadržaj vode u biljkama	111
6.13. Potrebe biljaka za vodom	111
6.14. Endogena vode i njen značaj za biljke.....	115

7. Rast i razvitak biljaka 117

7.1. Pokazatelji rasta	118
7.2. Rast i razvitak stanice.....	118
7.3. Polarnost.....	120
7.4. Korelacije	120
7.5. Fotobiologija	121
7.5.1. Fitokromi, kriptokromi i fototropini.....	122
7.5.2. Svjetlosni stadij (fotoperiodizam).....	124
7.6. Brzina rasta i biološka ritmika procesa	125
7.7. Biološki sat	128
7.8. Pokreti biljaka	129

7.9.	Fiziološki aktivne tvari	132
7.9.1.	<i>Auksini</i>	133
7.9.2.	<i>Giberelini</i>	135
7.9.3.	<i>Citokinini</i>	136
7.9.4.	<i>Etilen</i>	137
7.9.5.	<i>Prirodni inhibitori</i>	138
7.9.6.	<i>Retardanti</i>	139
7.9.7.	<i>Ostale fiziološki aktivne tvari</i>	139
7.10.	Alelopatija.....	140
7.11.	Razvitak biljaka i etape organogeneze	141
7.11.1.	<i>Stadij jarovizacije</i>	142
7.11.2.	<i>Etape organogeneze</i>	144
7.12.	Interakcija između organizama.....	146
7.12.1.	<i>Simbioza</i>	146
7.12.2.	<i>Interakcija domaćin – parazit</i>	146
7.12.3.	<i>Komensalizam i mutualizam</i>	147
7.13.	Biljna kompeticija	147
8.	Fiziologija otpornosti na stres	149
8.1.	Otpornost biljaka na niske temperature	154
8.2.	Otpornost biljaka prema visokim temperaturama	164
8.3.	Otpornost biljaka prema suši.....	172
8.4.	Otpornost biljaka na anaerobiozu (hipoksija i anoksija) I fizikalni stres.....	180
8.4.1.	<i>Otpornost biljaka prema suvišku vode i poplavama</i>	185
8.5.	Otpornost biljaka na fotooksidacijski stres.....	186
8.6.	Stres biljaka izazvan nedostatkom ili suviškom hranjivih tvari (mineralni ili nutritivni stres) 192	
8.6.1.	<i>Podjela hranjivih tvari</i>	193
8.6.2.	<i>Mineralni ili nutritivni stres</i>	194
8.7.	Otpornost biljaka prema solima	202
8.8.	Otpornost biljaka prema ekstremnim pH-vrijednostima supstrata	209
8.9.	Troposferski ozon	210
8.10.	Mikoriza	211
9.	Biljna imunologija i otpornost na patogene i štetočine	213
10.	Opća literatura.....	217
11.	Recenzije	221
12.	Biografije autora udžbenika	223

1. Uvod u biljnu 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 i dr. Širok spektar ambijetalnih čimbenika ima utjecaj na biljne performace (atmosfera, svjetlo, voda, tlo i dr.) koji djeluju pojedinačno i u kompleksnim interakcijama, što ekofiziologiju, kao relativno novu znanstvenu disciplinu, čini izazovnom kako u prirodnim ekološkim sustavima, tako i u biljnoj proizvodnji.

Ekofiziologija proučava ekološke čimbenike i zakonitosti njihovog djelovanja na pojedine fiziološke procese i preko njih na pojedine organe, jedinke, životne zajednice, uključujući i agrobiocenoze, te konačno na cijeli ekosustav. Stoga je neophodno da poljoprivredni proizvođači i poljoprivredni stručnjaci razumiju djelovanje biotskih i abiotskih čimbenika na rast biljaka i tvorbu prinosa, posebice onih koji se mogu kontrolirati ili mijenjati, a presudno utječu na performace poljoprivrednog proizvodnog sustava. Takav znanstveni pristup može podjednako biti primijenjen u istraživanju svojstava agrofitecenoza, odnosno 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, kao i modalitete njihove adaptacije na konkretne agroekološke uvjete.

Zadatak ekofiziologije je veoma složen jer mora objasniti odnose i interakcije *biljka* – *okoliš* korištenjem relativno jednostavnih fizikalnih i bioloških informacija, npr. kakav je odnos biljaka prema vodi, svjetlu, temperaturi i tlu, te kako i koliko oni utječu na tvorbu prinosa u različitim agroekološkim uvjetima uvažavajući sve ekofiziološke aspekte i učinke primijenjene agrotehnike.

Biljnu ekofiziologiju čine:

Biljna autekologija (*ekologija jedinke* ili *opća biljna ekofiziologija*) je dio ekologije i proučava prilagodljivost pojedinačnih vrsta u poljskim i šumskim zajednicama s

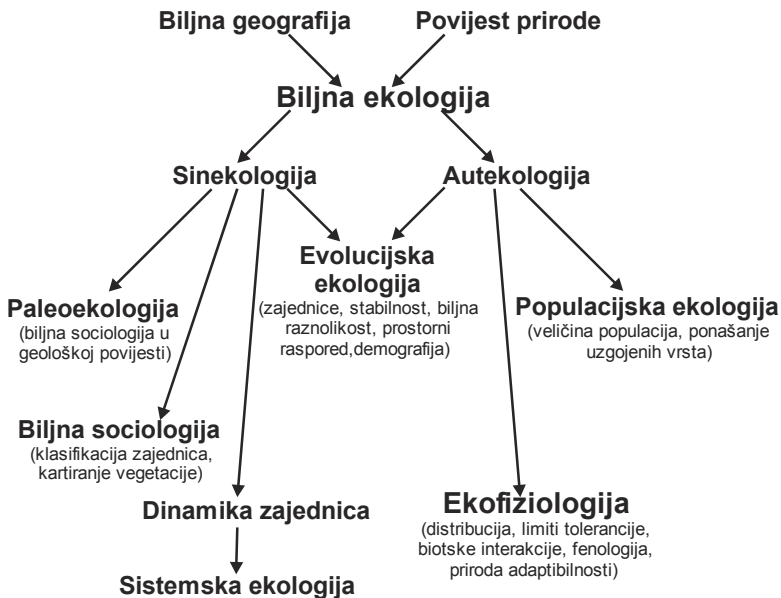
naglaskom na morfološke i fiziološke mehanizme, te njihov utjecaj na rast i opstanak biljaka, njihovu produktivnost i kompeticiju.

Eksperimentalna biljna ekologija proučava i primjenjuje laboratorijske tehnike potrebne za izučavanje biljne fiziološke ekologije.

Ekosistemska ekologija istražuje interakciju između organizama i njihovog fizičkog okruženja kao integriranog sustava. Ova znanstvena disciplina je važna za unapređenje održivog upravljanja prirodnim resursima i bolje razumijevanje posljedica antropogenog utjecaja na okoliš.

Fiziološka ekologija proučava prilagodljivost fizioloških procesa pod utjecajem promjene okoliša i kondicija staništa te njihove ekološke konzekvencije.

Biljna okolišna biofizika (*biofizika složenih sustava*) primjenjuje fizikalne zakonitosti i metode u ekologiji.



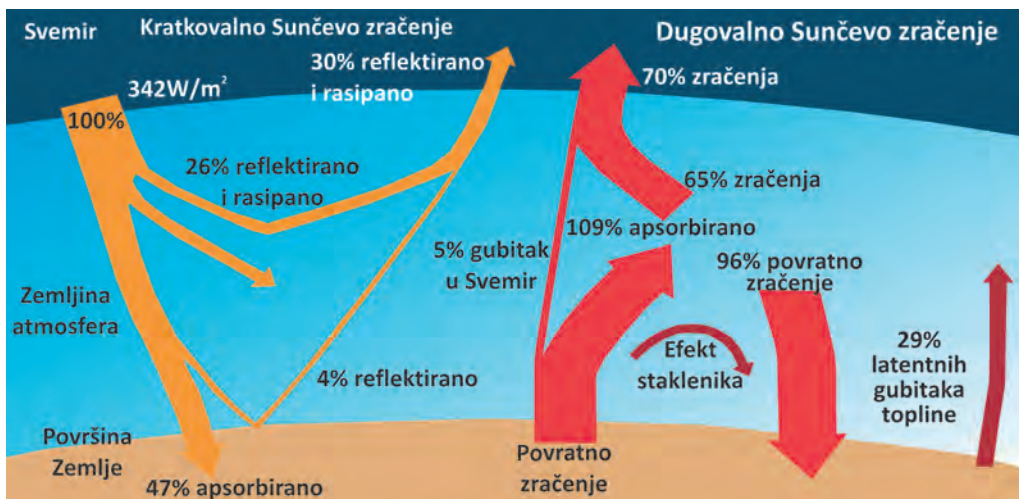
Slika 1. Međusoban odnos ekologije i ekofiziologije

Fiziološka sinekologija je znanstvena disciplina u nastajanju i može se opisati kao uporedna ekofiziologija (npr. istraživanje otpornosti na sušu ovisno o kombinaciji morfoloških i fizioloških specifičnosti pojedinih vrsta ili kultivara).

Ekofiziologija je vrlo mlada znanstvena disciplina (utemeljena nakon 1970. god.) koja se bavi fiziološkom reakcijom organizama na uvjete okoliša. Biljna ekofiziologija temelji se na proučavanju odnosa biljno-fizioloških procesa i ekologije te proučava utjecaj

abiotičkih čimbenika, posebice svjetla, na energetske odnose u fotosintezi prema mikroklimi, raspoloživosti vode, hranjivim tvarima itd.

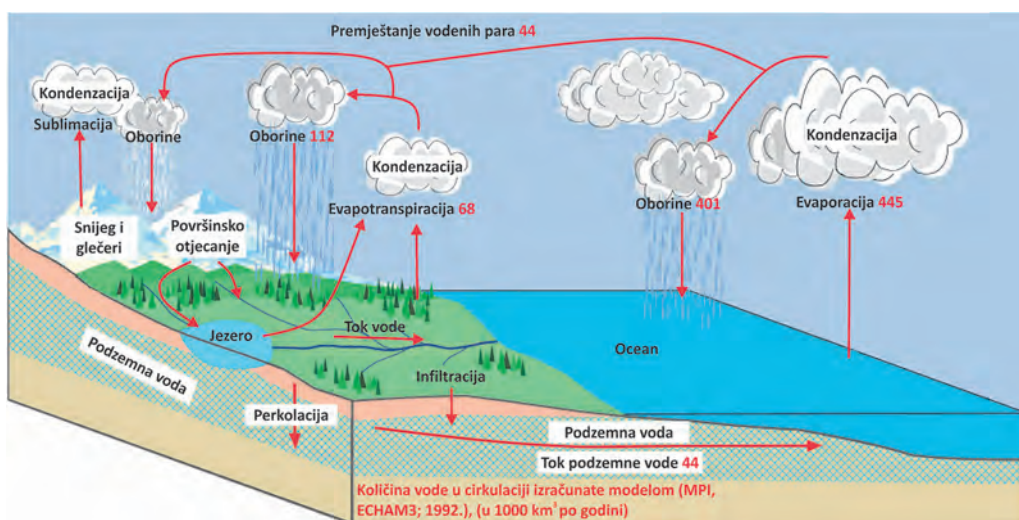
Ekofiziologija stresa biljaka je interdisciplinarna znanstvena poddisciplina fiziologije bilja i ekofiziologije koja proučava fiziološke mehanizme reakcije biljaka na stresne uvjete, posebice tolerantnost na stres te anatomske i morfološke adaptacije. Ovaj interdisciplinarni pristup omogućava razumijevanje stresnih faktora, kao i njihov utjecaj na rast, razvitak i tvorbu organske tvari te tako omogućava unapređenje agrotehnike s ciljem eliminiranja ili umanjenja štete u biljnoj proizvodnji koje nastaju kao posljedica nepovoljnih agroekoloških uvjeta.



Slika 4. Sunčevo zračenje i energetska raspoloživost Zemlje

Voda

Voda je, odmah iza Sunca, najvažniji čimbenik okoliša koji omogućava postojanje života na Zemlji, a manjak slatke vode jedna od najvećih briga čovječanstva. Oceani pokrivaju 71 % površine Zemlje i sadrže 97 % cjelokupne vode, dok slatkovodni resursi čine samo 3 % ukupne vode. Uz to, 75 % slatke vode čine ledenjaci i polarni led što ostavlja manje od 1 % dostupne slatke vode u tekućem obliku. Obnovljivi izvori pitke vode na Zemlji procjenjuju se na $7 \times 10^6 \text{ km}^3$.



Slika 5. Hidrološki ciklus

3. Ekološka kriza i poljoprivreda

Tlo je najveći i najznačajniji prirodni resurs čovječanstva i kritična komponenta u procesu proizvodnje hrane. Pretjeranim i/ili neodgovornim korištenjem tla dolazi do pada njegove produktivnosti uz različiti stupanj degradacije, a proces upropaštavanja tla gotovo je uvijek jednosmjernan, bez realne mogućnosti vraćanja u prethodno stanje. U procesu degradacije tla promjene mogu biti prividno male, barem u životu jedne ljudske generacije, što smanjuje potrebnu pozornost i odlaže pravovremeno poduzimanje mjera za zaustavljanje destruktivnih procesa. Stoga briga o zemljišnim resursima, njegovim prirodnim bogatstvima i biološkoj raznolikosti sve više zaokuplja širu populaciju, a ne samo poljoprivredne proizvođače te postaje odgovornost cjelokupne društvene zajednice. Naime, globalne promjene okoliša nepovratno mijenjaju geobiosferu Zemlje te utječu na život velikog dijela svjetskog stanovništva. Promjene mogu biti prirodne i/ili antropogene (izazvane ljudskom aktivnošću).

Ekološko opterećenje okoliša = broj stanovnika × tehnologija × životni standard

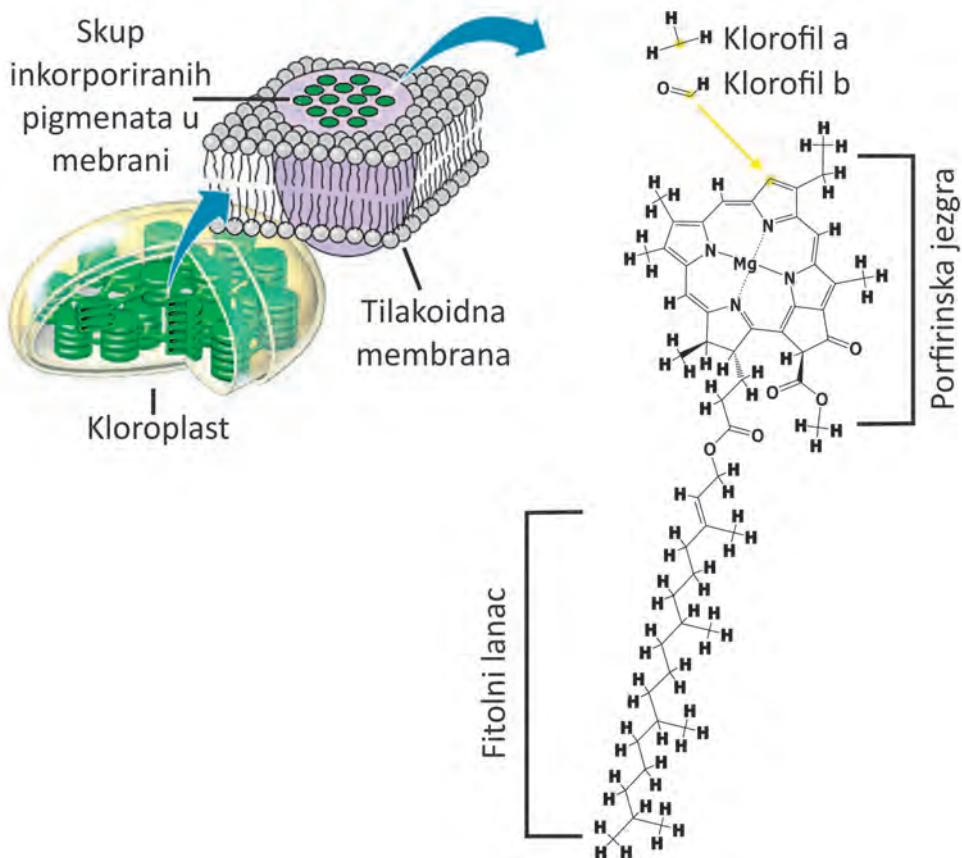
Tehničko-tehnološkim razvojem, uz pojačanu globalnu industrijalizaciju svih gospodarskih grana na našoj planeti, sve je agresivniji pritisak na pojedine ekosustave i biosferu u cjelini, a u pojedinim društvima dostignuta je kritična točka propadanja pojedinih ekosustava, što se sve češće označava pojmom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

Intenzivna poljoprivredna proizvodnja današnjice podrazumijeva „visoku” tehnologiju, uključujući i visok stupanj kemizacije. Luksuzna uporaba mineralnih gnojiva i nepotrebno visokih doza pesticida postupno mijenja prirodna svojstva tla, a podzemnim vodama 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

4.2. Kloroplastni pigmenti

Za fotosintezu viših biljaka značajni su **klorofili** i **karotenoidi**, pigmenti smješteni u kloroplastima (Slika 24.). Klorofila ima pet: *a*, *b*, *c*, *d* i *e*, ali kod viših biljaka u fotosintezi sudjeluju 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**.

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.

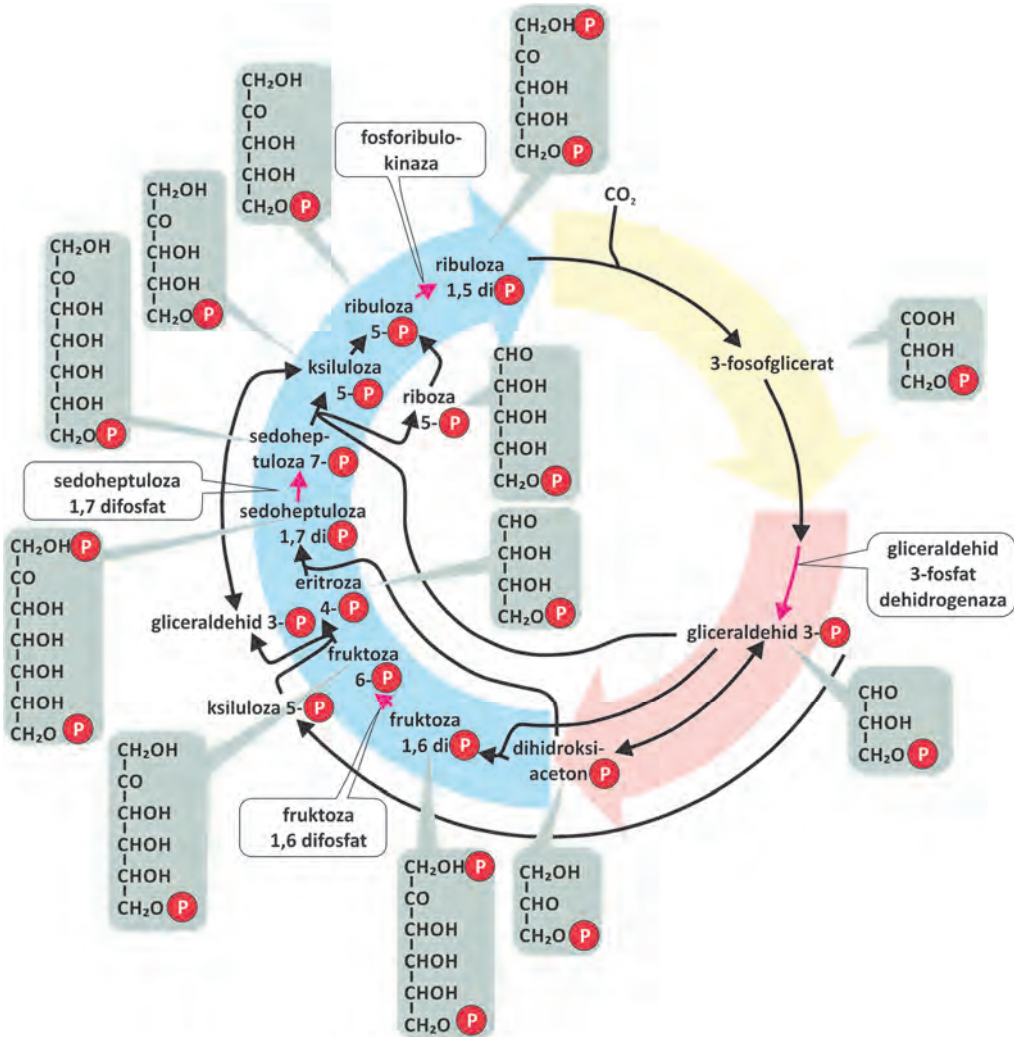


Slika 24. Lokacija i kemijska građa klorofila

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)**. **Fitolni lanac** molekule klorofila ima strukturu

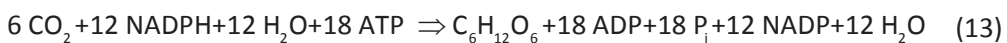
Iz ovih međuprodukata obnavlja se polazni spoj *Calvinovog ciklusa* RuBP. U osnovi, **Calvinov ciklus** se sastoji iz tri faze (jednadžba 12., Slika 35.):

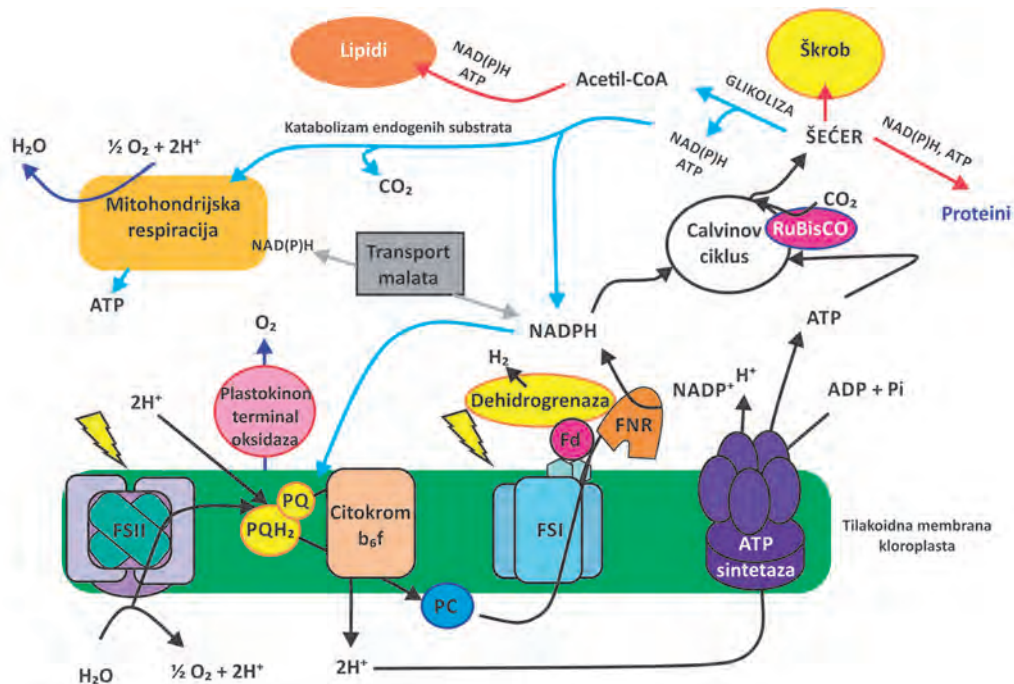
1. karboksilacija: $6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ RuBP} \Rightarrow 12 \text{ 3C šećera}$
2. redukcija: $2 \text{ 3C šećera} \Rightarrow 1 \text{ glukoza}$ (12)
3. regeneracija: $10 \text{ 3C šećera} \Rightarrow 6 \text{ 5C RuBP}$



Slika 35. Shema tamnog dijela fotosinteze (*Calvinovog ciklusa*; žuto = fiksacija CO₂; ružičasto = trioze-P produkcija; plavo = regeneracija RuBP)

Bruto jednadžba kemizma *Calvinovog ciklusa* glasi:

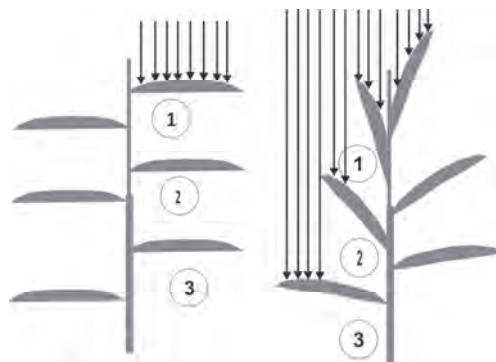




Slika 61. Odnos fotosinteze i disanja

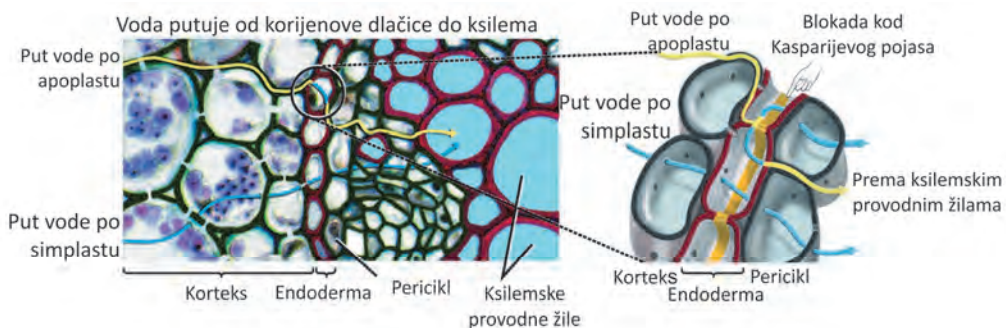
Nasuprot C-3 tipu fotosinteze, C-4 tip zbog *Kranz anatomije lista* (izolacija mezofila posebnim slojem stanica) uspješno izbjegava fotorespiraciju i stoga ima učinkovitiju fotosintezu (veću efikasnost korištenja FAR), ali samo kad je temperatura lista viša od 25 - 28°C zbog dodatne potrebe energije u C-4 tipu fotosinteze (~ 2 ATP). Temperaturna ovisnost učinkovitosti fotosinteze približno je podjednaka na 45. paraleli, što je geografska širina slavonsko-baranjskog proizvodnog područja.

Zbog globalnog zatopljenja, C-4 biljke bit će sve poželjnije na našim poljima i na tom planu intenziviraju se suvremena genetska istraživanja te je već postignut znatan napredak, npr. kod kukuruza kao C-4 biljke koja se uzgaja u hladnijim područjima (Slika 64.)



Slika 62. Utjecaj položaja lišća na apsorpciju svjetlosti

Apoplast predstavljaju intercelularni prostori i pore između celuloznih fibrila staničnih celulozno-pektinskih stijenki.

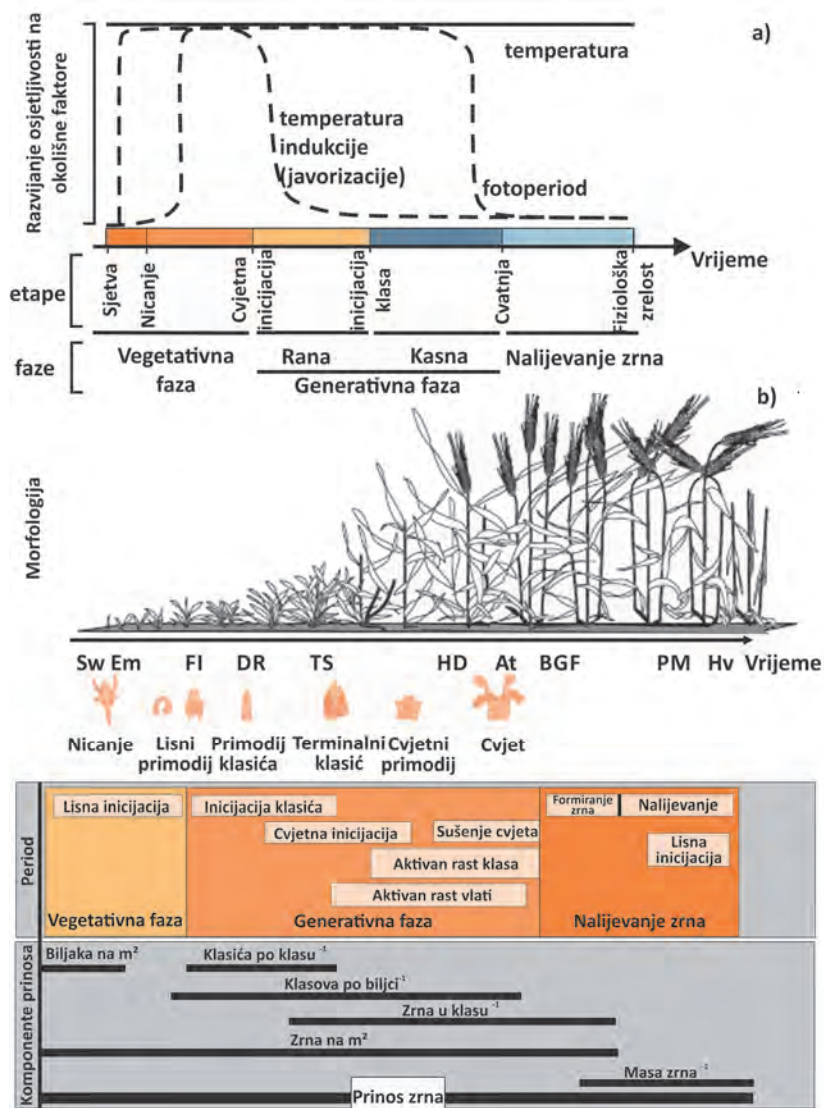


Slika 67. Put vode kroz korijen po apoplastu i simplastu

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 četinari usvajaju pretežno pasivno. Omjer načina usvajanja vode se mijenja ovisno o sadržaju vode u tlu i biljci. Dokaz da se voda usvaja aktivno je **plač** biljaka (pojava kod 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, kao pšenica zimi.

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 površina puči prosječno iznosi 2 % od površine lista i da kroz tako male otvore (oko 30 x 7 μm), zbog površinskog napona, tekućine teško ulaze, a i samo vlaženje stanica zapornica smanjuje ulazni otvor. Zbog toga je vjerojatnije da se voda, zajedno s otopljenim mineralnim tvarima, 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) k većoj koncentraciji (manja slobodna energija). Tipičan gradijent vodnog potencijala uspostavlja se od vodene faze tla preko

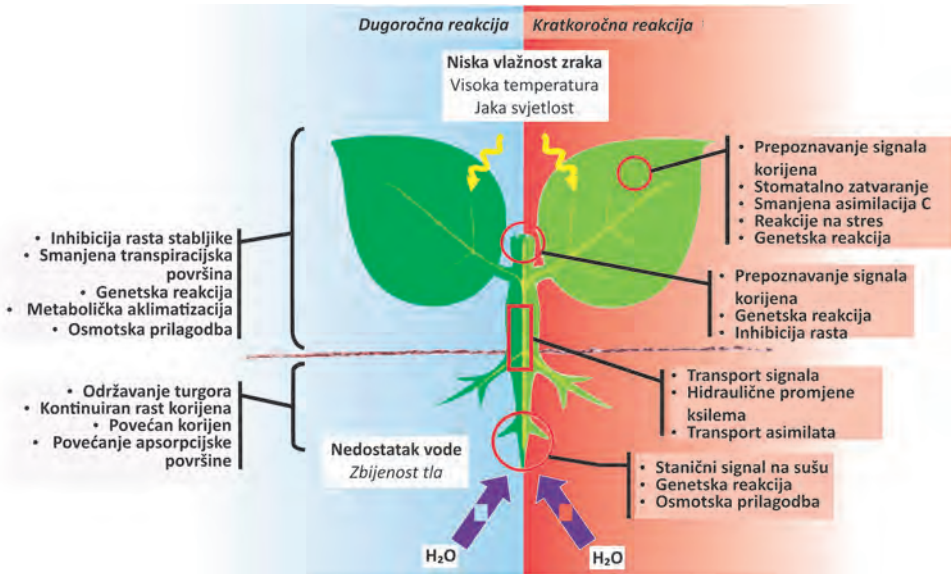


Slika 86. Organogeneza i fenofaze ozime pšenice

- veliki događaji koji se javljaju u svakoj fazi i relativna osjetljivost na temperaturu jarovizacije, svijetlo i temperaturu
- organogeneza pšenice: sjetva (SW), nicanje (Em), cvjetna inicijacija (FI), vidljivi redovi (DR), inicijacija klasa (TS), klasanje (HD), cvjetanja (At), nalijevanje zrna (BGF), fiziološka zrelost (PM) i žetva (HV) (Slafer i Rawson, 1994a)

5) **Završetak formiranja polena.** Izduživanje cvati.

6) **Metličanje i klasanje** (podudara se sa 6. fenofazom). Pojavljuje se boja listića krunice.



Slika 96. Opća shema mehanizma otpornosti biljaka na sušu

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):

$$\frac{T}{T_p} = 1 - CWSI \quad (45)$$

gdje je: **CWSI** = indeks vodnog stresa (*crop water stress indeks*) koji se kreće između 0 i 1; kad je veći od 0,15 biljke već trpe zbog nedostatka vode.

U nedostatku vode smanjuje se sintetska sposobnost biljaka, dolazi do povećane *hidrolize* proteina, 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

12. Biografije autora udžbenika

Vladimir Vukadinović je redoviti profesor u trajnom zvanju na Poljoprivrednom fakultetu u Osijeku. Cijeli radni vijek proveo je kao istraživač (od 1971.) i sveučilišni nastavnik od 1981. baveći se Ishranom bilja, naročito problemima ishrane dušikom i kalijem, kako usjeva tako i trajnih nasada te proučavajući zemljišne resurse s aspekta produktivnosti tala i faktora ograničenja proizvodnje. Vrlo rano, s pojavom informatičke tehnologije od 1976. god., svoja istraživanja i rezultate oplemenjuje kompjutorskim modelima, GIS-om i izradom računalnih programa kao pomoć u razumjevanju produktivnosti tala, izradi gnojidbenih preporuka za usjeve i trajne nasade te kao pomoć u donošenju odluka po pitanjima popravki i rajonizacije. Značajno je istaći kako je prof. dr. Vladimir Vukadinović diplomirao na Odsjeku za biologiju Prirodno-matematičkog fakulteta (u Sarajevu 1971.) što je njegovim istraživanjima u području agronomije dalo specifičan fiziološki „štih“ u kojima su biljka i njene potrebe za rast, razvitak i tvorbu prinosa iznad ili jednake po važnosti agroekološkom i agrotehničkom aspektu primarne organske produkcije. S 40 godina staža u istraživanjima i nastavi Ishrane bilja, Fiziologije bilja, Ekofiziologije, Primjene kompjutora u poljoprivredi i Zemljišnih resursa, Vladimir Vukadinović je objavio gotovo 200 znanstvenih i stručnih članaka, nekoliko udžbenika i skripti te izradio niz kompjutorskih programa i modela kao i programa za statističku obradu rezultata istraživanja.

Irena Jug je izv. prof. Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku, zaposlena na Katedri za ishranu bilja i fertilizaciju. Svoj znanstveni rad započela je 1998. godine kao znanstveni novak, a nakon magisterija 2005. godine nastavlja raditi u svojstvu asistenta na Fiziologiji bilja i Ekofiziologiji. Doktorski rad iz područja ishrane bilja i ekofiziologije obranila je 2008. godine. Istraživački i nastavni rad prof. dr. Irene Jug obuhvaća područje agroekologije, ishrane bilja i ekofiziologije. Do sada je objavila 12 A1 radova koji su zastupljeni u bazama podataka Science Citation Index i Current Contentsu i 19 A2 radova citiranih u jednoj od sekundarnih publikacija. Sudjelovala je na 33 međunarodnih i 9 nacionalnih skupova s ukupno 55 radova od čega je 39 rada indeksirano u A3 skupini radova. Koautor je jednog sveučilišnog priručnika.

Boris Đurđević je docent Poljoprivrednog fakulteta u Osijeku na predmetu Ishrana bilja, a sudjeluje u nastavi predmeta Ekosustavi u ekološkoj poljoprivredi, Zemljišni resursi i Modeliranje biljne proizvodnje. Bavi se problemima gnojidbe usjeva i trajnih nasada, primjenom GIS-a u evaluaciji i vizualizaciji zemljišne pogodnosti te izradom gnojidbenih preporuka za usjeve i u hortikulturi. Član je Hrvatskog tloznanstvenog društva i Hrvatskog društva za proučavanje obrade tla.