Utjecaj temperaturnog stresa na klorofilnu fluorescenciju kod krumpira

Kartelo, Anđela

Master's thesis / Diplomski rad

2021

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Agriculture / Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:204:983898

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository Faculty of Agriculture University of Zagreb

zir.nsk.hr

dabar
DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

Sveučilište u Zagrebu
Agronomski fakultet

University of Zagreb
Faculty of Agriculture

UTJECAJ TEMPERATURNOG STRESA NA KLOROFILNU FLUORESCENCIJU KOD KRUMPIRA

DIPLOMSKI RAD

Anđela Kartelo

Zagreb, rujan, 2021.

Sveučilište u Zagrebu
Agronomski fakultet

University of Zagreb
Faculty of Agriculture

Diplomski studij:

Agroekologija

UTJECAJ TEMPERATURNOG STRESA NA KLOROFILNU FLUORESCENCIJU KOD KRUMPIRA

DIPLOMSKI RAD

Anđela Kartelo

Mentor:

Doc. dr. sc. Boris Lazarević

Zagreb, rujan, 2021.

Sveučilište u Zagrebu
Agronomski fakultet

University of Zagreb
Faculty of Agriculture

IZJAVA STUDENTA

O AKADEMSKOJ ČESTITOSTI

Ja, **Anđela Kartelo**, JMBAG 01781116145, rođen/a 04.08.1997. u Šibeniku, izjavljujem da sam samostalno izradila/izradio diplomski rad pod naslovom:

UTJECAJ TEMPERATURNOG STRESA NA KLOROFILNU FLUORESCENCIJU KOD KRUMPIRA

Svojim potpisom jamčim:

- da sam jedina autorica/jedini autor ovoga diplomskog rada;
- da su svi korišteni izvori literature, kako objavljeni tako i neobjavljeni, adekvatno citirani ili parafrazirani, te popisani u literaturi na kraju rada;
- da ovaj diplomski rad ne sadrži dijelove radova predanih na Agronomskom fakultetu ili drugim ustanovama visokog obrazovanja radi završetka sveučilišnog ili stručnog studija;
- da je elektronička verzija ovoga diplomskog rada identična tiskanoj koju je odobrio mentor;
- da sam upoznata/upoznat s odredbama Etičkog kodeksa Sveučilišta u Zagrebu (Čl. 19).

U Zagrebu, dana _____

_____
Potpis studenta / studentice

Sveučilište u Zagrebu
Agronomski fakultet

University of Zagreb
Faculty of Agriculture

IZVJEŠĆE

O OCJENI I OBRANI DIPLOMSKOG RADA

Diplomski rad studentice **Anđela Kartelo**, JMBAG 01781116145, naslova

UTJECAJ TEMPERATURNOG STRESA NA KLOROFILNU FLUORESCENCIJU KOD KRUMPIRA

obranjen je i ocijenjen ocjenom _____ , dana _____ .

Povjerenstvo:		potpisi:
1.	Doc. dr. sc. Boris Lazarević mentor	_____
2.	Prof. dr. sc. Milan Poljak član	_____
3.	Doc. dr. sc. Hrvoje Kutnjak član	_____

Zahvala

Velika hvala mom mentoru doc.dr.sc. Borisu Lazareviću na strpljenju, pomoći pri završnom i diplomskom radu, na svakom savjetu te svakoj riječi ohrabrenja i poticaja. Također hvala cijelom osoblju Agronomskog fakultete na susretljivosti te na znanju koje su nam prenijeli.

Zahvaljujem svojoj obitelji, osobito roditeljima na podršci i razumijevanju koje su mi pružali cijelo moje školovanje, te na vjeri u mene i poticajima osobito za vrijeme studiranja.

Zahvaljujem svim prijateljima, koji su bili uz mene za vrijeme pisanje ovog rada, na riječima poticaja, na podršci i razumijevanju. Osobito hvala mojim prijateljicama i kolegicama Martini Karačić i Patriciji Kardun što su mi bile oslonac i potpora da zajedno stignemo do cilja ovog putovanje.

Iznad svega hvala Svevišnjem Gospodinu, čiji blagoslov me pratio cijeli život i školovanje te Svetom Ivanu Pavlu II. na zagovoru i poticaju da završim ovaj rad.

Sadržaj

1. Uvod 1

2. Pregled literature 3

2.1. Krumpir 3

2.1.1. Morfologija krumpira 3
2.1.2. Izdanci krumpira 4
2.1.3. Lišće krumpira 5

2.2. Utjecaj temperature na morfologiju krumpira 6

2.2.1. Stabljika i lišće 6
2.2.2. Stolon i gomolj 6

2.3. Temperaturni stres – utjecaj na fotosintezu 7

2.4. Klorofilna fluorescencija kao metoda detekcije stresa 8

3. Materijali i metode 11

3.1. Tretmani i uvjeti uzgoja 11

3.2. Mjerenje klorofilne fluorescencije 11

3.3. Analiza podataka 14

4. Rezultati 15

5. Rasprava 19

6. Zaključak 20

7. Popis literature 21

8. Životopis 25

Sažetak

Diplomskog rada studenta/ice **Anđela Kartelo**, naslova

UTJECAJ TEMPERTURNOG STRESA NA KLOROFILNU FLUORESCENCIJU KOD KRUMPIRA

Krumpir je jedna od najvažnijih prehrambenih kultura za većinu svjetske populacije, a ujedno je vrlo osjetljiv na abiotske stresove. Kao posljedica klimatskih promjena očekuje se znatno povećanje temperature u narednim desetljećima čime se povećava rizik od stresa visokih temperatura, jednog od najznačajnijih abiotskih stresova. Cilj ovog rada je utvrditi utjecaj visokih temperatura na parametre klorofilne fluorescencije kod krumpira. Klorofilna fluorescencija je jedna od najkorištenijih neinvazivnih metoda procijene stresa kod biljaka. U pokusu je korištena sorta krumpira Bella Rosa. Nakon klijanja gomolja odvojeno je po sedam biljaka za svaki od četiri temperaturna tretmana; 20/15 °C, 25/20 °C, 30/25°C i 35/30 °C. Nakon deset dana uzgoja biljaka pri svakom tretmanu određivana je klorofilna fluorescencija. Mjerenja su obavljana slikanjem biljaka pomoću CropReporter^{TM} (PhenoVation B.V., Wageningen, The Netherlands) uređaja. Podaci su analizirani jednosmjernom analizom varijance (ONE WAY ANOVA) u statističkom programu SAS. Stres visokih temperatura negativno je utjecao na većinu mjerenih parametara klorofilne fluorescencije osim na maksimalnu efikasnost PSII (F_v/F_m), najjače je utjecao na vrijednosti efektivne efikasnosti PSII ($F_{q'}/F_{m'}$) te vrijednosti nefotokemijskog čišćenja (NPQ). Pri čemu je vrijednost $F_{q'}/F_{m'}$ padala s porastom temperature a vrijednost NPQ rasla s porastom temperature. Ovi rezultati upućuju na zaključak da je smanjena efikasnost korištenja svjetlosne energije rezultat zatvaranja reakcijskih centara fotosustava pri visokim temperaturama te stoga povećanja nefotokemijsokg čišćenja.

Ključne riječi: krumpir, visoka temperatura, klorofilna fluorescencija

Summary

Of the master's thesis – student **Anđela Kartelo,** entitled

EFECTS OF HIGH TEMPERTURES ON CHLOROPHYLL FLUORESCENCE PARAMETERS ON POTATO

Potato is one of the most important food crops for most of the world's population and is highly vulnerable to abiotic stresses. As a result of climate change, a significant increase in temperature is expected in the coming decades, increasing the risk of high temperature stress, one of the most significant abiotic stresses. The aim of this study was to determine the influence of high temperatures on the parameters of chlorophyll fluorescence in potatoes. Chlorophyll fluorescence is one of the most widely used non-invasive methods for the assessment of the plant stress. For the purpose of the experiment, tubers of the Bella Rosa variety were planted. After germination, seven plants were selected for further grow in one of the four temperature treatments: 20/15°C, 25/20°C, 30/25°C and 35/30°C. After ten days, chlorophyll fluorescence parameters were determined. Measurements were performed by imaging the plants using a CropReporter^{TM} (PhenoVation B.V., Wageningen, The Netherlands) device. Data were analyzed by one-way analysis of variance (ONE WAY ANOVA) in the SAS statistical program. High temperature stress negatively affected most of the measured parameters of chlorophyll fluorescence except for the maximum efficiency of PSII (F_v/F_m). Most affected were the values of the effective efficiency of PSII ($F_{q'}/F_{m'}$) and the values of nonphotochemical quenching (NPQ). Where the value of $F_{q'}/F_{m'}$ decreased with increasing temperature and the value of NPQ increased with increasing temperature. These results suggest that under the high temperatures potato has lower light use efficiency due to closure of PSII reaction centers and excess light energy is dissipated through the nonphotochemical quenching.

Keywords: potato, high temperatures, chlorophyll fluorescence

1. Uvod

Krumpir je četvrta najvažnija prehrambena kultura na svijetu nakon pšenice, kukuruza i riže s 311 milijuna tona proizvedenih na 19 milijuna hektara uz prosječni prinos svježe mase 16,4 t ha^{-1}(FAO, 2003). Brojke variraju po zemljama od 2 do 44 t ha^{-1}. Osim što je glavna namirnica, krumpir se uzgaja i kao povrće za stolnu upotrebu, prerađuje se u pomfrit i čips te koristi za sušene proizvode i proizvodnju škroba. Prerada je najbrže rastući sektor svjetske ekonomije krumpira, a danas prerađivači grade tvornice u zemljama u kojima se krumpir prvenstveno uzgaja kao osnovna hrana. U nekim se zemljama krumpirom još uvijek hrane životinje no ta upotreba krumpira se smanjuje. U mnogim zemljama Azije, Afrike te Srednje i južne Amerike postoji potreba za povećanom i stabilnom proizvodnjom krumpira kako bi se zadovoljili sve veći zahtjevi za hranom rastuće ljudske populacije, tijekom razdoblja promjene okoliša (uključujući klimatske promjene). Poželjan je krumpir s poboljšanim hranjivim i zdravstvenim svojstvima, no potrebniji su povećani i stabilni prinosi kako bi se iskorijenili glad i siromaštvo. U zemljama u kojima je postignuta prehrambena sigurnost, industrija krumpira pokušava povećati upotrebu krumpira na ekonomski i ekološki održiv način. Naglasak je na većem prinosu utrživog proizvoda uz smanjene troškove proizvodnje, smanjenoj upotrebi pesticid i fungicida, boljoj upotrebi vode i gnojiva te zadovoljavanju zahtjeva potrošača za zdravom praktičnom hranom i novim proizvodima. Ti će se ciljevi postići novim sortama, boljim upravljanjem usjevima i boljim korištenjem resursa, boljim skladištenjem nakon berbe, boljom kontrolom štetnika i bolesti te boljim razumijevanjem socijalnih, ekonomskih i tržišnih čimbenika koji utječu na globalnu proizvodnju i distribuciju (Vreugdenhil, 2007)

Visoka temperatura (HT) označava temperature dovoljno visoke da oštete metaboličke procese i utječu na rast i razvoj biljaka (Balla i sur. 2009). Među abiotskim stresovima HT stres je jedan od najštetnijih stresova koji prijeti većoj produktivnosti i rastu biljaka u cijelom svijetu. (Nahar i sur. 2015). Prema predviđenom scenariju globalnih klimatskih promjena, očekuje se da će se prosječne temperature povećati za od 1,8 do 4,0°C ili više do 2100. godine u usporedbi s prosjekom 1980–2000 (IPCC 2007). Povišenje prosječne temperature za svaki stupanj Celzija može smanjiti prinos usjeva do 17%, a biljke na nižim nadmorskim visinama pobjeći će prema višim nadmorskim visinama (Lobell i Asner 2003; Ozturk i sur. 2015). Denaturacija proteina, inaktivacija enzima i poremećaj membranske strukture neki su od primarnih učinaka oštećenja

HT-a koji su odgovorni i za oštećenje staničnih organela. Te anomalije koče rast i razvoj biljaka (Howarth 2005; Hemantaranjan i sur. 2014). Blagi stres visokih temperatura smanjuje rast i dijeljenje stanica; s druge strane, pojačani stres visokih temperatura rezultira programiranom smrću stanica. Ožegotine ne lišću i granama, opekline od sunca na biljnim organima te starenje i odbacivanje lišća vizualni su simptomi oštećenja biljke stresom visokih temperatura. Odgođena klijavost sjemena, gubitak energije klijanja, abnormalan razvoj sadnica, smanjeni i promijenjeni vegetativni obrazac rasta, muška sterilnost, neplodni ženski gametofit, odbacivanje oplođenih zametaka, apscizija ploda i deformirani plodovi česti su učinci stresa visokih temperatura. Fiziološki procesi kao što su transport vode i hranjivih tvari, fotosinteza, disanje, transpiracija i razdvajanje suhe tvari - niti jedan nije lišen štetnih učinaka uzrokovanih HT-om. (Hasanuzzaman i Fujita 2013; Brestić i sur. 2014; Nahar i sur. 2015). Stoga HT ozbiljno smanjuje prinos uzgajanih i divljih biljnih vrsta (Ozturk i sur. 2009).

Klorofilna fluorescencija jedna je od najpoznatijih i najkorištenijih neinvazivnih metoda koja se koristi u fiziologiji bilja (Maxwell i Johnson, 2000). Podatci o količini fluorescencije su potrebni u gotovo svim istraživanjima fotosintetskog aparata. Stoga možemo zaključiti kako ova metoda ima glavnu ulogu u razumijevanju temeljnih mehanizama fotosustava i fotosinteze kao i odgovore biljaka na promjene u okolišu, genetske varijacije i ekološke raznolikosti. Iz navedenog izvedena je hipoteza istraživanja da će temperaturni stres izazvati oštećenja fotosintetskog aparata kod krumpira što će utjecati na parametre klorofilne fluorescencije.

Cilj ovog rada je utvrditi utjecaj povišenih temperatura na parametre klorofilne fluorescencije kod krumpira.

2. Pregled literature

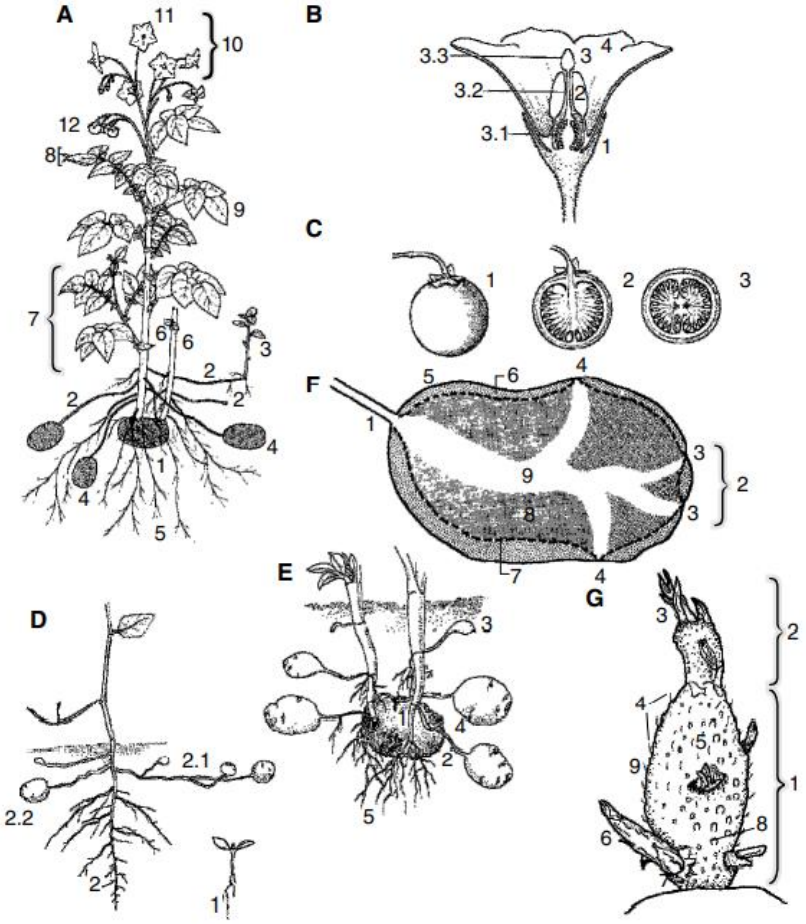
2.1. Krumpir

Krumpir (*Solanum tuberosum* L.) potječe s područja Anda u Južnoj Americi (Hawkes 1992.) gdje se uzgajao uglavnom na nadmorskoj visini između 2.000 i 4.000 m u regiji koju karakteriziraju kratak dan, visok intenzitet svjetlosti, niske temperature i relativno visoka vlaga. Odatle je krumpir uveden u Europu, gdje je dug fotoperiod inhibirao stvaranje gomolja. Najznačajnija promjena koja je naknadno omogućila veće prinose gomolja u Europi bila je selekcija sorata neosjetljivih na fotoperiod. Dugi dani i umjerene temperature umjerenih područja Europe omogućili su dulje periode fotosinteze, učinkovito premještanje asimilata iz nadzemnog dijela u gomolje i niske stope transpiracije tijekom hladnih noći. Do 1800. godine krumpir se široko uzgajao u Europi i postao je važna namirnica zbog svog visokog prinosa i visoko hranjivih svojstava (Salaman 1949). Iz Europe se krumpir proširio na veći dio ostatka svijeta tijekom 18. i 19. stoljeća, a tijekom posljednjih nekoliko desetljeća brzo je migrirao u tropske i subtropske krajeve (Simmonds 1971; International Potato Center 1984).

Krumpir je danas svjetska kultura koja se uzgaja u mnogim klimatskim uvjetima. Najviši prosječni prinosi dobivaju se u regijama s umjerenom klimom, poput sjevera Sjedinjenih Država i sjeverozapadne Europe, gdje se krumpir uzgaja pod dugim danima, umjerenim temperaturama i suvremenim metodama uzgoja (Harris 1978; Burton 1981; van Loon 1981).

2.1.1. Morfologija krumpira

Kao što navodi Struik (2007), morfologija nadzemnih kao i podzemnih organa krumpira snažno ovisi o veličini i starosti sjemenskog gomolja. Međutim, u isto vrijeme na izgled svake jedinke utječe i broj formiranih listova, razgranavanje stolona, cvjetanje, rast i razvoj gomolja, početak starenja biljke te duljina životnog ciklusa. Za opis morfologije krumpira kao primjer uzimamo biljku uzgojenu iz sjemenskog gomolja prosječne veličine ili komadića sjemena (40-80 g svježe mase), u vrijeme kada se uzimaju gomolji iz usjeva. Slika 2.1. prikazuje morfologiju krumpira, na slici je slovom A označena potpuno razvijena biljka, slovo B označava cvijet krumpira, slovo C plod, slovo D mladu sadnicu, slovo E označuje podzemne dijelove biljke, slovo F gomolj te slovo G sjemenski gomolj.



Slika 2.1. Morfologija krumpira
Izvor: Potato Biology and biotechnology advances and perspectives, Vreugdenhill i sur. 2007.

2.1.2. Izdanci krumpira

Iz sjemenskog krumpira obično izlazi nekoliko stabljika, jer nekoliko pupova daje održiv izdanak. Kako postoji više pupova po oku, broj stabljika po oku može biti i više od jedne. Biljka krumpira, kakva se inače manifestira u poljoprivredi, je zapravo skup stabljika podrijetlom iz jednog sjemenskog gomolja ili dijela sjemena. Tijekom prvog dijela svog vegetacijskog razdoblja ove stabljike dijele resurse iz iste jedinice sjemenskog gomolja, ali nedugo nakon sadnje, te pojedinačne stabljike postaju neovisne, no u kompeticijskom odnosu jer se bore za svjetlost, vodu i hranjive sastojke. Podzemni dijelovi stabljike obično su okrugli i masivni, dok u gornjem dijelu internodiji mogu biti šuplji. Nadzemni dijelovi stabljike su kutni, obično u obliku trokuta kada su izrezani u poprečnom smjeru i često krilati. Ovisno o sorti, boja stabljike može biti zelena, crvena ili ljubičasta Postoje dva tipa sorti krumpira: determinirani tip i

nedeterminirani tip. Tipovi s determiniranim rastom obično ostaju kratke, također imaju kraći životni ciklus, dok nedeterminirani tipovi imaju tendenciju postati visoke te imaju duži životni ciklus. Nedeterminirani tipovi imaju puno veći potencijal prinosa no potrebna im je i puno duža vegetacijska sezona kako bi ostvarile svoj potencijal (Struik, 2007).

2.1.3. Lišće krumpira

Biljka krumpira ima jedan glavni list po nodiju. Rani listovi su mali, dok su kasniji listovi naizmjenični i perasti složeni od tri ili četiri para velikih, jajolikih, eliptičnih listića s manjim listom između. Firman i sur. (1991) dokazali su da se tijekom skladištenja stvara 20-40 lisnih zametaka prije stvaranja zametaka cvijeta. Kada su sjemenski gomolji pravilno proklijali, broj listova koji će se stvoriti dok se ne pojavi prvi cvat, tijekom godina je postao prilično stalan unutar sorte. Također postoje male varijacije u vremenu potrebnom za početak reproduktivnog razvoja prve primarne stabljike. Indukcija cvjetanja može se čak završiti prije sadnje, a tada se broj nadzemnih čvorova koji prethode primarnom cvatu u potpunosti određuje postupcima koji određuju produljenje klica. Za bočne grane ovo je posve drugačije. Položaj bočne grane znatno utječe na broj listova nastalih prije prvog cvata. Što je grana niže postavljena, to joj je veći broj listova. Maksimalni broj listova u donjim granama može biti i veći od onog u glavnoj stabljici. Također i dugi dani i više temperature povećavaju broj listova na sekundarnim stabljikama (Struik, 2007).

2.2. Utjecaj temperature na morfologiju krumpira

Na početku rasprave o utjecaju temperature na rast i razvoj krumpira bitno je naglasiti da s temperatura ima različiti utjecaj ovisno o dijelu biljke koji je izložen određenim temperaturama, zatim o trajanju perioda izlaganja te i o rasponu u kojem se istražuju temperaturni učinci.

2.2.1. Stabljika i lišće

Jedan od najznačajnijih učinaka temperature na sustav izdanaka je utjecaj na stvaranje bazalnih bočnih i vršnih grana. Učinci temperature na stabljike po simpoziju relativno su mali, ali su učinci na broj stabljika po izdanku veliki.

Visoke temperature produžuju razdoblje formiranja lišća svojim pozitivnim učincima na simpodijalni rast (Marinus i Bodlaender, 1975). Konačni ukupni broj listova po biljci može se uvelike povećati povišenjem temperature, zbog kombiniranih učinaka povećanja broja bazalnih i vršnih bočnih grana i povećanja broja listova (Struik i sur., 1989) na tim granama. Obratite pažnju na interakciju između fotoperioda i temperature za ukupni broj listova: pri višoj temperaturi dolazi do negativnog učinka ili samo vrlo malog pozitivnog učinka dugog dana na broj listova, dok je pri niskim temperaturama utjecaj dugog dana velik. Ova je interakcija opet uglavnom uzrokovana brojem lateralnih grana (Struik i sur., 1989).

2.2.2. Stolon i gomolj

Više temperature ne samo da potiču razvoj stolona već i pridonose grananju stolona, povećavajući tako broj potencijalnih mjesta gomolja i po glavnom stolonu i po biljci (Struik i sur,1989). Međutim, vrlo visoke temperature mogu djelomično ili čak gotovo u potpunosti ometati stvaranje stolona. Doista, neka izvješća ukazuju da visoke temperature tla imaju tendenciju smanjenja broja stolona ili prinosa stolona (Randeni, 1980; Lemaga, 1986).

Temperatura mijenja odgovor krumpira na fotoperiod (Struik i Ewing, 1995). Više temperature odgađaju, otežavaju ili čak inhibiraju stvaranje gomolja u usporedbi s nižim temperaturama (Ewing i Struik, 1992 .; Jackson, 1999). Visoke temperature tla ne sprječavaju stvaranje stolona (što se često vidi kao prvi korak ka gomoljivanju), ali sprečavaju stolone da stvaraju gomolje (Ewing i Struik, 1992.).

2.3. Temperaturni stres – utjecaj na fotosintezu

Temperatura utječe na brzinu fotosinteze i disanja. Winkler (1971) izjavljuje da je optimalna temperatura za fotosintezu kod krumpira od 16 do 20°C. Pokazao je da se stopa disanja kod listova krumpira približno udvostručuje za svako povećanje temperature od 10°C. Burton (1981) navodi da je optimalna temperatura za fotosintezu kod europskih sorata oko 20°C. Spuštanje temperature na 10°C uzrokovalo je smanjenje od 25%; međutim, za svakih 5°C porasta temperature lišća iznad 20°C primijećeno je smanjenje brzine fotosinteze od približno 25%. Stoga je pretpostavio da tamo gdje su temperature veće od 30°C neto asimilacija krumpira pada na nulu i može doći do smanjenja prinosa. Wivutvongvana (1979) je uspoređivao *Solanum chacoense* i *Solanum acaule* koji su rasli u razdoblju dugog dana. Otkrio je da su jedinke osjetljive na visoku temperaturu imale veću stopu disanja od jedinki otpornih na visoku temperaturu, ali se nisu razlikovali u brzini asimilacije CO_2 tijekom fotosinteze. To sugerira da tolerancija na visoke temperature može biti značajnije povezana s razlikama u disanju nego s fotosintezom. Dwelle i sur. (1981) utvrdili su da je Russet Burbank imao maksimalne stope fotosinteze na 24 do 30°C uz znatan pad brzine asimilacije na 35°C. U tim je pokusima stomatalna vodljivost dosegla maksimum na 24°C i ostala na istoj razini čak i na 35°C. Stoga su zaključili da smanjenu asimilaciju ugljika nije moguće pripisati promjenama provodljivosti puči, već utjecaju visoke temperature na fotosintetski sustav. Dwelle (1985) je pokazao razlike u brzini asimilacije i moguće različite optimalne temperature za fotosintezu među biljkama krumpira. Ovi podaci, sugeriraju da bi jedinke kojima su više temperature optimalne za fotosintezu ili koje održavaju svoju fotosintetsku aktivnost na višim temperaturama, kao i jedinke koji održavaju nisku stopu tamnog disanja na visokoj temperaturi, mogle biti pogodnije za toplu klimu. Prange i sur. (1990), izvijestili su da temperature od 30/25°C (dan / noć) smanjuju neto fotosintezu, posebno zbog smanjenja aktivnosti fotosustava II. Havaux (1993) je utvrdio da je granična temperatura iznad koje dolazi do brzog i nepovratnog gubitka fotosustava II u krumpiru oko 38°C. Međutim, za biljke koje su se aklimatizirale na 30 do 35°C, aktivnost fotosustava II bila je održavan bez osjetnih gubitaka čak i na 40°C.

2.4. Klorofilna fluorescencija kao metoda detekcije stresa

Ekstremne temperature uzrokuju toplinski stres u izloženim biljnim tkivima. Izloženost biljaka toplinskom stresu obično uzrokuje inaktivaciju fotosinteze bez obzira na to primjenjuje li se stres na cijele biljke, netaknuta tkiva ili izolirane organe (Berry i Bjorkman 1980). Visoke temperature primarno utječu na fotosustav II (PS II), fiksaciju ugljika pomoću RuBisCO-a i sustav za stvaranje ATP-a (Salvucci i Crafts Brandner, 2004). Procjena učinaka toplinskog stresa na fosintetski aparat, posebno na status PS II i linearnu brzinu prijenosa elektrona, često je provedena mjerenjem klorofilne fluorescencije (Krause i Weis 1991). Učinci visoke temperature na fotokemiju PS II i toleranciju topline na razini PS II često su procjenjivani parametrima minimalna fluorescencija (F_0), maksimalna fluorescencija (F_m) i maksimalna efiksanost PSII (F_v/F_m). Vrijednosti minimalne i maksimalne fluorescencije jako ovise o uzorku, uglavnom o sadržaju klorofila. Što uzrokuje veliku varijabilnost čak i u uzorcima koji nisu bili izloženi stresu te može postati izvor pogreške. Korištenje omjera F_v/F_m umanjilo je ovaj problem; međutim, korištenje ovog parametra temelji se na pretpostavci da se F_0 mjeri u otvorenim reakcijskim centrima (QA potpuno oksidiran), a F_m u zatvorenim reakcijskim centrima (QA potpuno reduciran). U zagrijanim uzorcima, F_0 može malo narasti, jer visoka temperatura pojačava proces fotorespiracije što dovodi do djelomičnog smanjenja QA u mraku (Sazanov i sur. 1998). U uzorcima izloženima toplinskom stresu s jako oštećenim OEC-om, transport elektrona koji dovodi do smanjenja QA-a je nizak, pa stoga treba više vremena da se postigne vrijeme maksimalne fluorescencije.

U nekim slučajevima vrijeme zasićenja može biti nedovoljno da bi doseglo vrijednost F_m, pa se stoga izmjereni F_m ne odnosi na potpuno smanjeno stanje QA (podcjenjivanje F_m) (Toth i sur. 2007; Chen i Cheng 2009). I precjenjivanje F_0 i podcjenjivanje F_m dovode do podcjenjivanja F_v/F_m, pokazujući da je učinak temperature ozbiljniji. Neke su studije pokazale da parametri izvedeni iz JIP testa pokazuju veću osjetljivost na toplinu od uobičajenih parametara fluorescencije kao što su F_v/F_m. To je uzrokovano činjenicom da F_v/F_m predstavlja prosječnu vrijednost učinkovitosti za sve jedinice PS II u izmjerenom pobuđenom presjeku, ali i jedinice s inaktiviranim reakcijskim centrima. Opći učinci toplinskog stresa na kinetiku fluorescencije su smanjenje maksimalne fluorescencije F_m, porast minimalne fluorescencije F_0 i pojava novog vrha pri približno 300 ms (poznat kao K-korak). Nakon toga često slijedi pad u J – I fazi i konačni porast fluorescencije I – P . K-korak važan je biljeg smanjenja kapaciteta kompleksa koji razvija kisik zbog oštećenja prijenosa elektrona između OEC-a i RC PS II (Srivastava i sur,

1997). Kako se taj učinak prikriva pri umjerenim razinama topline, u analizi se koriste matematički dvostruko normalizirane vrijednosti OJ faze, odnosno vremenska crta vrijednosti relativne varijabilne fluorescencije W ¼ Vt / VJ od 0,05 do 2 ms. Ako se usredotočimo na razinu ovog parametra na 300 ms, gdje se može dogoditi K-korak (WK ¼ VK / VJ vrijednost), obično se bilježe vrlo stabilne vrijednosti od oko 0,50 u netretiranim uzorcima. U uzorcima iz temperaturnog stresa vrijednosti su se postupno povećavale, da bi na kraju porasle na nekoliko puta veće vrijednosti u usporedbi s kontrolama koje nisu bile izložene stresu. Ovaj učinak uzrokuje samo visoka temperatura, npr. čak i subletalna razina stresa zbog suše ne inducira K-korak.

Termostabilnost PS II, kao dijela ukupne tolerancije lista na visoke temperature, često je određivana ovisnošću bazalne fluorescencije i temperature (Schreiber i Berry, 1977). Metoda se temelji na kontinuiranom porastu temperature uzorka i trajnom bilježenju vrijednosti F_0. Kritična temperatura TC je temperatura na kojoj F_0 započinje nagli porast. Mjerenja kritične temperature provedena su u različitih vrsta s rasponom kritične temperature od 42°C do više od 50°C (Froux i sur. 2004). Slično tome, može se koristiti metoda analogna kontinuiranim mjerenjima F_0, a to je izlaganje uzoraka lišća na nekoliko temperaturnih razina sa svježim uzorkom koji se koristi na svakoj razini; takva mjerenja daju složenije informacije o toplinskim učincima na fotokemiju PS II, te također omogućuju procjenu kritične temperature za parametar F_0. Na temperaturi od 42°C i više, zamijećen je početak eksponencijalnog povećanja F_0 (Yamane i sur. 1997), ovo je opažanje u skladu s objavljenim kritičnim temperaturama za jednogodišnje vrste uzgajane na umjerenim temperaturama do 25 °C (Froux i sur. 2004; Havaux i sur. 1990).

Kritična temperatura doista predstavlja temperaturu pri kojoj se događa ozbiljna dezorganizacija strukture i gubitak glavnih funkcija. Stoga je to temperatura uglavnom izvan raspona fiziološki bitnih temperature, jer se u većini slučajeva lišće na polju tijekom svog života ne zagrije do 50°C ili više. S druge strane, utvrđena je pojava K-koraka čak i na temperaturi 4-5°C nižoj od temperature na kojoj dolazi do naglog porasta F_0, a vrijednosti WK u netretiranim biljkama bile su gotovo stabilne. Štoviše, primijećen je veći kapacitet za povećanje termostabilnosti na razini K-koraka nego na razini F_0 (Brestic i sur. 2012).

Fiziološko značenje povećanja K-koraka je jasno i predstavlja vjerojatno prvi nepovratni toplinski učinak (a time i ključni učinak) koji deaktivira reakcijske centre PS II. Iz svih ovih razloga, primjena brzih mjerenja klorofilne fluorescencije usmjerenih na određivanje K-koraka

može se smatrati učinkovitim pristupom ispitivanju toplinske stabilnosti PS II i plastičnosti u biljkama, što pokazuju i druge studije (Oukarroum i sur. 2009). Štoviše, ima potencijal praktične upotrebe u ispitivanju, jer je ova metoda vrlo pouzdana i brza. Zabilježeni brzi prijelazi klorofilne fluorescencije u uzorcima u mraku predstavlja učinkovito sredstvo za procjenu mnogih vanjskih ili unutarnjih štetnih učinaka na fotokemiju PS II (Strasser i sur., 2004.). Brojni radovi bave se primjenom metode klorofilne fluorescencije u istraživanju stresa visokih temperatura na fotosintetskom aparatu u različitih biljnih vrsta. Posljednje godine donijele su obećavajuće podatke o praktičnoj primjeni ove tehnike u probiranju i uzgoju novih genotipova koje karakterizira veća tolerancija na vrućinu i sušu. Veliki izazovi na ovom području dolaze s novim tehničkim primjenama snimanja fluorescencije i modifikacijama ove tehnike, kao i simultanim mjerenjima klorofilne fluorescencije s drugim fiziološkim parametrima, koji mogu provjeriti fluorescentna mjerenja te donijeti složenije i korisnije informacije o mehanizmima koji doprinose toleranciji biljaka na stres.

3. Materijali i metode

3.1. Tretmani i uvjeti uzgoja

Pokus je postavljen u komorama rasta na Agronomskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu. Gomolji sorte Bella Rosa, prosječne mase 50 g posađeni su u PP cijevi, visine 50 cm promjera 50 mm, ispunjenih s 3.5 kg TraySubstrate (Klasmann Deilmann). Klijanje gomolja i početni rast biljaka odvijao se pri temperaturi 20/15°C dan/noć, 65 % relativne vlage zraka i 250 μmol m^{-2} s^{-1} te 16/8 h fotoperiodu. U fazi dva potpuno razvijena lista odabrane su ujednačeno razvijene biljke te je po sedam biljaka uzgajano pri četiri različita temperaturna režima: 20/15 °C, 25/20 °C, 30/25°C i 35/30 °C. Ostali uvjeti uzgoja bili su jednaki kao i u fazi klijanja biljaka. Pokus je postavljen po shemi potpuno slučajnog rasporeda pri čemu su pojedinačne biljke (7) smatrane pseudorepeticijama. Biljke su navodnjavane destiliranom vodom, a vlaga supstrata održavana je na 35 %. Vlaga supstrata je kontinuirano praćena pomoću HH2 senzora za mjerenje vlage (Delta-T Devices LTD, Cambridge, UK).

3.2. Mjerenje klorofilne fluorescencije

Klorofilna fluorescencija određivana je nakon deset dana uzgoja biljaka u različitim temperaturnim tretmanima. Mjerenja su obavljana slikanjem biljaka pomoću CropReporter™ (PhenoVation B.V., Wageningen, The Netherlands) uređaja. Biljke su slikane pri optimiziranom protokolu spore indukcije fluorescencije (Brestic and Zivcak, 2013). Protokol uključuje adaptaciju biljaka na tamu (8h mraka) slikanje biljaka adaptiranih na tamu, osvjetljavanje biljaka (5 minuta) te adaptacija na svjetlost i slikanje svjetlosno adaptiranih biljaka. Pri slikanju na tamu adaptiranih biljaka korišten je saturacijski puls svjetla od 4500 μmol m^{-2} s^{-1} u trajanju od 800 ms. Minimalna fluorescencija (F_0) određena je nakon 20 μs a maksimalna fluorescenciji (F_m) je mjerena nakon saturacije (800 ms).

Nakon ovog mjerenja biljke su adaptirane na svjetlost (PPFD) (250 μmol m^{-2} s^{-1}) tijekom 5 minuta. Konstantna fluorescencija ($F_{s'}$) izmjerena je neposredno prije saturacijskog pulsa a maksimalna fluorescenciji na svjetlost prilagođenih biljaka ($F_{m'}$) mjerena je nakon primjene saturacijskog pulsa (4500 μmol m^{-2} s^{-1}).

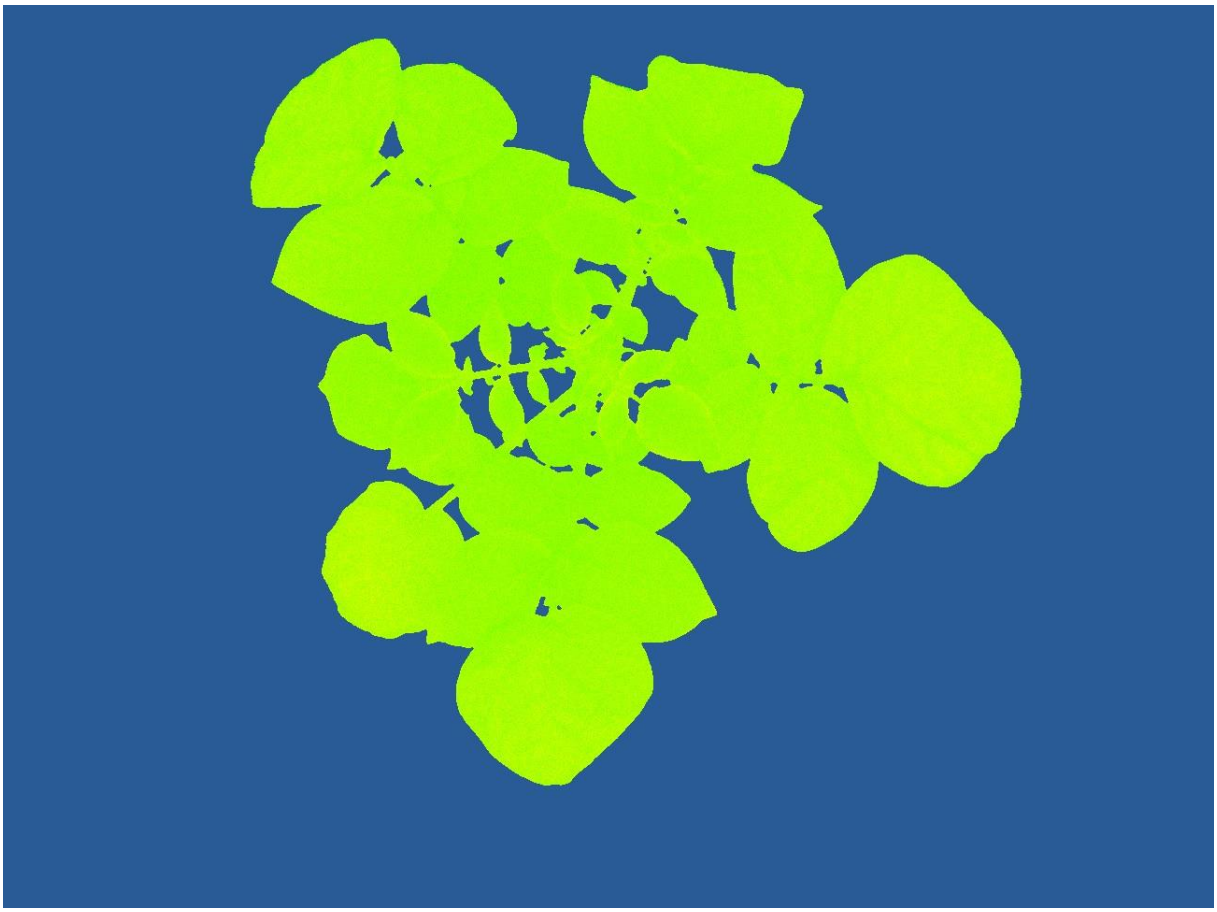
Izmjerene F_0, F_m, $F_{m'}$, korištene su za izračun parametara klorofilne fluorescencije:

Maksimalna efiksanost PSII (F_v/F_m): $F_v/F_m = (F_m-F_0)/F_m$ (Genty i sur., 1989) (Slika 1)

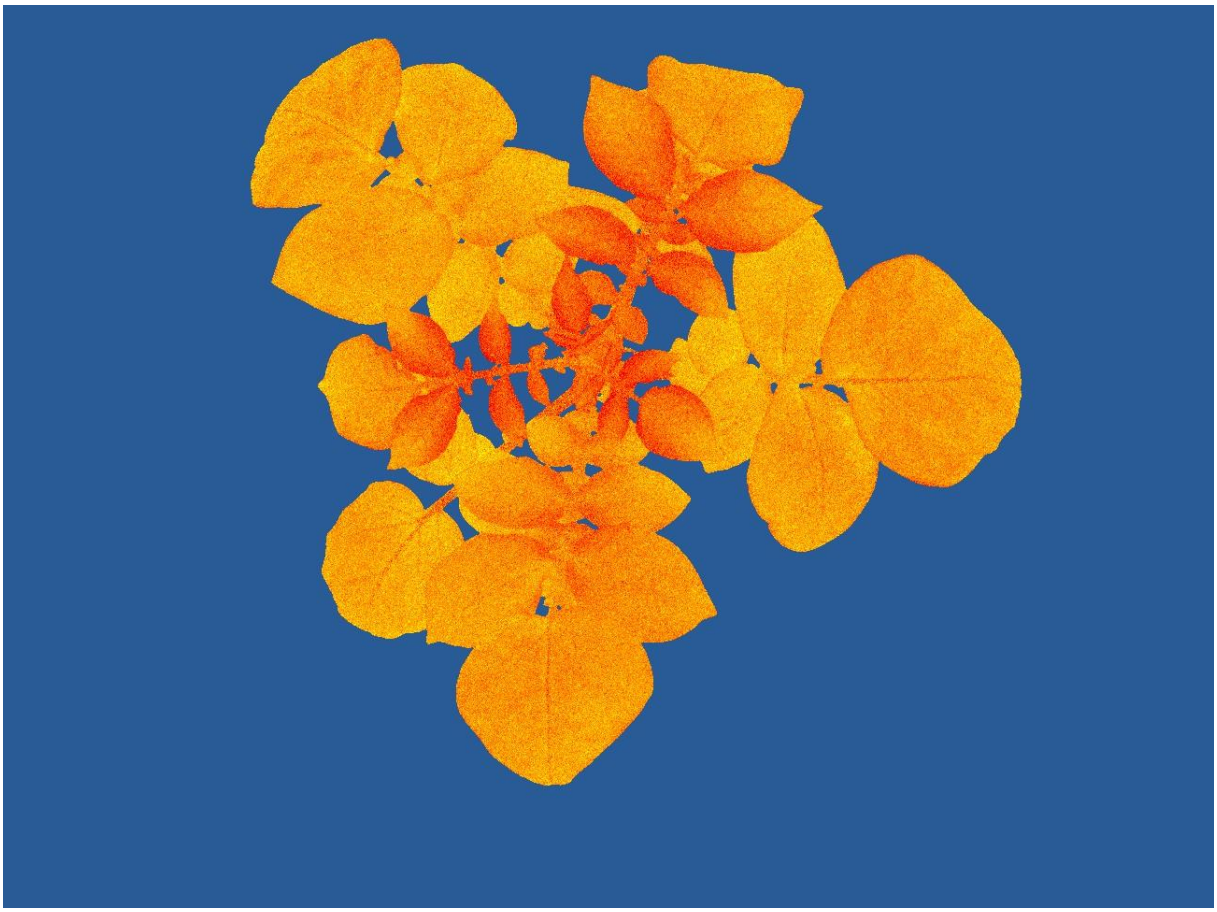
Efektivna efikasnost PSII ($F_{q'}/F_{m'}$): $F_{q'}/F_{m'} = (F_{m'} - F_{s'})/F_{m'}$ (Genty i sur., 1989) (Slika 2)

Relativna brzina transporta elektrona (ETR) = $F_{q'}/F_{m'} \times PPFD \times (0.5)$ (Genty i sur.,1989)

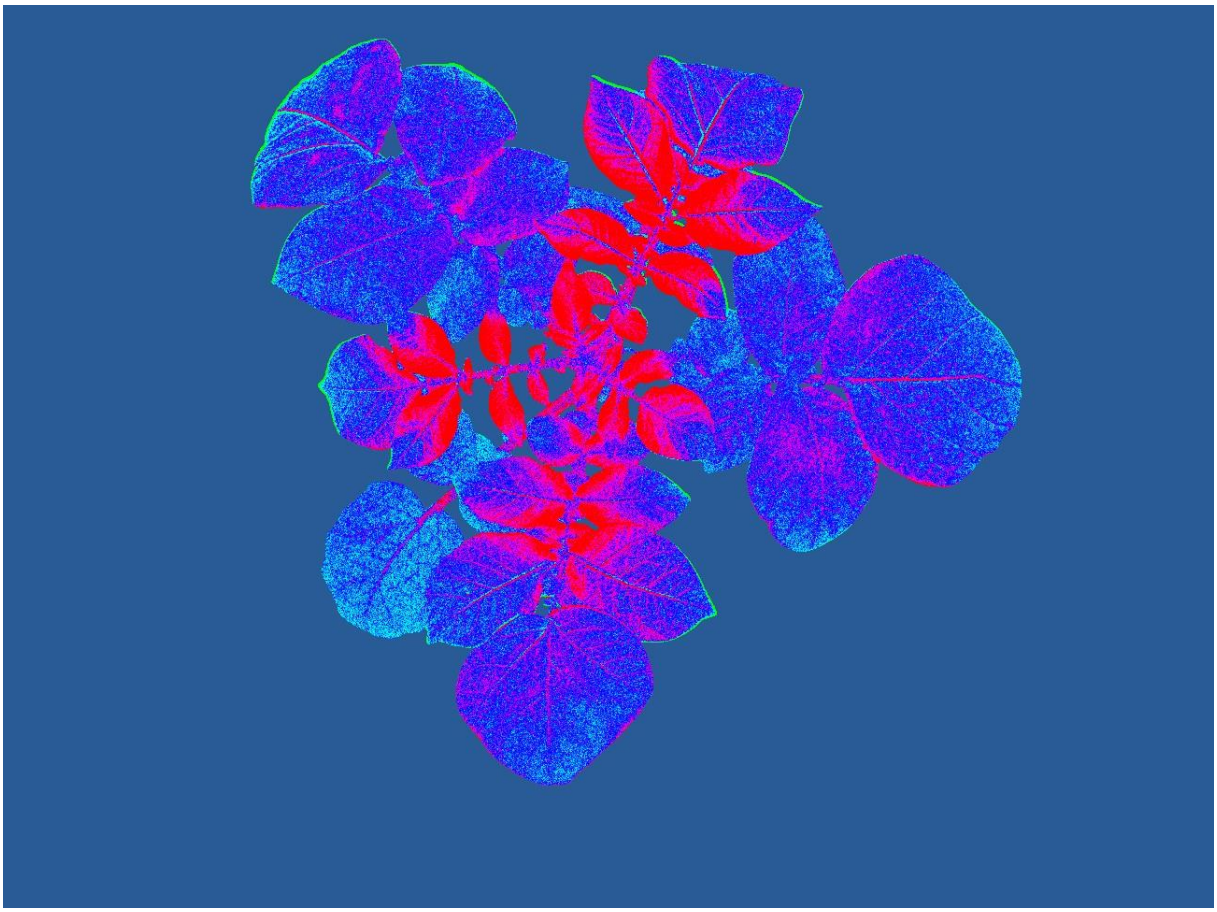
Nefotokemijsko čišćenje (NPQ) = $(F_m - F_{m'})/F_{m'}$ (Bilger i Björkman, 1990) (Slika 3).



Slika 3.1. Primjer slike maksimalne efiksanosti PSII (F_v/F_m) krumpira, snimljenom i analiziranom pomoću CropReporterTM (PhenoVation B.V., Wageningen, The Netherlands) uređaja.



Slika 3.2. Primjer slike efektivne efikasnost PSII ($F_{q'}/ F_{m'}$) krumpira snimljenom i analiziranom pomoću CropReporterTM (PhenoVation B.V., Wageningen, The Netherlands) uređaja.



Slika 3.3. Primjer slike nefotokemijskog čišćenja (NPQ) krumpira snimljenom i analiziranom pomoću CropReporterTM (PhenoVation B.V., Wageningen, The Netherlands) uređaja.

3.3. Analiza podataka

Podaci su analizirani jednosmjernom analizom varijance (ONE WAY ANOVA) u statističkom programu SAS (9.4). Srednje vrijednosti tretmana uspoređivane su Tukey's HSD testom. Podaci su prikazani kao srednje vrijednosti ± standardna devijacija srednje vrijednosti (SD).

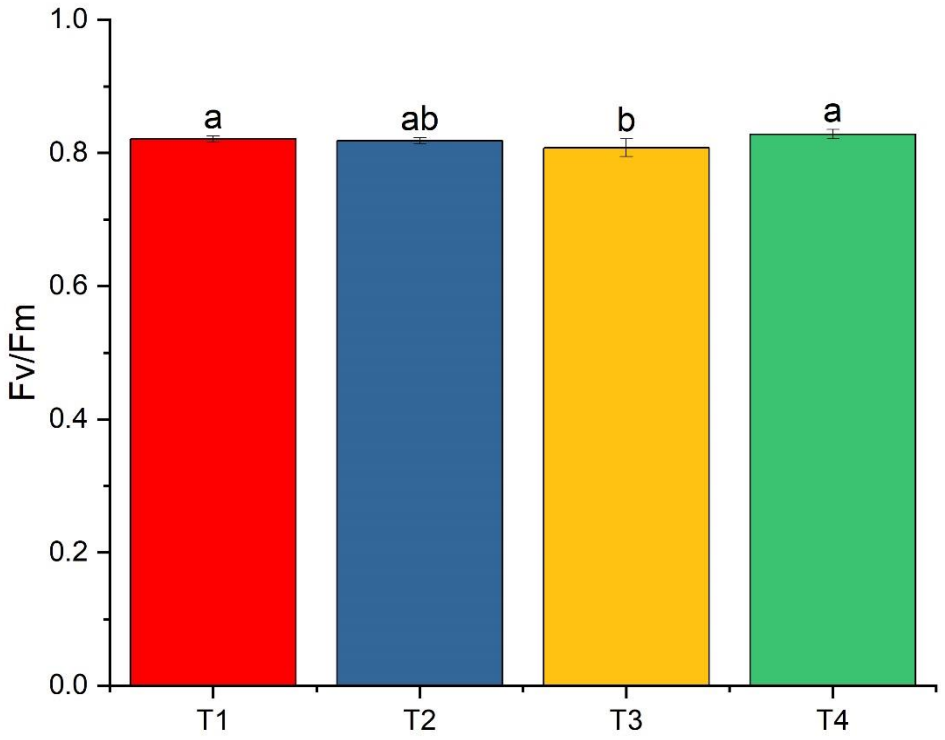
4. Rezultati

Tablicom analize varijance (ANOVA) prikazane su razlike u svim mjerenim parametrima klorofine flourencencije: F_v/F_m (maksimalna efikasnost PSII), $F_{q'}/F_{m'}$ (efektivna efikasnost PSII), rETR (relativna brzina transporta elektrona) te NPQ (nefotokemijsko čišćenje) u četiri različita temperaturna tretmana (Tablica 4.1). Rezultati analize varijance ukazuju da su temperaturni tretmani značajno utjecali na mjerene parametre klorofilne fluorescencije.

Izvor varijablinosti	*n-1*	*F_v/F_m*	*$F_{q'}/F_{m'}$*	*rETR*	*NPQ*
Tretman	3	0.0037	<0.001	0.0001	<0001

Tablica 4.1. prikazuje razlike u mjerenim parametrima klorofilne fluorescencije; maksimalna efikasnost PSII (F_v/F_m), efektivna efikasnost PSII ($F_{q'}/F_{m'}$), relativna brzina transporta elektrona (rETR) i nefotokemijsko čišćenje (NPQ).

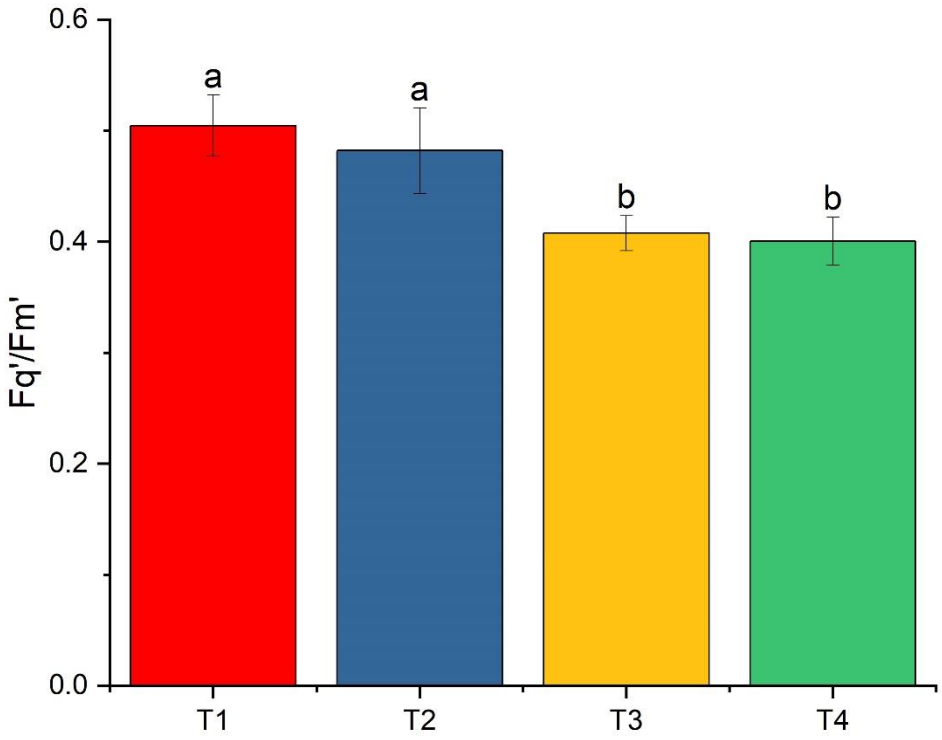
Slijedi grafički prikaz vrijednosti maksimalne efikasnosti PSII (F_v/F_m) (Graf 4.1.)



Graf 4.1. Vrijednosti maksimalne kvantne efiksnosti PSII (F_v/F_m) kod različitih temperaturnih tretmana (T1: 20/15 °C, T2: 25/20 °C, T3: 30/25°C i T4: 35/30 °C); stupci označeni različitim slovima podrazumijevaju statistički značajne razlike dok stupci istog slova nisu značajno različiti, prema Tukey's HSD testu.

Značajno niži F_v/F_m utvrđen je kod T3 u odnosu na T1 i T4.

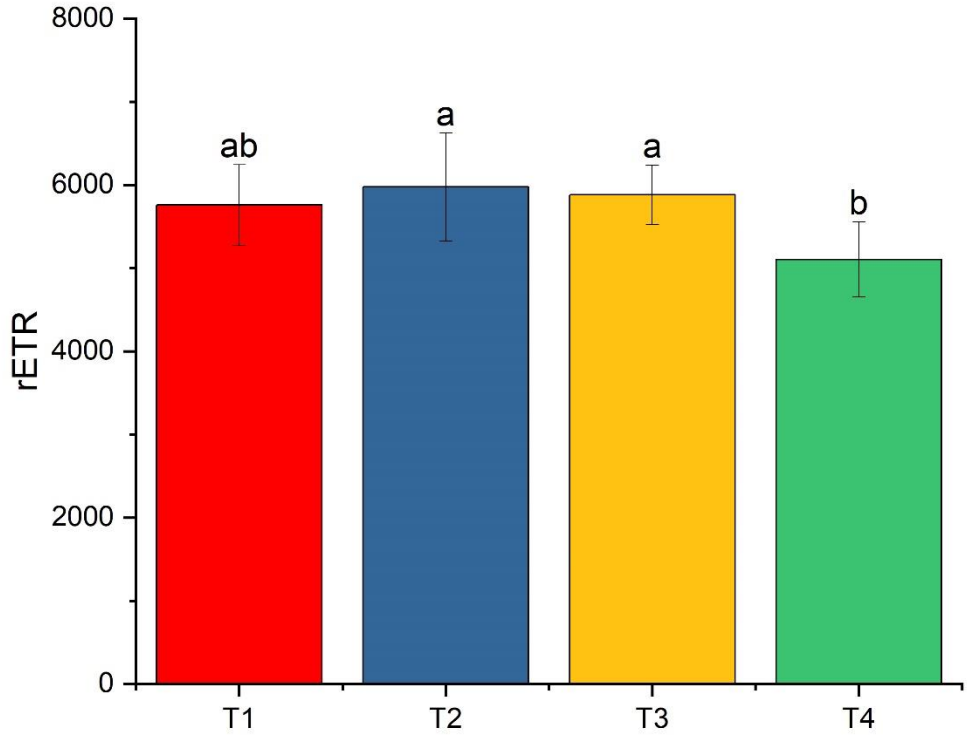
Slijedi grafički prikaz vrijednosti efektivne efikasnosti PSII ($F_{q'}/F_{m'}$) (Graf 4.2.).



Graf 4.2. Vrijednosti efektivne efikasnosti PSII (Fq'/ Fm') kod različitih temperaturnih tretmana (T1: 20/15 °C, T2: 25/20 °C, T3: 30/25°C i T4: 35/30 °C); stupci označeni različitim slovima podrazumijevaju statistički značajne razlike dok stupci istog slova nisu značajno različiti, prema Tukey's HSD testu.

Grafikon 4.2. prikazuje vrijednosti efikasne efikasnosti PSII ($F_{q'}/F_{m'}$). Značajno veći $F_{q'}/F_{m'}$ utvrđen je kod T1 i T2 u odnosu na T3 i T4.

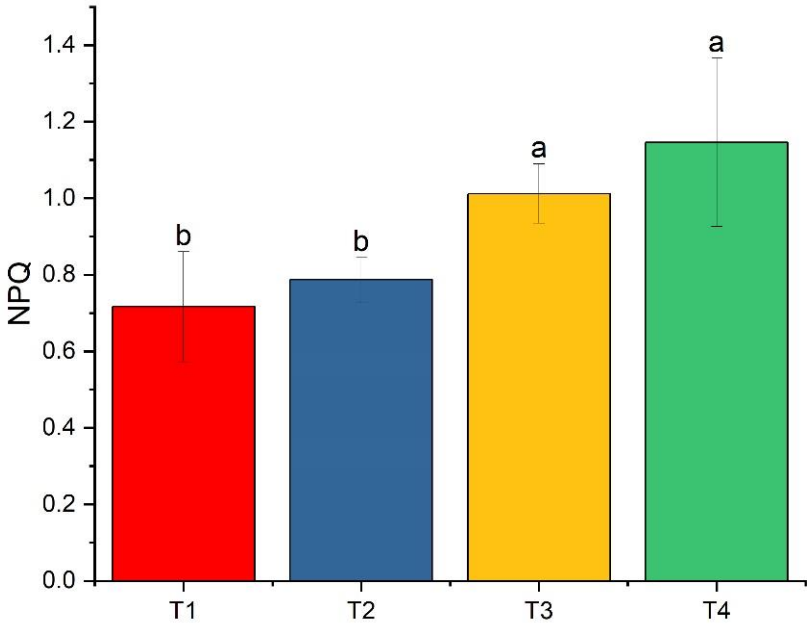
Slijedi grafički prikaz vrijednosti relativne brzine transporta elektrona (rETR) (Graf 4.3.).



Graf 4.3. Vrijednosti relativne brzine transporta elektrona rETR kod različitih temperaturnih tretmana (T1: 20/15 °C, T2: 25/20 °C, T3: 30/25°C i T4: 35/30 °C); stupci označeni različitim slovima podrazumijevaju statistički značajne razlike dok stupci istog slova nisu značajno različiti, prema Tukey's HSD testu.

Iz grafikona 4.3. vidljivo je da se vrijednosti relativne brzine transporta elektrona ne razlikuju značajno između tretmana T1, T2 i T3, kao ni između te između tretmana T1 i T4. Značajno niži rETR utvrđen je samo kod tretmana T4 u odnosu na T2 i T3.

Slijedi grafički prikaz vrijednosti nefotokemijskog čišćenja (NPQ) kod četiri različita temperaturna tretmana. (Graf 4.4.)



Graf 4.4. Vrijednosti nefotokemijskog čišćenja NPQ kod različitih temperaturnih tretmana (T1: 20/15 °C, T2: 25/20 °C, T3: 30/25°C i T4: 35/30 °C); stupci označeni različitim slovima podrazumijevaju statistički značajne razlike dok stupci istog slova nisu značajno različiti, prema Tukey's HSD testu.

Iz grafikona 4.4. vidljivo je da pri temperaturama T1 i T2 nema signifikantne razlike u vrijednostima nefotokemijskog čišćenja, također i pri temperaturama T3 i T4 vrijednosti nefotokemijskog čišćenja nisu značajno različite. Značajno veće vrijednosti NPQ utvrđene su kod T3 i T4 tretmana u odnosu na T1 i T2

5. Rasprava

Rezultati ovog istraživanja ukazuju da je stres visoke temperature, negativan utjecaj na efikasnost svjetlosnih reakcija fotosinteze. Stres visokih temeratura negativno je utjecao na većinu mjerenih parametara klorofile fluorescencije osim na maksimalnu efikasnost PSII (F_v/F_m). S druge strane stres visokih temperatura najjače je utjecao na vrijednosti efektivne efikasnosti PSII ($F_{q'}/F_{m'}$) te vrijednosti nefotokemijskog čišćenja (NPQ). Pri čemu je vrijednost $F_{q'}/F_{m'}$ padala s porastom temperature a vrijednost NPQ rasla s porastom temperature.

Brojni istraživači ukazuju da su parametri poput NPQ i $F_{q'}/F_{m'}$ osjetljiviji u detekciji temeraturnog stresa u usporedbi s F_v/F_m. Primjerice Haldiman i Feller (2004) navode da se pomoću NPQ i $F_{q'}/F_{m'}$ može utvrditi stres na listu hrasta izloženog temperaturama od 35 °C dok je F_v/F_m detektirao stres tek kod lišća izloženog temperaturi d 45 °C. Također Schreiber (2004) navodi kako F_v/F_m parametar nije prikladan za detekciju umjerenog stresa visokih temperatura. Havaux (1993) je utvrdio da je granična temperatura iznad koje dolazi do brzog i nepovratnog gubitka fotosustava II u krumpiru oko 38°C. Naime, Fv/Fm parametra pokazuje efikasnost PSII da koristi svjetlosnu energiju za fotokemijske reakcije kada su svi fotosustavi otvoreni, dok $F_{q'}/F_{m'}$ ukazuje na stvarnu (ostvarenu) efikasnost korištenje svjetlosne energije u fotokemijskim reakcijama (Maxwell i Johnson, 2000). Stoga, smanjene $F_{q'}/F_{m'}$ parametra u tretmanima visoke temperature uz istovremenu stabilnost F_v/F_m parametra ukazuje da fotosustavi nisu pretrpjeli veća oštećenja pri visokim temperaturama, već da je smanjena efikasnost korištenja svjetlosne energije rezultat zatvaranja reakcijskih centara fotosustava pri visokim temperaturama te stoga povećanja nefotokemijsokg čišćenja (NPQ).

6. Zaključak

U istraživanju stresa visokih temperatura, jednog od najštetnijih abiotskih stresova, korištena je metoda mjerenja klorofilne fluorescencije. Ova metoda predstavlja jednu od najraširenijih neinvazivnih metoda procjene stresa kod biljaka. Na primjeru krumpira mjerenja su pokazala neznatan utjecaj visokih temperatura na vrijednosti maksimalne efikasnosti PSII (F_v/F_m). S druge strane stres visokih temperatura je značajno utjecao na vrijednosti efektivne efikasnosti PSII ($F_{q'}/F_{m'}$) te vrijednosti nefotokemijskog čišćenja (NPQ). Pri čemu je vrijednost $F_{q'}/F_{m'}$ padala s porastom temperature a vrijednost NPQ rasla s porastom temperature. Ovi rezultati upućuju na da je smanjena efikasnost korištenja svjetlosne energije rezultat zatvaranja reakcijskih centara fotosustava pri visokim temperaturama te se stoga višak energije gubi u obliku topline.

7. Popis literature

1. Almekinders C.J.M, Struik P.C (1996) Shoot development and flowering in potato (Solanum tuberosum L.) Potato Research. 39, 581

2. Balla K., Bencze S., Janda T., Veisz O. (2009) Analysis of heat stress tolerance in winter wheat. Acta Agron Hung 57:437–444

3. Berry J.A., Björkman O. (1980) Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. Annu Rev Plant Physiol 31:491–543

4. Bilger W., Björkman O. (1990) Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of Hedera canariensis. Photosynth. Res. 25, 173–185. doi:10.1007/BF00033159

5. Brestic M, Zivcak M. (2013) PSII fluorescence techniques for measurement of drought and high temperature stress signal in crop plants: Protocols and Applications. In Molecular Stress Physiology of Plants, eds. G. R. Rout and A. B. Das (Springer India), 87–131. doi:10.1007/978-81-322-0807-5

6. Brestic M., Zivcak M, Kalaji H.M, Allakhverdiev S.I, Carpentier R. (2012) Photosystem II thermostability in situ: environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in Triticum aestivum L. Plant Physiol Biochem 57:93–105. doi:10.1016/j.plaphy.2012.05.012

7. Brestic M., Zivcak M., Olsovska K., Kalaji H.M., Shao H., Hakeem K.R. (2014) Heat signaling and stress responses in photosynthesis. In: Hakeem K.R et. Al. (eds) Plant signaling: understanding the molecular crosstalk. Springer, Berlin, pp 241–256

8. Burton W.G (1981) Challenges for stress physiology in potato. Am Potato J 58:3-14

9. Chen L.S., Cheng L. (2009) Photosystem 2 is more tolerant to high temperature in apple (Malus domestica Borkh) leaves than in fruit peel. Photosynthetica 47:112–120

10. Firman D.M., O'Brien P.J., Allen E.J. (1991) Leaf and flower initiation in potato (Solanum tuberosum) sprouts and stems in relation to numbers of nodes and tuber initiation. Journal of Agricultural Science, Cambridge 117, 61–74

11. Froux F., Ducrey M., Epron D., Dreyer E. (2004) Seasonal variations and acclimation potential of the thermostability of photochemistry in four Mediterranean conifers. Ann For Sci 61:235–24

12. Genty B., Briantais J.M., Baker N.R. (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochim. Biophys. Acta - Gen. Subj. 990, 87–92. doi:10.1016/S0304-4165(89)80016-9

13. Haldimann P., Feller U. (2004) Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a

reversible heat dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. Plant, Cell and Environment 27, 1169–1183

14. Harris P.M. (1978) Water. In: Harris P.M (ed), The Potato Crop: The Scientific Basis for Improvement. Chapman & Hall, London. pp 245-277

15. Hasanuzzaman M., Fujita M. (2013) Exogenous sodium nitroprusside alleviates arsenic-induced oxidative stress in wheat (Triticum aestivum L.) seedlings by enhancing antioxidant defense and glyoxalase system. Ecotoxicology 22:584–596

16. Havaux M (1993) Rapid photosynthetic adaptation to heat stress triggered in potato temperatures leaves by moderately elevated. Plant Cell Environ,16, 461-467

17. Havaux M., Strasser R.J., Greppin H. (1990) In vivo photoregulation of photochemical and non-photochemical deactivation of photosystem II in intact plant leaves. Plant Physiol Biochem 28:735–746

18. Hawkes J.G. (1992) History of the potato. In: Harris P.M (ed), The Potato Crop: The Scientific Basis for Improvement, Ed 2. Chapman and Hall, London. pp 1-12

19. Hemantaranjan A., Bhanu A.N., Singh M.N., Yadav D.K., Patel P.K., Singh R., Katiyar D. (2014) Heat stress responses and thermotolerance. Adv Plants Agric Res 1:1–12

20. Howarth C.J. (2005) Genetic improvements of tolerance to high temperature. In: Ashraf M, Harris P.J.C. (eds) Abiotic stresses: plant resistance through breeding and molecular approaches. Howarth Press, New York, pp 277–300

21. International Potato Center (1984) Potatoes for the Developing World. Lima, Peru.

22. IPCC (2007) Climate Change (2007) The physical science basis. Summary for policymakers. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC, Geneva

23. Krause G.H., Weis E. (1991) Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol 42:313–349 Kru¨ger GHJ, Tsimilli-Michael M

24. Lobell D.B., Asner G.P. (2003) Climate and management contributions to recent trends in U.S. agricultural yields. Science 299:1032

25. Marinus J., Bodlaender K.B.A. (1975) Responses of some potato varieties to temperature. Potato Research 18: 189–204

26. Maxwell K., Johnson G.N. (2000) Chlorophyll Flourescence a Practical Guide. A Journal od Experimental Botany, 51: 345.

27. Nahar K., Hasanuzzaman M., Alam M.M., Fujita M. (2015) Exogenous glutathione confers high temperature stress tolerance in mung bean (*Vigna radiata* L.) by modulating antioxidant defense and methylglyoxal detoxifi cation system. Environ Exp Bot 112:44–54

28. Oukarroum A., Schansker G., Strasser R.J. (2009) Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl a fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance. Physiol Plant 137:188–199

29. Ozturk M., Gucel S., Sakcali S., Dogan Y., Baslar S. (2009) Effects of temperature and salinity on germination and seedling growth of Daucus carota cv. nantes and Capsicum annuum cv. sivri and fl ooding on Capsicum annuum cv. sivri . In: Ashraf M et.al (eds) Salinity and water stress: improving crop effi ciency, Vol 44 - Tasks for vegetation science. Springer, New York, pp 51–64

30. Ozturk M., Hakeem K.R., Faridah-Hanum I., Efe R. (2015) Climate change ımpacts on highaltitude ecosystems. Springer Science+Business Media, New York, 736 p

31. Salaman R.N. (1949) The History and Social Influence of the Potato. Cambridge University Press, London.

32. Salvucci M.E., Crafts-Brandner S.J. (2004) Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. Physiol Plant 120:179–186

33. Schreiber U. (2004) Pulse-Amplitude-Modulation (PAM) Fluorometry and Saturation Pulse Method: An Overview From Chapter 11, "Chlorophyll a Fluorescence a Signature of Photosynthesis", edited by George Papaqeorgiou and Govindjee, published by Springer 2004, PO Box 17, 3300 AA Dordrecht, The Netherlands, pp. 279-319

34. Schreiber U., Berry J.A. (1977) Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus. Planta 136:233–238

35. Simmonds N.W (1971) The potential of potatoes in the tropics. Trop Agric 48:291-299

36. Srivastava B., Guisse H., Greppin H., Strasser R.J. (1997) Regulation of antenna structure and electron transport in photosystem II of Pisum sativum under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. Biochim Biophys Acta 1320:95–106

37. Strasser R.J., Srivastava A., Tsimilli-Michael M. (2004) Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient, advances in photosynthesis and respiration. In: Papageorgiou GC, Govindjee (eds) Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis. Advances in Photosynthesis and Respiration Series, pp. 321-362. Kluwer Academic Publishers, Rotterda.

38. Struik P.C. (2007) "Responses of the potato plant to temperature," in Potato Biology and Biotechnology: Advances and Perspectives eds D. Vreugdenhil J. Bradshaw C. Gebhardt F. Govers D. K. L. MacKerron M. A. Taylor et al.(Amsterdam: Elsevier), 366–396. doi: 10.1016/B978-044451018-1/50060-9

39. Toth S.Z., Schansker G., Strasser R.J. (2007) A non-invasive assay of the plastoquinone pool redox state based on the OJIP-transient. Photosynth Res 93:193–203

40. Van Loon C.D. (1981) The effect of water stress on potato growth, development, and yield. Am. Potato J. 58:51-69

41. Yamane Y., Kashino Y., Koike H., Satoh K. (1997) Increases in the fluorescence F0 level and reversible inhibition of photosystem II reaction center by high temperature treatment in higher plants. Photosynth Res 52:57–64

8. Životopis

Anđela Kartelo rođena je u Šibeniku 4. kolovoza 1997.godine, a od rođenja živi u Vukšiću. Svoje školovanje započinje 2004. godine u Osnovnoj školi Petra Zoranića u Stankovcima. Osnovnoškolsko obrazovanje završava 2012. godine, iste godine upisuje Opću Gimnaziju Jurja Barakovića u kojoj je maturirala u lipnju 2016. godine. Na jesen iste godine počinje pohađati Agronomski fakultet te 2019. godine završava preddiplomski studij Hortikulture i time stječe naziv sveučilišna prvostupnica inženjerka Hortikulutre. Iste godine upisuje diplomski Agroekologija na kojem studira do danas. Razumije i govori Engleski jezik na razini B2. U slobodno vrijeme volontira, putuje, bavi se sportom i provodi vrijeme u druženju s obitelji i prijateljima.