Utjecaj sušnog stresa na fotosintetsku aktivnost kod hrasta lužnjaka (Quercus robur L.)

Sviličić, Dimitrije Damir

Undergraduate thesis / Završni rad

2017

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

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:108:468573

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

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

Repository / Repozitorij:

University of Zagreb Faculty of Forestry and Wood Technology

zir.nsk.hr

DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

ŠUMARSKI FAKULTET

ZAVOD ZA ŠUMARSKU GENETIKU, BOTANIKU I DENDROLOGIJU

PREDDIPLOMSKI STUDIJ

ŠUMARSTVA

DIMITRIJE DAMIR SVILIČIĆ

UTJECAJ SUŠNOG STRESA NA FOTOSINTETSKU AKTIVNOST KOD HRASTA LUŽNJAKA (*Quercus robur* L.)

ZAVRŠNI RAD

ZAGREB, RUJAN 2017.

„Izjavljujem da je moj završni rad izvorni rezultat mojega rada te da se u izradi istoga nisam koristio /la drugim izvorima osim onih koji su u njemu navedeni“.

_____ Ime i prezime

PODACI O ZAVRŠNOM RADU

Zavod:	Zavod za šumarsku genetiku, dendrologiju i botaniku
Predmet:	Fiziologija šumskog drveća
Mentor:	Izv. prof. dr. sc. Željko Škvorc
Asistent – znanstveni novak:	Dr. sc. Krunoslav Sever
Student:	Dimitrije Damir Sviličić
JMBAG	0068221527
Akad. godina	2016./17.
Mjesto, datum obrane:	Zagreb, 22. 09. 2017.
Sadržaj rada:	Slika: 4 Tablica: 1 Navoda literature: 12
Sažetak	Hrast lužnjak (*Quercus robur* L.) gospodarski i ekološki jedna je od naših najvažnijih vrsta. Od iznimne je važnosti razumijevanje fiziološkog aspekta navedene vrste zbog odabira adekvatnog načina gospodarenja. Trenutna situacija na globalnoj razini je podizanje temperature i opadanje količine oborina, a na lokalnoj razini hrast lužnjak pati zbog pada razine podzemnih voda i sve učestalijih temperaturnih ekstrema i suša. Cilj ovog rada je upravo istražiti u kojoj mjeri suša utječe na fotosintetsku aktivnost, a time i na fiziološko stanje stabala. Eksperimentu je podvrgnuto šest europskih populacija hrasta lužnjaka (Estonija, Litva, Poljska, Mađarska, Hrvatska i Italija).

Sadržaj

1. UVOD 1
1.1. Morfologija hrasta lužnjaka 1
1.2. Ekološke značajke hrasta lužnjaka 1
1.3. Uloga i značaj vode u biljkama 3
1.4. Fiziologija vodnog stresa 4
1.4.1.Pasivni mehanizmi otpornosti na sušu 4
1.4.2. Aktivna obrana od suše 5
1.5. Utjecaj sušnog stresa na fotosintezu 7
1.6. Fotosinteza 8
1.6.1 Struktura fotosintetskog aparata 9
1.6.2. Svjetlosne reakcije fotosinteze 10
1.6.3. Reakcije u tami (Calvinov ciklus) 10
2. CILJEVI ISTRAŽIVANJA 12
3. MATERIJALI I METODE 13
3.1. Podrijetlo biljnog materijala 13
3.2. Osnivanje pokusa i razvojni uvjeti 13
3.3. Praćenje sadržaja vlage u tlu 14
3.4. Mjerenje kapaciteta neto fotosinteze 14
4. REZULTATI 15
4.1. Sadržaj vlage u tlu 15
4.2. Sezonsko kretanje vrijednosti neto fotosinteze 16
4.3. Kumulativne vrijednosti neto fotosinteze prije i poslije sušnog tretmana po provenijencijama 17
5. RASPRAVA 18
5.1. Dinamika neto fotosinteze (P_N) i sadržaja vlage u tlu (SWC) 18
5.2. Kumulativna neto fotosinteza (P_{Ncum}) kroz vegetacijski period 19
5.3. Prilagodba na lokalnu klimu 19
6. ZAKLJUČAK 20
7. LITERATURA 21

1. UVOD

1.1. Morfologija hrasta lužnjaka

Hrast lužnjak je listopadno drvo sjevernog umjerenog pojasa koje pripada razredu *Magnoliophyta*, redu *Fagales*, porodici *Fagaceae*, potporodici *Quercoideae* i rodu *Quercus* (Trinajstić 1988). Raste kao stablo visine 30-40 (50) metara i promjera do 2,5 m. Krošnja je široka, nepravilna i dobro razgranata. Kora je u mladosti glatka, kasnije uzdužno ispucala, u starosti debela i do 10 cm, uzdužno ispucala dubljim (3-4 cm), a poprečno plitkim brazdama. Korijenov sustav je jako razvijen sa žilom srčanicom koja prodire u dubinu po nekoliko metara, a bočno korijenje se prostire znatno u širinu. Zbog toga lužnjak dobro podnosi vjetrove (Franjić i Škvorc 2010).

Odrasli listovi su duboko i nepravilno urezani, na naličju sasvim goli, dugi do 20 cm, a široki do 10 cm. Listovi često nose po dvije uške (aurikuli) pri bazi i gotovo su sjedeći na debelim i kratkim (2-10 mm) peteljkama. Mladi izbojci su srebrnkasti s narančasto-smeđim ovalnim pupovima.

Hrast lužnjak je jednodomna biljka koja se oprašuje vjetrom, a lista i cvjeta u proljeće, tijekom travnja i svibnja. Muški cvjetovi skupljeni su u produženim resama dugim 2-5 cm. Ženski cvjetovi odvojeni su od muških (jednodomna biljka s jednospolnim cvjetovima), pojedinačni ili u resama do pet. Plod je žir (jednosjemeni orah bez endosperma), dugačak 1,5-5 cm i najčešće sjede u parovima na zajedničkim stapkama dugim 1,5-4 cm, koje su uvije puno duže od peteljka listova. Ovoj žira je gladak s pustenastim ljuskama. Dozrijeva u rujnu i listopadu (Nikolić i Kovačić 2008).

1.2. Ekološke značajke hrasta lužnjaka

Za idealan razvoj zahtijeva duboka, plodna, glinovita ili pjeskovita tla s visokom razinom podzemne vode (vlažna staništa) u nizinskim ili tek blago brežuljkastim krajevima (Nikolić i Kovačić 2008). Arealom se rasprostire u čitavoj Europi, Maloj Aziji i Kavkazu. Prirodna staništa hrasta lužnjaka u Hrvatskoj se nalaze na približno 200 000 ha u dolinama velikih rijeka i njihovih pritoka, kao što su Sava, Drava, Kupa, Dunav i dr. U tim se područjima osobito ističu veliki šumski kompleksi, npr. spačvanski, pokupski i česmanski,

šume u parku prirode Lonjsko polje, Repaš u Podravini, našičke i donjomiholjačke te slatinske šume. U njima lužnjak tvori dvije temeljne šumske zajednice: šumu hrasta lužnjaka i velike žutilovke (*Genisto elatae-Quercetum roboris*) i šumu hrasta lužnjaka s običnim grabom (*Carpino betuli-Quercetum roboris*) (Vukelić 2012).

Šuma hrasta lužnjaka i velike žutilovke uspijeva iznad poplavnih vrbovo-topolovih šuma i iznad močvarnih šuma crne johe i poljskog jasena. Tereni na kojima raste su danas rijetko periodično poplavljeni, a poplava traje kraće vrijeme, ili su izvan poplave, ali još uvijek na vrlo vlažnim i mokrim staništima s povremeno stajaćom površinskom vodom. Zajednica se nalazi na mineralno-močvarnom, slabije ili jače kiselom tlu i na pseudoglejnom, odnosno podzolastom, slabo kiselom do neutralnom tlu. U sloju drveća prevladava hrast lužnjak, no znatan udio u sastavu, mjestimično i do 40%, zauzimaju poljski jasen, crna joha, nizinski brijest, vez, crna i bijela topola, te mjestimice voćkarice. Sloj grmlja je također bujan i razonovrstan, a pokrovnost iznosi 10-50%. Glavne vrste sloja grmlja su *Genista tinctoria* ssp. *elata, Crataegus laevigata, C. monogyna*, *Prunus spinosa, Rubus* sp. i druge. Sloj prizemnog rašća ima pokrovnost 80-100% i osobito je bujan u proljeće nakon poplava (*Carex remota, C. strigosa, Rumex sanguineus* i dr.). Ovu zajednicu raščlanilo je više autora (Horvat 1983, Glavač 1961, Rauš 1975) te su opisane četiri subasocijacije (Vukelić 2012).

U šumi hrasta lužnjaka s običnim grabom tlo nije izvrgnuto poplavi, ali je ono zimi zasićeno vodom. Ona se javlja na ocjeditim terenima koji su međutim dovoljno svježi. Razvijena je na gredama, na pseudoglejnom, odnosno podzolastom tlu koje je slabo kiselo do neutralno. Ova se šuma razlikuje znatno od lužnjakove šume s velikom žutilovkom po svom flornom sastavu. U sloju drveća, osim lužnjaka, nalazimo prvenstveno grab, zatim klen, malolisnu lipu i divlju trešnju. Sloj grmlja je siromašan vrstama. Ova je asocijacija također raščlanjena na četiri subasocijacije (Vukelić 2012).

Zbog recentnih velikih hidromelioracijskih zahvata, gradnji nasipa za obranu od poplava, prometnica, umjetnih vodotoka, kanala za odvodnju i sličnih radova, vodni režimi na staništu hrasta lužnjaka znatno su se promijenili. Dakako, i u sinergiji s klimatskim promjenama, sve dužim i sve toplijim sušnim razdobljima i s izraženim klimatološkim ekstremima, za očekivati je da je promjena ekoloških uvjeta za hrast lužnjak još izraženija. Dolazi do pada podzemnih voda, općenitog isušivanja tla, a potom i do fiziološkog

slabljenja, dolaska sekundarnih nametnika, bolesti te konačno odumiranja pojedinih stabala ili dijelova šuma. Zbog toga je važno istražiti i shvatiti efekte sušnog stresa.

1.3. Uloga i značaj vode u biljkama

Unatoč tome što je voda jedan od najčešćih i najrasprostranjenijih spojeva na Zemljinoj površini, ona je ujedno i najjači limitirajući faktor biljne proizvodnje. Obilne i učestale oborine glavni su preduvjet za bujnu vegetaciju, dok se na područjima s dugotrajnim ljetnim sušama mogu razvijati samo travnjaci i nisko raslinje, budući da nema uvjeta za rast drveća. Idući stupanj smanjivanja dostupnosti vode dovodi do pojave pustinja i polupustinja s oskudnim biljnim i životinjskim svijetom. Razlog toliko velikom globalnom ekološkom značenju vode proizlazi iz njene uloge u fiziologiji. Budući da se biljke najvećim dijelom sastoje od vode (≈90%), adekvatna opskrbljenost biljke vodom je ključni čimbenik koji omogućuje uspješan rast i razvoj biljke. Da bi se to postiglo, voda obavlja sljedeće funkcije:

- Služi kao otapalo, tvoreći otopine u kojima je moguće odvijanje brojnih metaboličkih procesa,
- Služi kao transportno sredstvo (prenosi produkte fotosinteze, mineralna hranjiva fitohormone i sl.),
- Ovlažuje stanične stjenke i omogućuje njihovu propusnost,
- Osigurava turgor (podupire neodrvenjene dijelove, utječe na rast stanica, otvaranje i zatvaranje puči i dr.).

Voda je u biljci prisutna u tri oblika; (1) slobodna ili transpiracijska voda koja struji od korijena preko stabljike do lišća, gdje isparava. Ona služi za reguliranje temperature, transport hranjivih tvari i asimilata, održavanje turgora te kao otapalo za organske i anorganske tvari. (2) Imbibiciona voda nalazi se u ispunjava kapilarne prostore i adsorbirana je na površini organela, staničnoj stjenci, molekulama i ionima. Uzrokuje bubrenje i aktivaciju enzima. Treći oblik je (3) metabolička voda i ona je kemijski vezana u organskim spojevima (Škvorc i sur. 2013).

1.4. Fiziologija vodnog stresa

Stres je stanje promjene uvjeta koji značajno odstupaju od optimalnih uvjeta za rast i razvoj biljaka, a izazivaju reakcije i promjene strukturnih i funkcionalnih procesa na razini cijelog organizma. Stres se može opisati kao stanje u kojem inicijalni nepovoljni utjecaj dovodi do destabilizacije funkcije i procesa stanice. Nakon toga, ovisno o intenzitetu i dinamici djelovanja mogu uslijediti procesi normalizacije stanja i čak povećanja rezistentnosti biljke. Ukoliko se premaši granica tolerantnosti biljke na stres i ne postigne se kapacitet adaptacije dolazi do trajnog oštećenja i smrti (Škvorc i sur. 2013).

Različiti okolišni čimbenici pokazuju stresni učinak u različitom vremenskom razdoblju. Tako npr. promjena temperature postaje stresna nakon nekoliko minuta, nedostatak ili višak vode u tlu nakon nekoliko dana ili tjedana, a manjak nekih mineralnih tvari nakon nekoliko mjeseci. Odgovori na različite stresove često se preklapaju. Tako su npr. odgovori na sušu, visoku koncentraciju soli u tlu, povišenu temperaturu i hladnoću povezani s problemom raspolaganja vodom. Zbog toga se izlaganjem jednom tipu stresa može inducirati određeni stupanj tolerancije na druge tipove stresa (Pevalek-Kozlina 2003).

1.4.1.Pasivni mehanizmi otpornosti na sušu

Biljke su kroz evolucijsku povijest razvile različite prilagodbe i mehanizme kako bi ublažile ili eliminirale štetan utjecaj sušnog stresa. Poikilohidrične biljke se mogu bez posljedica osušiti i razdoblja suše preživljavaju u latentnom stanju. U tu skupinu organizama spadaju mnogi talofiti, lišajevi, mahovine, alge, bakterije, te miceliji nekih gljiva. I u kormofita postoje strukture otporne na isušivanje, npr. sjemenke, pelud, spore i, u nekim slučajevima, list i stabljika (Pevalek-Kozlina 2003). Nadalje, još su tri glavna mehanizma za povećanje otpornosti i tolerantnosti na sušu, a to su: (1) mehanizam za izbjegavanje suše (morfološka pojava kod nekih biljaka da završe svoj životni ciklus prije početka sušnog razdoblja), (2) mehanizam za smanjenje dehidracije (podrazumijeva nisku metaboličku aktivnost, usporeni rast te visoki vodni potencijal i turgor. To se događa uslijed progresivnog zatvaranja puči s ciljem smanjivanja transpiracije, a time i dehidracije. Pevalek-Kozlina (2003) u ovaj mehanizam još uvrštava sposobnost tkiva da zadrži vlagu, odnosno sposobnost skladištenja vode, kao npr. u kaktusa ili sukulenata.) te

(3) mehanizam za tolerantnost na dehidraciju (omogućuje biljkama obavljanje životnih funkcija i u stanju dehidriranosti. To se postiže pomoću osmotske regulacije - smanjenja osmotskog potencijala u stanici zbog aktivnog nakupljanja određenih osmolita tijekom smanjenog vodnog potencijala u listu. Aktivna akumulacija raznih osmolita u stanicama omogućuje da se procesi koji ovise o turgoru nastave do neke mjere i u stresnim uvjetima (Kereša i sur. 2008)).

1.4.2. Aktivna obrana od suše

Vodni stres djeluje na brojne fiziološke procese, ali najraniji odgovor biljke na stres je više biofizičke nego kemijske prirode. Naime, smanjivanjem sadržaja vode u biljci stanice se smežuraju, a stanična stjenka se opušta. To dovodi do smanjenja turgora. Nizak hidrostatski tlak ili turgor inhibira povećanje stanica, što nadalje usporava povećanje listova. Preko manje površine lista transpiracijom se gubi manje vode i to predstavlja prvu liniju obrane od suše. Ukupna površina lista može se ograničiti i posredno, smanjivanjem broja i stope rasta bočnih izdanaka, a u slučaju da je vodni stres nastupio nakon razvijanja pune lisne površine, biljka može odbaciti list.

Blagi nedostatak vode djeluje i na razvitak korijenovog sustava. Odnosom korijen-izdanak upravlja funkcionalna ravnoteža između primanja vode i fotosinteze. Pojednostavljeno: izdanak raste dok ga korijen opskrbljuje vodom, a korijen raste sve dok prima produkte fotosinteze. Smanjeno primanje vode vrlo brzo djeluje na rast izdanka, dok na fotosintetsku aktivnost djeluje slabije. To znači da izdanak zahtijeva manje ugljika i energije pa se višak asimilata preusmjerava u korijen gdje se koristi za pojačani rast. Rast korijena u dublje i vlažnije dijelove tla druga je linija obrane protiv suše (Pevalek-Kozlina 2003). Prema M. Farooq i sur. (2009), biljke iz porodice *Brassicaceae* uslijed progresivnog vodnog stresa stvaraju kratke, tuberizirane korijenove izdanke bez dlačica koji mogu izdržati duga razdoblja suše u latentnom stanju. Nakon rehidracije iz njih može izrasti novi funkcionalni korijenov sustav.

Treću liniju obrane od suše predstavlja zatvaranje puči u uvjetima brzog nastupanja vodnog stresa. Sadržaj vode u tlu utječe na zatvaranje puči preko signalnih molekula fitohormona apscizinske kiseline koja se sintetizira u korijenu u slučaju smanjenja sadržaja vode. Apscizinska kiselina ksilemom dolazi do stanica zapornica gdje povećanje sadržaja

apscizinske kiseline prekida ulazak iona kalija, što dovodi do smanjena turgora i zatvaranja puči. Osim toga u uvjetima suše smanjuje se pH vode koja ksilemom dolazi do mezofila lista što dovodi do oslobađanja apscizinske kiseline koja se često nalazi imobilizirana u kloroplastima (Škvorc i sur. 2013).

Kako se tlo suši, njegov vodni potencija postaje sve negativniji. Jedini način da biljke nastave primati vodu jest da njihov vodni potencijal bude još negativniji. Proces kojim se to postiže naziva se osmotska prilagodba. Dakle, osmotska prilagodba je nakupljanje otopljenih tvari (osmotski aktivnih molekula i iona) u stanici sa svrhom smanjivanja vodnog potencija, a bez popratnog smanjivanja turgora. Akumulacija iona tijekom osmotske prilagodbe zbiva se unutar vakuole jer visoke koncentracije iona u citoplazmi inhibiraju određene enzime. U citoplazmi se potom moraju nakupljati tzv. kompatibilne otopljene tvari ili kompatibilni osmoliti kako bi se održala ravnoteža vodnog potencijala između vakuole i ostatka stanice. Osmotska prilagodba razvija se sporo – kao odgovor na dehidrataciju tkiva. Sinteza ovih tvari je i u adaptaciji biljaka na uvjete povećanog saliniteta u tlu (Pevalek-Kozlina 2003). M. Farooq (2009) navodi da su osmotski aktivne tvari koje potpomažu osmotskoj prilagodbi topivi šećeri, šećerni alkoholi, prolin, glicin-betain, organske kiseline, ioni kalcija, natrija, klora, i dr.

Vodni i toplotni stres su često usko povezani budući da se list hladi isparavanjem velikih količina vode. Stoga su prilagodbe koje hlade list na načine drugačije od transpiracije vrlo učinkovite u čuvanju vode. Tako mali listovi imaju mali granični sloj zraka, što znači da imaju bolju toplinsku provodljivost prema atmosferi unatoč smanjenoj transpiraciji. Veliki listovi imaju deblji granični sloj zraka i gube manje toplinske energije. Iduća taktika je gibanje lista, odnosno mijenjanje položaja ili forme lista da bi se smanjila površina izložena Sunčevu zračenju; paraheliotropni listovi se okreću od Sunca, a neke trave imaju sposobnost uvijanja listova. Apsorpcija toplinske energije može se ograničiti i reflektiranjem svjetlosti. Tu zadaću imaju epikutikularni vosak na kutikuli i guste dlačice na površini lista koje također reflektiraju valne duljine aktivne u fotosintezi (Pevalek-Kozlina 2003).

1.5. Utjecaj sušnog stresa na fotosintezu

Faza 1: Blagi vodni stres (g_s > 0.15 mol H_2O m^{-2} s^{-1})

Kada se provodljivost puči (g_s) smanji s maksimuma do 0,15 mol H_2O m^{-2} s^{-1}, kao posljedica progresivnog nedostatka vode, smanjena provodljivost puči jedini je razlog smanjenoj fotosintetskoj aktivnosti. Dinamika necikličkog toka elektrona (ETR), provodljivost mezofila za CO_2 (g_m), aktivnost fotosintetskih enzima, maksimalna kvantna efektivnost fotosustava II (PSII) i brzina karboksilacije ($V_{c,max}$) ostaju konstantni u ovoj fazi. No, vrijednosti fotorespiracije se povećavaju uslijed sve manje koncentracije CO_2 u kloroplastima i međustaničnim prostorima.

Faza 2: Umjereni vodni stres (0,15 > g_s > 0,05 H_2O m^{-2} s^{-1})

Tijekom ove faze daljnji pad provodljivosti puči (g_s) popraćen je značajnim padom provodljivosti mezofila za ugljikov dioksid (g_m). Nadalje, dolazi do slabog, ali značajnog pada ETR-a, praćenog povećanjem aktivnosti i količine antioksidativnih enzima. Ovakve reakcije biljke ukazuju na to da se listovi pripremaju na uvjete jakog stresa koji može dovesti do sekundarnog oksidacijskog stresa.

Faza 3: Jaki vodni stres (g_s < 0,05 mol H_2O m^{-2} s^{-1})

Kada g_s padne ispod navedene razine, po mnogim studijima fotosintetski kapacitet je narušen. Metabolička propadanje sastoji se od istovremene inhibicije svih fotosintetskih enzima, smanjenjem sadržaja proteina u klorofilu (narušeno djelovanje enzima Rubisco), trajnoj šteti na fotosistemima, a to ukazuje na to da listovi proživljavaju oksidativni stres i/ili dolazi do senescencije lista i remobilizacije nutrijenata iz lista.

Problem utvrđivanja efekata sušnog stresa na fotosintezu postoji jer se znanstvenici ne mogu dogovoriti oko pokazatelja koji najbolje opisuje jačinu stresa (normalizirajuća referenca). U C_3 biljaka, kada se za normalizirajuću referencu uzme provodljivost puči (g_s), postoji prilično opći odgovor fotosintetske aktivnosti na sušu. Iako g_s može ovisiti o mnogim faktorima, ograničavajući faktori za fotosintezu se mogu korelirati i predvidjeti s obzirom na dani g_s (Aroca, 2012).

1.6. Fotosinteza

Život je proces za koji je potrebna energija, a na Zemlji postoji isključivo zahvaljujući Suncu i organizmima koji mogu iskorištavati njegovu energiju. Fotosinteza je jedini biološki važan proces u kojem se, djelovanjem energije Sunčeve svjetlosti, anorganske tvari mogu pretvarati u organske spojeve. Organizmi koji posjeduju tu sposobnost nazivaju se autotrofi ili još točnije fotoautotrofi. U autotrofe spadaju i kemoautotrofi koji koriste kemijsku energiju oslobođenu u različitim kemijskim reakcijama za sintezu organskih spojeva.

Ugljikov dioksid je sastavni dio atmosfere, ali nije prisutan u velikim količinama. Volumni udio iznosi svega 0,03% s tendencijom rasta. Računa se da na Zemlji trenutno u obliku biljaka ima oko 300 milijardi tona ugljika, dok ga u atmosferi ima oko 570 milijardi tona. Godišnje iz atmosfere autotrofi vežu 13-22 milijarde tona ugljika u obliku organskih spojeva. Prema tome bi se zalihe ugljika u atmosferi brzo potrošile, ali postoji tzv. ciklus ugljika. CO_2 se vraća u atmosferu putem vulkanskih erupcija, požara, disanja živih bića, procesom razgradnje organskih tvari te, u zadnje vrijeme sve intenzivnije, sagorijevanjem različitih oblika fosilnih goriva.

Dakle, fotosinteza je fiziološki proces u kojem zelene biljke iz ugljikovog dioksida i vode, uz pomoć svjetlosne energije, stvaraju organske spojeve (ugljikohidrate) uz oslobađanje kisika. Pojednostavljeno se može prikazati sljedećom jednadžbom:

$$6\ CO_2 + 12\ H_2O \xrightarrow{\text{Svjetlosna energija}} C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2 + 6\ H_2O$$

Ta jednadžba jednostavan je sažetak složenoga procesa koji se sastoji od dva stadija:

1. **svjetlosne (primarne) reakcije** u kojima se sunčeva energija pretvara u kemijsku

2. **reakcije u tami (sekundarne reakcije** ili **Calvinov ciklus)** u kojima se reducira ugljikov dioksid i sintetiziraju ugljikohidrati.

1.6.1 Struktura fotosintetskog aparata

Najaktivnije fotosintetsko tkivo u viših biljaka je mezofil lista. Stanice mezofila mogu sadržavati i više od 100 kloroplasta koji sadrže klorofil. Kloroplasti su obavijeni dvostrukom ovojnicom (unutarnja i vanjska) između kojih je međumembranski prostor. Unutarnja membrana okružuje stromu koja sadrži ribosome, kružnu DNA, topljive enzime i tilakoide. Tilakoidi su membranske strukture nalik na spljoštene vrećice. Nakupina takvih struktura naziva se granum. Grana su međusobno povezani membranskim strukturama koje se nazivaju stroma-tilakoidama. Tilakoidne membrane sadrže brojne proteine nužne za fotosintezu i klorofil. Kloroplasti sadrže vlastitu DNA, RNA i ribosome tako da se mnogi proteini kloroplasta sintetiziraju u samom kloroplastu (Pevalek-Kozlina 2003).

Osnovna struktura molekule klorofila je porfirinski prsten sastavljen od četiri pirolska prstena na kojima se nalaze različite skupine. Klorofil a na drugom pirolskom prstenu ima metilnu, a klorofil b aldehidnu skupinu. U središtu molekule nalazi se atom magnezija. Za četvrti pirolski prsten vezan je alkohol fitol s 20 ugljikovih atoma. Fitol je vrlo hidrofoban i odgovoran je za topivost klorofila u lipidima. Tim repom klorofil je pričvršćen za proteine u tilakoidnim membranama.

Ostali biljni pigmenti (karotenoidi, ksantofili) apsorbiraju svjetlost različitih valnih duljina i prenose energiju na klorofil a, koji se tada ponaša kao da je sam apsorbirao foton. Razlog tomu je što klorofil a ima apsorpcijski spektar od 530-662 nm valne duljine svjetla i na taj se način proširuje ukupni apsorcijski spektar.

Pigmenti se u tilakoidnim membranama nalaze u nakupinama od nekoliko stotina molekula, ali samo jedna molekula ili jedan par molekula klorofila a može pokretati svjetlosne reakcije. Mjesto gdje se te molekule nalaze naziva se reakcijskim središtem. Ostale molekule pigmenata (antenske molekule) poput antena hvataju i apsorbiraju svjetlost te prenose energiju do reakcijskog središta. Reakcijsko središte zajedno s antenskim kompleksom i primarnim akceptorom elektrona naziva se fotosistem. U tilakoidnim membranama postoje dva tipa fotosistema – fotosistem I i fotosistem II.

U tilakoidnim membranama kloroplasta osim molekula pigmenata nalaze se i različiti spojevi koji djeluju kao prenositelji elektrona tijekom fotosinteze. To su citokromi, plastokinon, plastocijanin, feredoksin i dr. (Škvorc i sur. 2013).

1.6.2. Svjetlosne reakcije fotosinteze

U svjetlosnim reakcijama sunčeva energija se pretvara u kemijsku. Zapravo dolazi do prijenosa elektrona i protona između različitih molekularnih kompleksa smještenih u tilakoidnim membranama. Taj proces nazivamo tok elektrona, a može biti ciklički i neciklički.

Za odvijanje necikličkog toka elektrona ključan je proces fotolize vode. Odvija se u fotosistemu II, a konačni produkti cijepanja vode su dva H_+ iona, dva elektrona i jedan atom kisika O_2. Kisik se oslobađa u atmosferu kroz puči, a dva protona i elektrona sudjeluju u necikličkoj fotofosforilaciji.

(1) Visokoenergizirani elektron molekule klorofila u reakcijskom središtu fotosistema II prenosi se na molekulu primarnog akceptora elektrona ($NADP^+$). Manjak elektrona se nadoknađuje fotolizom vode. (2) Elektroni se nadalje prenose preko niza spojeva koji se mogu reverzibilno oksidirati i reducirati do fotosistema I. (3) Na fotosistemu I dolazi do ekscitacije jednog elektrona koji prelazi na ferodeksin pa na $NADP^+$-reduktazu. (4) $NADP^+$-reduktaza predaje elektron molekuli NADP+ te ju stabilizira dodavanjem jednoga protona. Taj proton nastao je fotolizom vode. Tako nastaje NADPH koji odlazi u Calvinov ciklus.

Unutar tilakoida se uslijed fotolize vode stvara višak protona i oni zbog razlike u koncentraciji spontano izlaze iz tilakoide. Izlaze kroz enzim ATPazu koja sintetizira molekule ATP-a (ADP + P → ATP).

Ciklička fotofosforilacija prisutna je samo kada ima dovoljno molekula NADP+ za redukciju u NADPH. Ovaj put elektrona prisutan je kod nekih eukariota i primitivnih fotosintetskih bakterija i nije sigurno ima li kakvu ulogu kod biljaka.

Konačni produkti svjetlosnih reakcija u kojima je pohranjena svjetlosna energija i koji dalje odlaze u Calvinov ciklus su ATP (izvor energije) i NADPH (izvor visokoenergiziranih elektrona).

1.6.3. Reakcije u tami (Calvinov ciklus)

Calvinov ciklus odvija se u stromi kloroplasta, a obuhvaća reakcije u kojima se ugljikov dioksid ugrađuje u organske spojeve, odnosno reakcije redukcije CO_2 do ugljikohidrata uz upotrebu NADPH i ATP-a. Ugljik u Calvinov ciklus ulazi u obliku CO_2, a izlazi u obliku ugljikohidrata gliceraldehid-3-fosfata, ishodišnog spoja za sintezu glukoze i drugih ugljikohidrata.

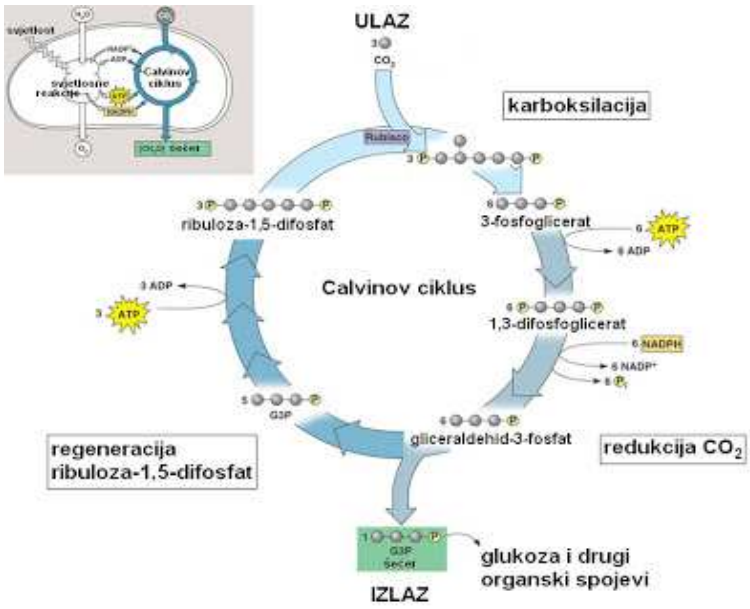
Calvinov ciklus može se podijeliti u tri stadija:

(1) **Fiksacija CO_2** – ciklus počinje vezivanjem molekule CO_2 na molekulu ribuloze-1,5-difosfata (RuBP) djelovanjem enzima RUBISCO. Tako nastaje nestabilni spoj od šest ugljikovih atoma koji se brzo hidralizira u dvije molekule 3-fosfoglicerata s po tri ugljikova atoma.

(2) **Redukcija CO_2 –** 3-fosfoglicerat nastao u prvom stadiju fosforilira se do 1,3-difosfoglicerata pomoću ATP-a koji potječe iz svjetlosnih reakcija. 1,3-difosfoglicerat se dalje reducira do gliceraldehid-3.fosfata pomoću NADPH.

(3) **Regeneracija RuBP** – dio molekula gliceraldehid-3-fosfata ovdje izlazi iz ciklusa i služi za sintezu glukoze. Ostatak molekula nastavlja ciklus tako da se transformira ponovno u ribulozu-1,5-difosfat koji služi kao akceptor za molekule CO2 u novom krugu Calvinova ciklusa.

Za sintezu jedne molekule glukoze potrebne su dvije molekule gliceraldehid-3-fosfata (3 C atoma). Dakle za jednu molekulu glukoze potrebno je fiksirati šest molekula ugljikovog dioksida uz utrošak 18 molekula ATP-a i 12 molekula NADPH.



Slika 1. Shematski prikaz Calvinovog ciklusa (Pevalek-Kozlina 2003)

2. CILJEVI ISTRAŽIVANJA

Hrast lužnjak jedan je od najrasprostranjenijih europskih hrastova. Kao vrsta ima veliku genetsku i fenotipsku varijabilnost i sposobnost da naseli vrlo heterogena staništa.

Cilj ovog rada je istražiti efekte ljetne suše na sezonsku dinamiku intenziteta fotosinteze, odrediti razlike između šest europskih provenijencija u djelovanju suše na fotosintetsku aktivnost te testirati imaju li te razlike između provenijencija temelj u prilagodbi na lokalne klimatske uvjete pojedine provenijencije.

3. MATERIJALI I METODE

3.1. Podrijetlo biljnog materijala

U jesen 2013., žirovi iz Estonije, Litve, Poljske, Mađarske, Italije i Hrvatske sakupljeni su sa osam do deset nasumično odabranih odraslih stabala hrasta lužnjaka iz prirodnih sastojina sa slobodnim oprašivanjem. Mjesta sakupljanja sjemena rasprostiru se kroz vrlo različite okolišne uvjete, s prosječnim godišnjim temperaturama zraka u rasponu od 6,0 do 13,2 °C. Godišnja količina oborina kretala se u vrijednostima od 555 do 793 mm, a u vegetacijskoj sezoni od 281-515 mm. Sjemenski materijal sakupljan je na nadmorskim visinama od 9 do 579 m.n.v. Geografska širina u rasponu od 42,20 do 58,2 stupnjeva SGŠ, a dužina od 12,23 do 24,81 IGD.

Tablica 1 – klimatološki podaci pojedinih geografskih lokacija

Provenijencija	***Broj obitelji***	***Geo. širina***	***Geo. dužina***	***Nadmorska visina***	***Temp.***	***Godišnje oborine***	***Oborine (veg. sezona)***
Estonija	8	58,24	22,44	9	6,0	568,5	281,0
Litva	8	54,54	24,81	102	6,4	671,1	358,5
Poljska	8	51,19	16,55	121	8,5	554,8	385,7
Mađarska	10	47,47	19,21	141	10,6	559,9	368,0
Hrvatska	10	42,14	17,09	120	10,8	793,1	515,4
Italija	9	42,20	12,23	579	13,2	789,7	483,5

3.2. Osnivanje pokusa i razvojni uvjeti

Sjetva žira obavljena je u plastične posude punjene zemljanim supstratom. U proljeće 2014., klijanci su presađeni individualno u posude od 50 litara. Posude su napunjene prirodnim tlom iz lužnjakovih šuma, a tlo je prethodno homogenizirano te je odstranjeno kamenje, lišće, granje i ostalo nepoželjno sjeme i klice. Tokom prve vegetacijske sezone (2014.) posude sa klijancima držale su se na otvorenom i bile su izložene lokalnim okolišnim uvjetima u rasadniku Hrvatskog šumarskog instituta u Jastrebarskom (45,66 st. SGŠ i 15,64 st. IGD).

1. travnja 2015. dvjesto dvanaest (212) dvogodišnjih sadnica hrasta lužnjaka podvrgnuto je eksperimentu u plasteniku rasadnika. Pokus je nastavljen u plasteniku radi lakšeg i egzaktnijeg kontroliranja opskrbe vodom, ventilacije i rashlađivanja. Sadnice su

podijeljene u dvije grupe i raspoređene po slučajnom bloknom rasporedu. Svaku grupu sačinjavale su po dvije biljke iz svake familije svih provenijencija, što je činilo 106 biljaka po tretmanu, odnosno 212 biljaka ukupno u oba tretmana. Kontrolni tretman je redovito zalijevan i to svaki treći ili četvrti dan s četiri litre vode po biljci (do poljskog vodnog kapaciteta tla) sustavom navodnjavanja „kap po kap“, od 1. travnja do 22. listopada. Sušni je tretman bio izložen suši od 1. travnja do 21. srpnja, što iznosi 112 dana. Dugotrajno sušno razdoblje prekinuto je ponovnim navodnjavanjem u trenutku kada su na 50% u sušnom tretmanu uočeni simptomi sušnoga stresa (uvenulo lišće i/ili diskoloracija lišća). Od 22. srpnja, biljke iz oba tretmana dobivale su istu količinu vode sve do kraja eksperimenta, 22. listopada 2015.

3.3. Praćenje sadržaja vlage u tlu

Za mjerenje volumnog udjela vode (SWC) korišteno je 12 senzora dielektrične permitivnosti (EC-5 soil water sensor, Decagon Devices, Inc., Pullman, USA) instaliranih na tri uređaja za zapisivanje podataka (ECH20, Decagon Devices, Inc., Pullman, USA). Senzori su bili postavljeni po jedan za svaku od šest provenijencija i u kontrolnoj i u tretiranoj grupi, na 10-15 cm dubine u tlu.

Na kraju sušnog perioda, 21. srpnja, volumni udio vode u tlu mjerio se pomoću ThetaProbe ML2x FD-Probe (Delta-T Devices, Cambridge, UK) za svaku od 212 biljaka. Prije mjerenja, senzori i sonde kalibrirani s obzirom na teksturu tla (praškasta ilovača).

3.4. Mjerenje kapaciteta neto fotosinteze

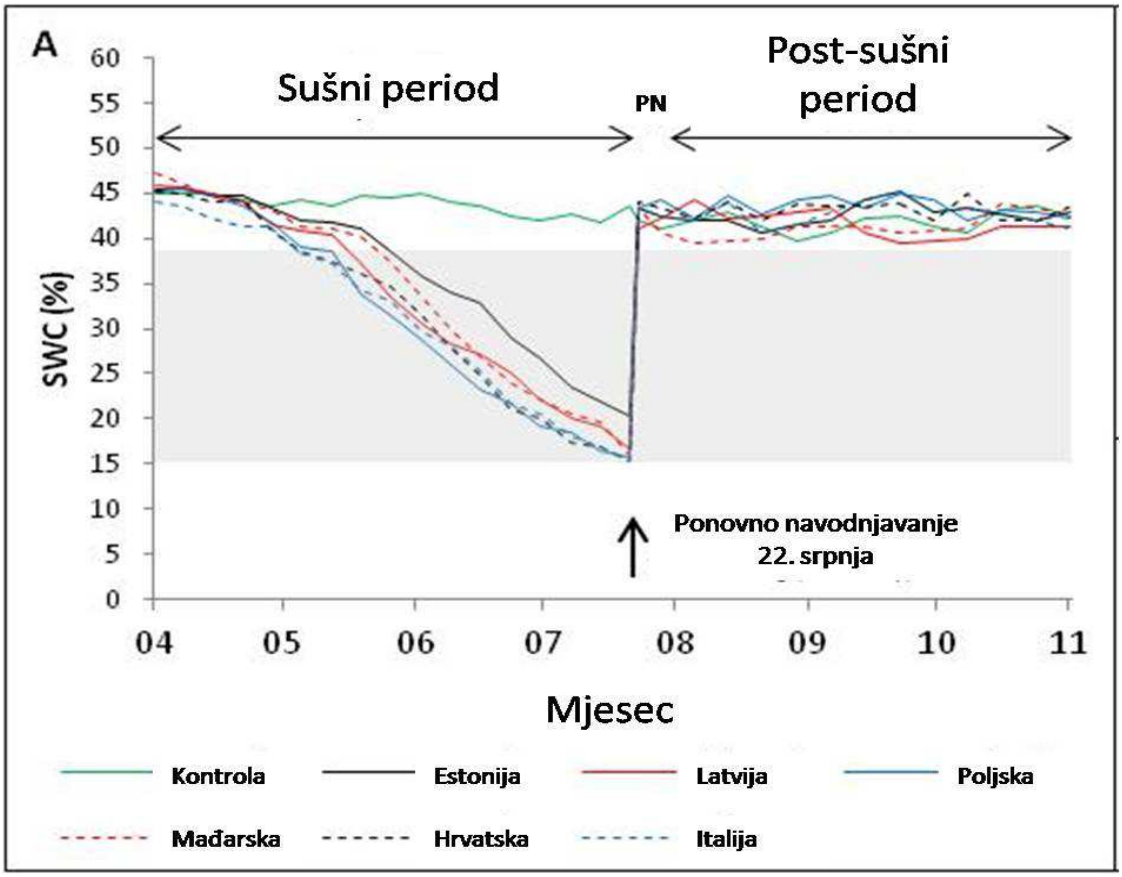
Trenutni iznosi neto fotosinteze (P_N) mjerilo se u devet navrata kroz vegetacijsku sezonu u periodu od 10:00 do 16:00 h. Mjerenja su vršena na jednom listu po biljci koristeći prijenosni uređaj za mjerenje fotosinteze LCpro+; ADC BioScentidic, 2007, opremljen s nastavkom za dorziventralne listove. U lisnoj komori bili su konstantni sljedeću uvjeti: koncentracija CO_2 od 400 ppm, gustoća snopa fotona od 1000 μmol m^{-2} s^{-1} i temperatura zraka od 25 °C.

4. REZULTATI

4.1. Sadržaj vlage u tlu

Za vrijeme trajanja eksperimenta, od 1. travnja do 22. listopada, volumni udio vode u tlu (SWC) u kontrolnom tretmanu nije pao ispod 38%, što predstavlja poljski vodni kapacitet. U skupini tretiranoj sušom SWC se očekivano postupno smanjivao uslijed nedostatka vode. U svim je provenijencijama, na kraju sušnog perioda (21. srpnja), bio jako blizu točke trajnog venuća (u ovom slučaju 15%) i kretao se u rasponu od 15,2 do 16,7% bez statistički značajne razlike, osim u slučaju estonske provenijencije. Srednja vrijednost SWC-a na kraju sušnog perioda kod estonske provenijencije iznosila je 20,3% i pokazala je statistički značajnu razliku.

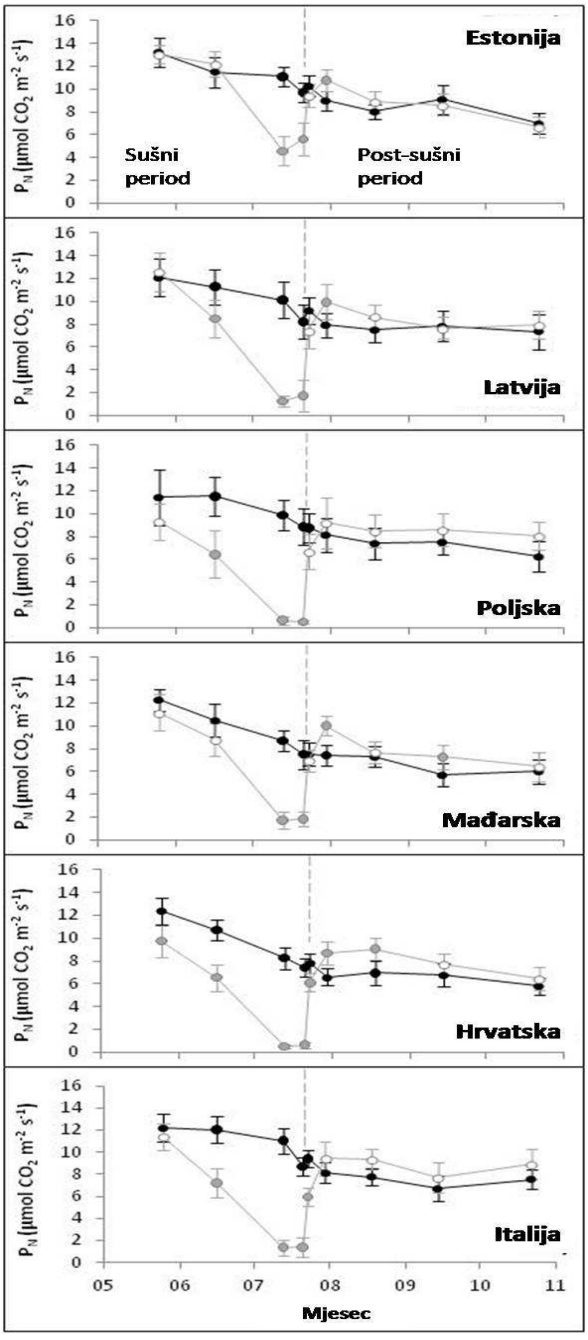
Biljke iz sušnog tretmana iz svih provenijencija su već idući dan nakon ponovnog zalijevanja (22. srpnja) pokazale znakove brzog i kompletnog oporavka SWC-a i vodnog potencijala te postigle vrijednosti biljaka iz kontrolnog tretmana.



Slika 2. Volumni udio vode u tlu biljaka iz kontrolnog (srednja vrijednost svih provenijencija) i sušnog tretmana (pojedinačno po provenijencijama) kroz funkciju vremena.

4.2. Sezonsko kretanje vrijednosti neto fotosinteze

Sveukupni uzorak kretanja iznosa neto fotosinteze poklapa se s uvjetima vlage u tlu i vodnim potencijalom biljaka. Shodno tome, u sušnom periodu iznosi neto fotosinteze (P_N) biljaka u sušnom tretmanu postupno su se smanjivali dok nisu došli do vrijednosti malo iznad nule. To je slučaj za sve provenijencije osim za estonsku koja je zadržala vrijednosti iznad 4 μmol (CO_2) m^{-2} s^{-1}. Nakon ponovnog zalijevanja započela je faza oporavka P_N i trajala kroz idućih nekoliko dana. Već prvi dan nakon zalijevanja u svim provenijencijama (osim Italije) biljke prethodno tretirane sušom i biljke iz kontrolnog tretmana pokazivale su slične vrijednosti P_N, bez značajnih razlika. Osmi dan nakon zalijevanja, P_N u biljkama prethodno tretiranih sušom se potpuno oporavio i dosegao vrijednosti iz kontrolnog tretmana i to u svim provenijencijama. U daljnjem periodu normalnog zalijevanja slijedi faza kompenzacije i prethodno tretirane biljke u svim provenijencijama imaju vrijednosti PN veće od biljaka iz kontrolne skupine. U estonskoj i litvanskoj provenijenciji ovaj je trend uočen samo do sredine rujna.

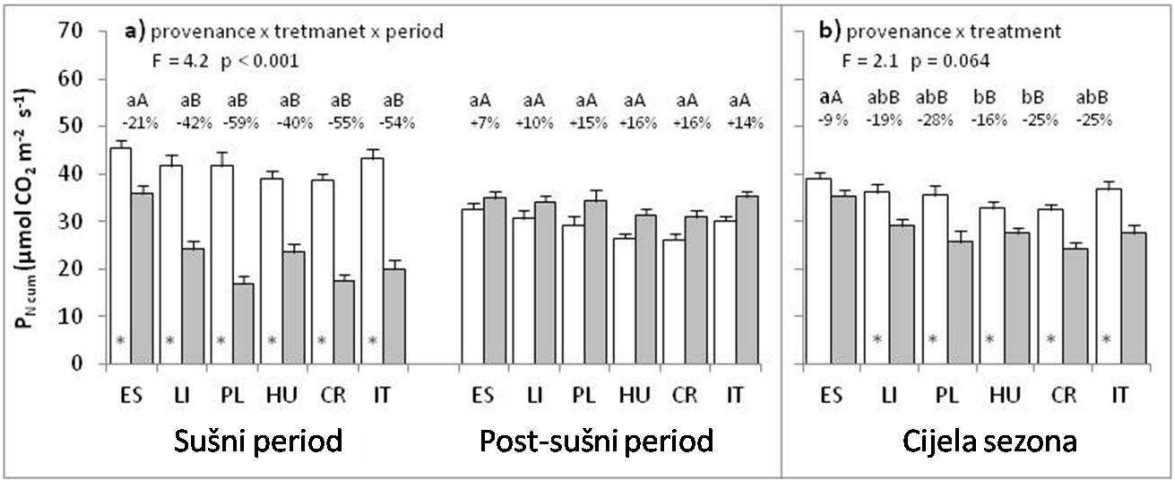


Slika 3. Promjena neto fotosinteze (P_N) po mjesecima u kontrolnom (crna krivulja) i sušnom tretmanu (siva krivulja)

4.3. Kumulativne vrijednosti neto fotosinteze prije i poslije sušnog tretmana po provenijencijama

Biljke iz kontrolnog tretmana pokazale su malu varijabilnost u kumulativnoj neto fotosintezi (P_{Ncum}) između različitih provenijencija, štoviše nije dokazana statistički značajna razlika ni u kojem periodu. Jedino je estonska provenijencija pokazala značajnu razliku (veće vrijednosti) u odnosu na druge provenijencije u sušnom periodu i na razini cijele sezone. Uočene su niže vrijednosti u post-sušnom razdoblju u odnosu na prvu polovicu vegetacijske sezone.

U sušnom periodu sve provenijencije imaju značajno manje vrijednosti P_{Ncum} u odnosu na biljke iz kontrolnog tretmana. Razlike između provenijencija nisu velike, jedino se statistički značajno ističe estonska s padom P_{Ncum} od 21% u odnosu na kontrolni tretman. Ostale provenijencije imaju padove u rasponu od 40% (Mađarska) do 59% (Poljska). U post-sušnom periodu biljke prethodno tretirane sušom iz svih provenijencija pokazuju vrijednosti P_{Ncum} veće nego u kontrolnom tretmanu, no razlike nisu statistički značajne. Na razini cijele sezone ponovno se ističe estonska provenijencija koja nije pokazala značajnu razliku u P_{Ncum} između kontrolnog i sušnog tretmana (-9% u sušnom tretmanu).



Slika 4. Kumulativna neto fotosinteza s obzirom na provenijencije u kontrolnom (bijeli stupci) i sušnom tretmanu (sivi stupci) tijekom sušnog i post-sušnog razdoblja te cijele sezone.

5. RASPRAVA

5.1. Dinamika neto fotosinteze (P_N) i sadržaja vlage u tlu (SWC)

Sezonska dinamika kretanja vrijednosti neto fotosinteze (P_N) za vrijeme i nakon sušnog perioda vrlo je slična za sve provenijencije, kako u sušnom, tako i u kontrolnom tretmanu (Grafikon 2). To se potvrđuje i u ranijim istraživanjima provedenim, između ostalog, i na hrastu lužnjaku (Epron i Dreyer 1993). Iako su vrijednosti sadržaja vlage u tlu (SWC) u kontrolnom tretmanu bile visoke i povoljne te pravilno raspoređene, uočen je blagi negativni trend P_N kroz vegetacijsku sezonu. Niži P_N u kontrolnom tretmanu u drugoj polovici vegetacijskog perioda može se objasniti metabolizmom lišća, njegovom fenologijom te mehanizmom regulacije fotosintetske aktivnosti. Biljci nisu potrebne više tolike količine asimilata budući da se vegetativni rast također usporava.

Na kraju sušnog perioda od 112 dana, SWC je u skupini sa sušnim tretmanom pao na malo iznad točke trajnog venuća. Minimalne srednje vrijednosti P_N u sušnom tretmanu bile su u rasponu od 5.37 ± 3.56 μmol CO_2 m^{-2} s^{-1} kod estonske populacije do 0.51 ± 0.26 μmol CO_2 m^{-2} s^{-1} kod poljske. Nakon ponovnog navodnjavanja biljkama iz sušnog razdoblja trebalo je osam dana da vrijednosti P_N dostignu kontrolni tretman te da se potpuno oporave. Arend i sur. (2013) navodi slične rezultate iz ranijeg istraživanja koji pokazuju da je fotosintetski aparat hrasta lužnjaka iznimno otporan na negativni utjecaj sušnog stresa te da posjeduje mogućnost jako brzog i učinkovitog oporavka asimilacije CO_2 nakon prekida stresa.

Od svih provenijencija najviše se ističe estonska jer je uspjela zadržati najviše vrijednosti P_N od 5.37 ± 3.56 μmol CO_2 m^{-2} s^{-1}. Iako je isto tako uspjela zadržati najviši SWC (zbog male biomase i lisne površine), može se zaključiti da je estonska populacija najprilagođenija sušnom stresu. Tomu u prilog ide i činjenica da su uvjeti u Estoniji najsuši u odnosu na sva druga staništa (Tablica 1).

Litvanska i estonska provenijencija pokazale su najraniji pad P_N već sredinom rujna. Pad P_N-a je uočen je podjednako u sušnom i kontrolnom tretmanu. To se može objasniti preko stanišnih uvjeta koji su u Estoniji i Litvi hladniji od ostali. Vegetacijska sezona traje kraće pa biljke imaju genetski određenu kraću fenologiju.

5.2. Kumulativna neto fotosinteza (P_{Ncum}) kroz vegetacijski period

U sušnom i u post-sušnom periodu P_{Ncum} bio je približno jednak za biljke iz svih provenijencija u kontrolnom tretmanu. Ipak, iznosi se razlikuju između perioda, pa je tako P_{Ncum} u drugom dijelu vegetacijske sezone, u post-sušnom periodu, generalno niži. To je očekivani rezultat s obzirom da se biljke pred kraj vegetacije počinju pripremati za nadolazeću zimu. Ova je pojava primijećena neovisno o geografskom porijeklu populacija.

Za vrijeme sušnog stresa, među provenijencijama iz sušnog tretmana jedino se estonska razlikovala sa značajno višim P_{Ncum}. U post-sušnom periodu sve su provenijencije imale sličan P_{Ncum}, koji je bio viši nego u prvoj polovici vegetacijskog razdoblja. Prema Arend i sur. (2016.) to ukazuje na relativno uspješnu kompenzaciju fotosintetske aktivnosti izgubljene tijekom sušnog perioda.

5.3. Prilagodba na lokalnu klimu

U odnosu na prosječne vrijednosti svih provenijencija, za vrijeme sušnog perioda estonska, litvanska i mađarska provenijencija izgubile su manje fotosintetske aktivnosti i vegetativnog rasta nego poljska, hrvatska i mađarska. Razlika između ove dvije grupe je u tome što prva ima manje od 376,8 mm oborina i vegetacijskom razdoblju, a druga više.

U post-sušnom razdoblju poljska, hrvatska, talijanska i mađarska provenijencija (količina oborina za vrijeme vegetacije > 363,3 mm) imale su učinkovitiju fazu oporavka i kompenzacije od estonske i litvanske provenijencije. Dakle, rezultati pokazuju da su biljke, koje su inače navikle na obilnije oborine, teže pretrpjele sušu jer nemaju genetske predispozicije za racionalnije korištenje oskudnih vodnih resursa. Litvanska i estonska provenijencija su stres doživjele blaže iz više razloga: u prirodnom staništu imaju manje količine oborina od ostalih, što je dovelo do genetske prilagodbe, zatim proizvode manje biomase jer produkte asimilacije nagomilavaju u stanicama zbog sprječavanja utjecaja niskih temperatura. Nadzemni dio ima manju lisnu površinu jer se vjerojatno asimilati translociraju za pojačani rast korijena, ali to bi još trebalo istražiti.

6. ZAKLJUČAK

Prikazani rezultati istraživanja na šest populacija hrasta lužnjaka ukazuju da izlaganje eksperimentalnoj suši utječe na značajno smanjivanje intenziteta neto fotosinteze. To je bio slučaj u gotovo svim provenijencijama, međutim, fenotipski odgovori između provenijencija su se razlikovali značajno, što ukazuje na njihove genotipske razlike.

Općenito, provenijencije koje su razvile manju masu nadzemnog dijela biljke, manje su transpirirale, a time i trošile manje vode. Njihova reakcija na stres je bila blaža. To su generalno provenijencije s podrijetlom iz suših prirodnih staništa (Estonija, Litva, Mađarska). Možemo zaključiti da je genetska diferencijacija između provenijencija uzrokovana prirodnom selekcijom.

7. LITERATURA

1. Aroca R. (ed.), Plant Responses to Drought Stress,
   DOI: 10.1007/978-3-642-32653-0_5, _ Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2012
2. Arend, M., Brem, A., Kuster, T.M., Guenthardt-Goerg, M.S. 2013: Seasonal photosynthetic responses of European oaks to drought and elevated daytime temperature. Plant Biol 15:169–176.
3. Arend, M., Sever, K., Pflug, E., Gessler, A., Schaub, M. 2016: Seasonal photosynthetic response of European beech to severe summer drought: Limitation, recovery and post-drought stimulation. Agr. Forest. Meterol., 220 (2016): 83–89.
4. Epron, D., Dreyer, E. 1993: Long-term effects of drought on photosynthesis of adult oak trees (Quercus petraea /Matt./ Liebl and Quercus robur L.) in a natural stand. New Phytol 125:381–389.
5. Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D. 2009: Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development, Springer Verlag/EDP, Sciences/INRA
6. Franjić, J., Škvorc, Ž. 2010: Šumsko drveće i grmlje Hrvatske. Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet, Zagreb
7. Kereša, S., Barić, M., Horvat, M., Habuš Jerčić, I. 2008: Mehanizmi tolerantnosti biljaka na sušu i njihova genetska osnova kod pšenice. Zagreb, 35-45
8. Nikolić, T., Kovačić, S. 2008: Flora Medvednice, 250 najčešćih vrsta. Školska knjiga, Zagreb
9. Pevalek-Kozlina, B. 2003: Fiziologija bilja. Profil International, Zagreb
10. Škvorc, Ž., Franjić, J. i Sever, K. 2013: Fiziologija bilja, interna skripta. Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet, Zagreb
11. Trinajstić, I. 1988: Taksonomska problematika hrasta lužnjaka (*Quercus robur* L.) u flori Jugoslavije. Glas. Šum. pokuse, 2: 9-13.
12. Vukelić, J. 2012: Šumska vegetacija Hrvatske. Sveučilište u Zagrebu, Šumarski fakultet, Zagreb