

Fiziološke reakcije tradicijskih kultivara graha na stres suše

Lončar, Matko

Master's thesis / Diplomski rad

2022

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://um.nsk.hr/um:nbn:hr:204:845176>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-11-20**



Repository / Repozitorij:

[Repository Faculty of Agriculture University of Zagreb](#)





Sveučilište u Zagrebu
Agronomski fakultet

University of Zagreb
Faculty of Agriculture



FIZIOLOŠKE REAKCIJE TRADICIJSKIH KULTIVARA GRAHA NA STRES SUŠE

DIPLOMSKI RAD

Matko Lončar

Zagreb, prosinac, 2022.



Sveučilište u Zagrebu
Agronomski fakultet

University of Zagreb
Faculty of Agriculture



Diplomski studij:

Mikrobna biotehnologija u poljoprivredi

FIZIOLOŠKE REAKCIJE TRADICIJSKIH KULTIVARA GRAHA NA STRES SUŠE

DIPLOMSKI RAD

Matko Lončar

Mentor:

izv. prof. dr. sc. Boris Lazarević

Zagreb, prosinac, 2022.



Sveučilište u Zagrebu
Agronomski fakultet

University of Zagreb
Faculty of Agriculture



IZJAVA STUDENTA O AKADEMSKOJ ČESTITOSTI

Ja, **Matko Lončar**, JMBAG 0178111378, rođen 22. 04. 1997. u Zagrebu, izjavljujem da sam samostalno izradila/izradio diplomski rad pod naslovom:

FIZIOLOŠKE REAKCIJE TRADICIJSKIH KULTIVARA GRAHA NA STRES SUŠE

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 studenta **Matka Lončara**, JMBAG 0178111378, naslova

FIZIOLOŠKE REAKCIJE TRADICIJSKIH KULTIVARA GRAHA NA STRES SUŠE

obranjen je i ocijenjen ocjenom _____, dana _____.

Povjerenstvo:

potpisi:

1. izv. prof. dr. sc. Boris Lazarević mentor

2. izv. prof. dr. sc. Marko Petek član

3. doc. dr. sc. Toni Safner član

Sadržaj

1. Uvod.....	1
1.1. Cilj rada.....	2
2. Razrada literature	3
2.1. Porijeklo i značaj graha.....	3
2.1.1. Morfološke osobine i uvjeti uzgoja graha	3
2.2. Suša.....	5
2.3. Utjecaj suše na biljku.....	5
2.4. Mehanizmi tolerantnosti prema suši.....	6
2.5. Fiziološke reakcije biljke na stres suše.....	9
2.5.1. Transpiracija.....	9
2.5.2. Fotosinteza.....	9
2.5.3. Reakcije ovisne o svjetlu.....	10
2.5.4. Reakcije neovisne o svjetlu (Calvinov ciklus).....	10
2.5.5. Fluorescencija klorofila a.....	11
3. Materijali i metode.....	12
3.1. Postavljanje pokusa i mjerenja.....	12
3.2. Statistička analiza podataka.....	12
4. Rezultati	14
5. Rasprava.....	20
6. Zaključak	21
7. Popis literature	22
8. Životopis.....	27

Sažetak

Diplomskog rada studenta **Matka Lončara**, naslova

FIZIOLOŠKE REAKCIJE TRADICIJSKIH KULTIVARA GRAHA NA STRES SUŠE

Suša je najvažniji abiotički stres u proizvodnji graha (*Phaseolus vulgaris* L.) koji je jedna od najčešće uzgajanih kultura u svijetu.

Cilj rada je bio istovremenim mjerenjem provodljivosti puči i klorofilne fluorescencije pratiti fiziološke promjene kod različitih tradicijskih kultivara graha te pomoću promjena tih parametara procijeniti njihovu otpornost na stres suše. Za pokus su se koristila četiri tradicijska kultivara graha, 'Biser', 'Puter', 'Trešnjevac' i 'Zelenčec' koji su uzgojeni iz sjemena. Nakon razvijenog prvog pravog lista, 10 biljaka svakog kultivara presađeno u posude s pijeskom te je zaliveno. Biljke kontrole (polovica biljaka) su konstantno zalijevane dok je kod biljaka tretmana suše zalijevanje izostavljeno tijekom 10 dana. Svaka 2 dana mjereni su parametri provodljivosti puči (g_{sw}), provodljivost graničnog sloja lista (g_{bw}), ukupna provodljivost puči (g_{tw}), intenzitet transpiracije (E), efektivna efikasnost fotosustava PSII ($\Phi PSII$) i intenzitet transporta elektrona (ETR) uz pomoć porometra/fluorometra LI-COR LI-600. Rezultati ukazuju da je kultivar Biser otporniji na sušu u usporedbi s ostalim istraživanim tradicijskim kultivarima jer je u tretmanu suše zadržao veću provodljivost puči, viši intenzitet transpiracije te veći ETR.

Ključne riječi: suša, grah, tradicijski kultivar, tolerantnost

Summary

Of the master's thesis – student **Matko Lončar** entitled

PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF TRADITIONAL COMMON BEAN CULTIVARS TO DROUGHT

Drought is the most important abiotic stress in the production of common bean (*Phaseolus vulgaris L.*), which is one of the most cultivated crops in the world.

The aim of this study was to monitor physiological changes in different traditional bean cultivars by simultaneous measuring shoot conductivity and chlorophyll fluorescence and using these changes to assess the resistance of different cultivars under drought stress conditions. Four traditional common bean cultivars were used for the experiment: 'Biser', 'Puter', 'Trešnjevac' and 'Zelenčec' which are grown from seed. After the first leaf developed, 10 plants of each cultivar were transplanted into containers with sand and watered. The control plants (half of the plants) were constantly watered, while the drought treatment plants were not watered for 10 days. Stomatal conductance (g_{sw}), boundary layer conductance (g_{bw}), total stomatal conductance (g_{tw}), transpiration (E), effective quantum yield of PSII (Φ_{PSII}) and electron transport rate (ETR) were measured every 2 days with the LI-COR LI-600 porometer/fluorometer. The results show that the cv. Biser is more drought resistant compared to the other studied traditional cultivars, because it maintained higher stomatal conductivity, higher transpiration rate and higher ETR in the drought treatment.

Keywords: drought, common bean, traditional cultivar, tolerance

1. Uvod

Grah (*Phaseolus vulgaris L.*) je jedna od najznačajnijih poljoprivrednih kultura u svijetu. Pripada porodici mahunarki (*Fabaceae*). Jednogodišnja je zeljasta biljka čiji je uzgoj znatno jednostavniji u usporedbi s ostalim povrtlarskim kulturama (Todorović i sur., 2003). Grah kao kultura vrlo dobro uspijeva na različitim tipovima tala. Također, zbog fiksacije dušika odličan je kao predusjev jer povećava ukupnu plodnost tla (Spasojević i sur., 1984).

Suša predstavlja razdoblje kada su zalihe vode u tlu smanjene zbog nedostatka oborina. Njena pojava u svijetu postaje sve češća, naročito posljednjih godina. Globalne klimatske promjene utječu na povišenje temperature a samim time uzrokuju veću evapotranspiraciju i učestalije pojave suše (Hillel i Rosenzweig, 2002). Prema Allanu i Sodenu (2008) zbog globalnih klimatskih promjena trend zagrijavanja atmosfere u 21. stoljeću nastavit će se, a srednje temperature zraka trebale bi porasti za 1,4°C do 5,8°C do kraja stoljeća. Pored temperaturnog rasta i jačeg isparavanja očekuje se smanjenje oborina i vlažnosti tla te općenito smanjenje količine raspoložive vode.

Manjak vode u kombinaciji sa visokim temperaturama zraka nepovoljno djeluje na rast i razvoj biljaka. Suša je jedan od glavnih abiotičkih stresova u biljnoj proizvodnji te uzrokuju fiziološke i biokemijske poremećaje (Kim i sur., 2019). Njenom pojavom prinos znatno pada te se smanjuje njegova kvaliteta (Shao i sur., 2008). U sušnom razdoblju biljke zatvaraju puči da bi spriječile gubitak vode i sušenje lista. Uz nedostatak vode, tijekom suše također dolazi i do nedostatka hranjivih tvari te loše raspodjele asimilata u biljci. Zatvaranje puči glavni je uzrok fotoinhibicije koja se očituje smanjenjem stope fotosinteze (Vukadinović i sur., 2014). Kada dođe do manjeg nedostatka vode tijekom duljeg perioda, tada biljke razvijaju određenu toleranciju na sušu koja ovisi o biljnoj vrsti. Tolerancija na sušu je kompleksno svojstvo, a određeno je različitim morfološkim ili fiziološkim osobinama. Tolerancija na sušu može se postići ako biljke posjeduju mehanizam za izbjegavanje suše, mehanizam za toleranciju na dehidraciju ili mehanizam za smanjenje dehidracije (Kereša i sur., 2008).

1.1. Cilj rada

Cilj rada je istovremenim mjerenjem provodljivosti puči i klorofilne fluorescencije pratiti fiziološke promjene (provodljivost puči, transpiraciju, provodljivost mezofila lista, oštećenja fotosustava i proces fotosinteze) kod različitih tradicijskih kultivara graha (Bisera, Putera, Trešnjevca i Zelenčeca) te pomoću promjena tih parametara procijeniti njihovu otpornost na stres suše.

2. Razrada literature

2.1. Porijeklo i značaj graha

Grah (*Phaseolus vulgaris* L.) je jednogodišnja zeljasta biljka koja pripada porodici mahunarki (*Fabaceae*). Gotovo uvijek se uzgaja u plodoredu zbog prevencije napada štetnika te nastanka bolesti koje se prenose preko zaraženih biljnih dijelova (Lešić i sur., 2002). Porijeklom je iz Srednje i Južne Amerike a smatra se da je njegov praroditelj *Phaseolus aboriginus* (Spasojević i sur., 1984). Razvio se u pretežito tropskim predjelima jer ima potrebu za visokim temperaturama i veliku osjetljivost na mraz. U Europu je prenesen u 16. Stoljeću, dok se na našim prostorima počeo uzgajati početkom 17. stoljeća (Knezović i sur., 2008). Grah je značajan za ljudsku prehranu jer sadrži visok udio hranjivih tvari osobito bjelančevina i ugljikohidrata. Također obiluje vitaminima B skupine. Mlade mahune graha sadrže oko 25-30% bjelančevina (Spasojević i sur., 1984) te su izgrađene od aminokiselina koje se vrlo slične bjelančevinama životinjskog porijekla (Coelho i Sgarbieri, 1994). Osim u ljudskoj prehrani grah ima široku primjenu u hranidbi stoke te u industriji proizvodnje limunske kiseline (Spasojević i sur., 1984).

2.1.1. Morfološke osobine i uvjeti uzgoja graha

Korijen graha je vretenastog oblika sa dugačkim i dobro razvijenim bočnim korjenima koji imaju dobru usisnu moć pa grah može podnijeti kratkotrajne suše (Todorović i sur., 2008). U usporedbi s ostalim pripadnicima porodice *Fabaceae*, slabije je razvijen. Na korijenovim dlačicama nalaze se bakterijske kvržice pomoću kojih biljka fiksira atmosferski dušik. Stabljika je u početku vegetacije zeljasta, kasnije djelomično odrveni. Sorte niskih stabljiki narastu od 30-40 cm u visinu a visokih čak do 3 m. Kod visokih sorata stabljika je povijena te treba oslonac za normalan rast. Na grahu razlikujemo tri vrste listova, odnosno kotiledone, prvi par listova i listove odrasle biljke (Parađiković, 2009). Kotiledoni su jednostavno građeni, nasuprotni su te su bogati hranjivim tvarima i vodom. Pravi listovi su složene trodijelne građe a pojavljuju se naizmjenično na biljci. Mogu biti od svjetlo zelene do ljubičaste nijanse, a površina im je prekrivena sitnim dlačicama. Cvjetovi izbijaju iz pazušca lisnih peteljki, najčešće u skupini od 6 do 8. Nalaze se na kratkim stapkama, leptiraste su građe od 1 – 1,5 cm duljine te su dvospolni. Sastoje se od čašice, krunice, prašnika i tučka (Parađiković, 2009). Donje dvije latice cvijeta srasle su te tvore ladicu, dok su bočne slobodne i čine krilca. Na cvijetu se nalazi 10 prašnika od kojih je 9 međusobno sraslo, a jedan je slobodan (Todorović i sur., 2008). Plod graha je dvokrilna mahuna koja može biti različitih oblika, boja i veličina. Obično su zelene ili žute boje, plosnate ili okrugle duljine od 8 – 20 cm (Parađiković, 2009). Oblik mahune je postojana osobina i ne mijenja se prilikom djelovanja vanjskih faktora (Todorović i sur., 2008). Pri tehnološkoj zriobi mahune su krhke i sočne te razviju oko 10

sjemenki. Sjemenke graha građene su iz sjemene lupine, zatim dvije supke i klice. Različitih su oblika veličine. Prema obliku mogu biti okrugle, ovalne, eliptične, cilindrične ili bubrežaste. Boja sjemenki može biti bijela, siva, smeđa, crna, crvena ili šarena. U povoljnim uvjetima mogu zadržati klijavost 4 do 5 godina (Lešić i sur., 2002).

Grah se gotovo uvijek uzgaja u plodoredu zbog prevencije bolesti koje se prenose preko zaraženih biljnih dijelova. Plodored ne bi trebao trajati duže od 4 godine. Tlo za uzgoj graha mora biti plodno, strukturirano, rastresito, duboko, slabo kisele do neutralne reakcije odnosno pH 6,5-7,5 (Todorović i sur., 2008). Svojim prinosom na kraju vegetacije grah iznese dosta veliku količinu biljnih hraniva iz tla. U početku rasta biljka ima najveću potrebu za dušikom i kalijem. Potreba za dušikom smanjuje se nakon razvoja kvržičnih bakterija na korijenovim dlačicama a ponovo se povećava krajem vegetacije zbog stvaranja proteina u zrnu graha. Sjetva se obično obavlja početkom Svibnja na dubini od 8-10 cm kada se tlo zagrije na temperaturu od 10-12°C. Berba se provodi kada nastupi tehnološka zrelost odnosno kada postotak zrna u najrazvijenijim mahunama iznosi oko 12% (Matotan, 1994).

2.2. Suša

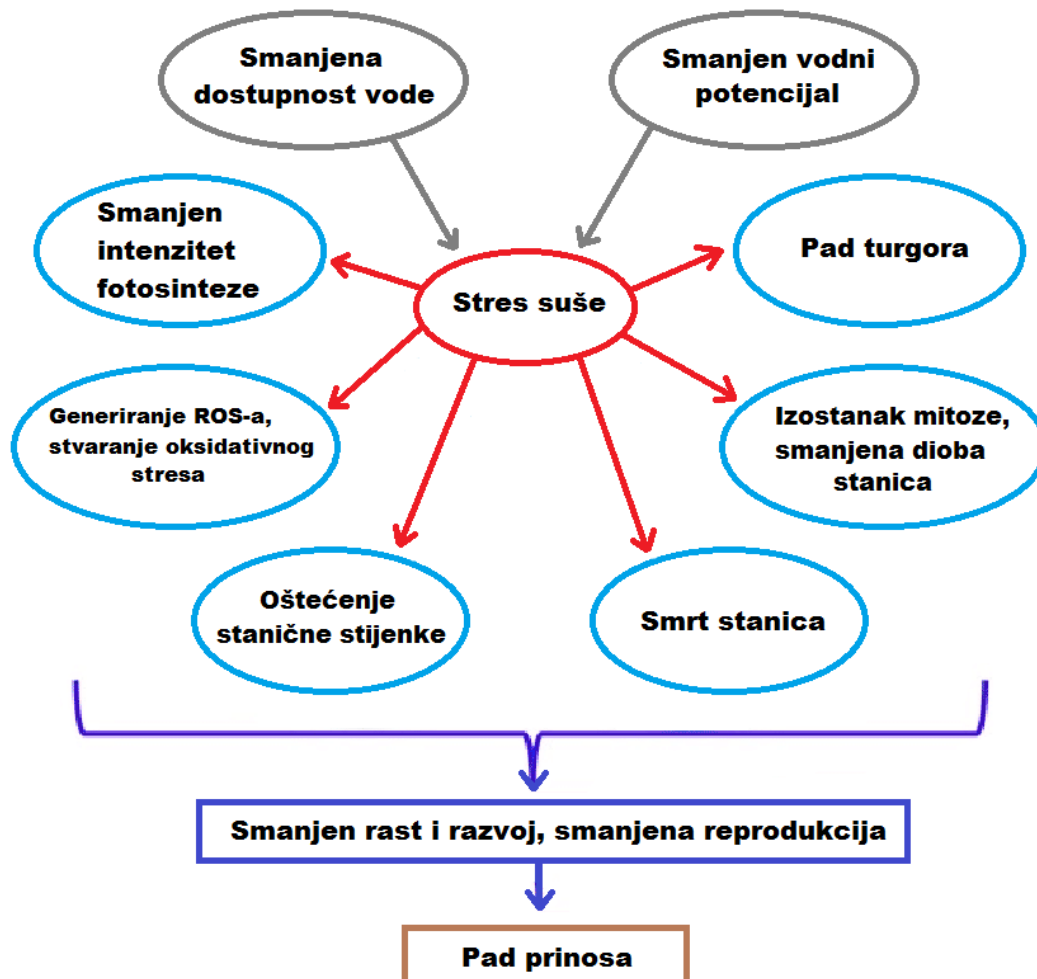
U meteorološkom smislu suša je pojava vodnog deficita. Zbog nemogućnosti predviđanja geografskog i sezonskog nastanka suše uz klimatske promjene i porast temperature te intenziteta evapotranspiracije može se očekivati njen sve izraženiji negativni utjecaj (Ribaut i sur., 2004; Bänziger i Araus, 2007).

Ako gledamo s ekofiziološkog aspekta, biljke dolaze u stanje suše kada je turgor tkiva manji od maksimalnog (Araus i sur., 2003). Do smanjenja turgorskog tlaka u tkivu biljke dolazi kada je intenzitet transpiracije veći u odnosu na stupanj usvajanja vode iz tla. Isto se događa u stanju smanjene vlage u tlu te povećane temperature zraka i smanjene vlažnosti zraka (Kardol i sur., 2010). Zbog nedovoljne količine vode i otopljenih tvari unutar biljke dolazi do poremećaja u procesu fotosinteze te raspodjeli asimilata (Vukadinović, 2018).

Abiotski faktori, od kojih su najčešći suša i visoka temperatura predstavljaju najveća ograničenja u poljoprivrednoj proizvodnji. Oni uzrokuju biokemijske i fiziološke poremećaje unutar biljke. Česta je pojava oba stresa istovremeno, što direktno utječe na smanjene prinosa (Vukadinović, 2018). Frahm i sur. (2004) navode kako različiti kultivari graha pokazuju različitu otpornost na sušu. Selekcijom genotipova koji su otporniji na sušu njen štetni utjecaj uvelike se može smanjiti.

2.3. Utjecaj suše na biljku

Stupanj štetnog efekta suše ovisi o njenom intenzitetu i duljini trajanja kao i o vrsti te razvojnom stadiju biljke (Farooq, 2009). Kod stanja umjerene suše dolazi do pada vodnog potencijala u listovima, stanična stijenka se opušta što dovodi do smanjenja turgorskog tlaka. Kod niskog turgorskog tlaka dolazi do inhibicije rasta stanica te je ukupna površina listova manja. Preko manje lisne površine smanjuje se i transpiracija te biljka gubi manje vode. Ako suša nastupi nakon što je biljka razvila punu lisnu površinu može doći do odbacivanja lista. Suša dovodi do fotoinhibicije fotosustava II (PSII) i uzrokuje značajno smanjenje sadržaja fotosintetskih pigmenata, proteina i lipida (Athar i Ashraf, 2004). U stanju izrazite suše dolazi do prestanka procesa fotosinteze i općeg narušavanja metabolizma što na kraju rezultira smrću stanica (Kravić, 2013). Suša također može uzrokovati i oksidativni stres kod kojeg se stvaraju reaktivni oblici kisika koji dovode do oštećenja proteina, lipida i DNK (Foyer i Noctor, 2005). Slikom 2.1. prikazani su učinci stresa suše na biljke te reakcije biljaka na stres suše.



Slika 2.1. Reakcije biljke na stres suše
Izvor: Hasanuzzaman i sur., 2014 (preuzeto i prilagođeno)

2.4. Mehanizmi tolerantnosti prema suši

Tolerantnost na sušu je kompleksno svojstvo biljaka koje je određeno različitim morfološkim i fiziološkim osobinama u vezi sa rastom i razvojem biljke, stabilnošću membranskog sustava, fotosintetskom aktivnosti i osmotskom prilagodbom. Osmotska prilagodba omogućuje adaptivne promjene u biljnoj strukturi, reguliranje stope rasta, održavanje osmotskog potencijala tkiva te uključivanje fiziološko-biokemijskih i antioksidativnih sustava obrane (Kravić, 2013).

Biljke mogu izbjegavati sušu potpuno ili djelomično. Potpuno izbjegavanje suše ili bijeg od suše (escape) je sposobnost biljke da završi svoj životni ciklus prije izraženog nastanka suše. Djelomično izbjegavanje suše (avoidance) je sposobnost biljke da uz pomoć razvijenog korijenovog sustava i dobrog zadržavanja vode u stanicama održi visoki vodni potencijal tkiva usprkos deficitu vode u tlu (Price i sur., 2002).

Tolerantnost na sušu može se postići ako biljke posjeduju mehanizam za izbjegavanje suše, mehanizam za tolerantnost na dehidraciju ili mehanizam za smanjenje dehidracije (Kereša i sur., 2008).

Izbjegavanje suše jedan je od morfoloških fenomena a može se postići ranim dozrijevanjem. Genotipovi mnogih biljaka koje posjeduju ovaj mehanizam završe svoj životni ciklus prije početka nastanka intenzivnije suše. To se postiže ubrzanim rastom te pojačanom metaboličkom aktivnosti (McKay i sur., 2003). Uz pomoć selekcije genotipova za svojstva koja omogućuju ubrzani rast može se omogućiti ranozrelost, a time i izbjegavanje suše (Kereša i sur., 2008).

Tolerantnost na dehidraciju biljkama omogućuje da obavljaju životne funkcije i u stanju dehidriranosti uz pomoć osmotske prilagodbe (McCue i Hanson, 1990). Osmotska prilagodba je smanjenje osmotskog potencijala u stanici a uzrokuje ju aktivno nakupljanje određenih osmolita tijekom smanjenja vodnog potencijala u listu. Ona omogućuje biljkama u sušnim uvjetima bolju eksploataciju vlage iz tla, otvorenost puči i njihovu bolju provodljivost te odvijanje fotosinteze (Kereša i sur., 2008).

Smanjenje dehidracije je fiziološka prilagodba biljke na nedostatak vlage u tlu (McKay i sur., 2003). Biljke koje posjeduju ovaj mehanizam imaju nižu metaboličku aktivnost, sporiji rast, viši vodni potencijal i viši turgor u stanicama u sušnom razdoblju a to se događa zbog zatvaranja puči. Progresivnim zatvaranjem puči dolazi do smanjenja transpiracije te smanjenja fotosinteze (Kereša i sur., 2008). Zatvaranje puči također je kontrolirano apscizinskom kiselinom (ABA) (Davis i Zhang, 1991). Ona se sintetizira u uvjetima nedostatka vode te se prenosi do stanica zapornica. ABA inihibira rad mebranskih proteina zaduženih za regulaciju osmotskog potencijala stanica zapornica puči. Zbog inhibicije aktivnosti ovih proteinskih sustava dolazi do pada koncentracije iona u stanicama zapornicma, odnosno do pada osmotskog vodnog potencijala, što rezultira padom turgorskog tlaka te zatvaranjem puči (Lazarević i Poljak, 2019). Slikom 2.2. prikazane su osnove tolerantnosti na sušu kod biljaka.



Slika 2.2. Osnove tolerantnosti na sušu kod biljaka
Izvor: Shao i sur., 2008 (preuzeto i prilagođeno)

2.5. Fiziološke reakcije biljke na stres suše

Stres suše kod biljke uzrokuje pad vodnog potencijala u listovima što dovodi do smanjenja turgorskog tlaka. Rast stanica pod utjecajem je turgora, što znači da smanjenje turgorskog tlaka dovodi do inhibicije njihovog rasta zbog čega je ukupna površina listova manja. Preko manje lisne površine smanjuje se i transpiracija te biljka gubi manje vode. Smanjenje lisne površine dovodi do smanjene potrošnje vode i asimilata te se zbog toga veća količina ugljikohidrata translocira u korijen što omogućuje njegov rast (Lazarević i Poljak, 2019). Kod dugotrajnijih suša dolazi do isušivanja gornjih slojeva tla pa biljke počinju razvijati dublje korijenje. Jedna od posljedica nedostatka vode u biljci je odbacivanje lišća. Zbog pojačane sinteze etilena listovi brže stare te otpadaju. Pomoću osmotske prilagodbe biljka može smanjiti vodni potencijal stanice, a da pritom ne dođe do znatne promjene njenog volumena ili turgorskog tlaka. Osmotska prilagodba omogućuje i reguliranje stope rasta te uključivanje fiziološko-biokemijskih i antioksidativnih sustava obrane (Kravić, 2013). U sušnom razdoblju mnoge biljke razvijaju zadebljanu kutikulu. Ona smanjuje ulazak CO₂ u biljku, a fotosinteza ostaje uglavnom nepromijenjena.

2.5.1. Transpiracija

Transpiracija je složen biofizički proces u kojem se voda kreće kroz biljku te isparava sa njenih vršnih dijelova, najčešće listova. Voda se oslobađa iz listova difuzijom kroz puči u obliku vodene pare. Takva vrsta transpiracije naziva se stomatalna i putem nje biljka gubi najveću količinu vode. Postoje još kutikularna i lenticelna transpiracija. Kutikularnom transpiracijom odrasle biljke gube oko 5% vode, dok mlade biljke s tanjom kutikulom mogu izgubiti do 50% ukupno primljene vode. Lenticelna transpiracija odvija se kroz otvore na na odrvenjelim biljnim dijelovima (lenticelama) i ona čini do 30% ukupnog gubitka vode transpiracijom (Lazarević i Poljak, 2019).

Brzina transpiracije kod biljke u najvećoj mjeri regulirana brojem i veličinom puči. Također na brzinu transpiracije uvelike utječu temperatura, vlaga, vjetar te intenzitet sunčevog zračenja (Novák, 1995).

2.5.2. Fotosinteza

Fotosinteza je proces u kojem se anorganske tvari mogu prevesti u organske spojeve uz pomoć sunčevog zračenja (Pevalek-Kozlina, 2003). To je jedini biološki značajan proces u kojem se sunčeva energija može pretvoriti u organizmima dostupnu kemijsku energiju.

Tijekom fotosinteze odvijaju se dva procesa, odnosno reakcije ovisne o svjetlu i reakcije neovisne o svjetlu (Calvinov ciklus). U reakcijama koje ovise o svjetlu

svjetlosna energija pohranjuje se u kemijskim vezama vezama ATP-a i NADPH-a uz pomoć dva proteinska kompleksa koji se nazivaju fotosustavi. Uz ATP i NADPH nastaje kisik, a reakcije se odvijaju u tilakoidima kloroplasta. U reakcijama koje ne ovise o svjetlu, ATP i NADPH koriste se za sintezu organskih molekula iz CO₂. Te se reakcije odvijaju u stromi kloroplasta (Stryer i sur., 2012).

2.5.3. Reakcije ovisne o svjetlu

U reakcijama ovisnim o svjetlu ili primarnim reakcijama fotosinteze sunčeva se energija pretvara u kemijsku. Reakcije se odvijaju u tilakoidnim membranama kloroplasta u kojima dolazi do prijenosa elektrona i protona između različitih molekularnih kompleksa. Taj se process naziva tok elektrona, a on može biti ciklički i neciklički. Neciklički tok elektrona uključuje oba fotosustava (fotosustav dva (PSII) i fotosustav jedan (PSI)) te citokrom *b₆f* kompleks (Taiz i Zeiger, 2002). Konačni produkti necikličkog prijenosa elektrona su ATP koji je izvor energije i NADPH koji je izvor visokoenergiziranih elektrona (Nelson i Cox, 2013). Ciklički tok elektrona uključuje samo fotosustav I (PSI) gdje se visokoenergetski elektroni vraćaju na citokrom *b₆f* kompleks i tamo prelaze u niže energetske stanje te se stvara protonski gradijent koji pokreće aktivnost ATP-sintaze, te je ATP jedini produkt cikličkog transporta elektrona (Taiz i Zeiger, 2002).

2.5.4. Reakcije neovisne o svjetlu (Calvinov ciklus)

U reakcije neovisne o svjetlu (Calvinov ciklus) ulaze sve reakcije gdje se CO₂ ugrađuje u organske spojeve, odnosno reakcije redukcije CO₂ do ugljikohidrata za koje su nužni NADPH i ATP iz svjetlosnih reakcija (Pevalek - Kozlina, 2003). Proces se odvija u stromi kloroplasta. Ugljik u Calvinov ciklus ulazi u obliku CO₂, a izlazi kao ugljikohidrat, gliceraldehid-3-fosfat, koji je ishodišna spoj za sintezu glukoze te drugih jednostavnih šećera (Nelson i Cox, 2013). Calvinov ciklus može se podijeliti u tri stadija. Prvi stadij je fiksacija CO₂, odnosno vezivanje molekule CO₂ na molekulu ribuloze-1,5-difosfata (RuBP) uz pomoć enzima RUBISCO pri čemu nastaje molekula 3-fosfoglicerata. U drugom stadiju, odnosno redukciji CO₂, 3-fosfoglicerat koji je nastao u prvom stadiju fosforilira se do 1,3- difosfoglicerata pomoću ATP-a koji potječe iz svjetlosnih reakcija. 1,3-difosfoglicerat se reducira do gliceraldehid-3-fosfata koristeći NADPH. Treći stadij naziva se regeneracija RuBP. U tom se stadiju događa pregrupiranje ugljika, odnosno od 5 molekula trioza fosfata nastaju 3 molekule ribuloza-1,5-difosfata koji ponovno služi kao supstrat za vezivanje CO₂ (karboksilaciju) (Pevalek - Kozlina, 2003).

2.5.5. Fluorescencija klorofila *a*

Svjetlosna energija koja je apsorbirana od strane klorofila može se iskoristiti na tri načina. Jedan dio energije može se iskoristiti za proces fotosinteze, drugi dio se oslobađa u obliku topline dok se mali dio energije oslobađa u obliku fotona crvene svjetlosti što rezultira fluorescencijom klorofila *a* (Maxwell i Johnson, 2000). Nakon što apsorbira svjetlost, molekula klorofila *a* prelazi u pobuđeno stanje (više energetsko stanje). Fluorescencija je pojava koja se događa kada se molekula klorofila vraća iz pobuđenog stanja ponovno u osnovno stanje. Zbog toga se emitira svjetlost koja ima veću valnu duljinu te manju energiju od apsorbirane svjetlosti. Kada se elektroni vraćaju u osnovno stanje oslobađaju se fotoni svjetlosti (Pevalek-Kozlina, 2003). Svjetlost koja se emitira fluorescencijom predstavlja manje od 5% ukupne svjetlosti reflektirane s listova biljke (Taiz i Zeiger, 1998). Zbog toga se ona može detektirati samo preciznim uređajima koji se nazivaju fluorometri. Pomoću njih se mjeri fluorescencija klorofila *a* iz koje se mogu izračunati različiti parametri koji nam ukazuju na učinkovitost fotosustava II (PSII) (Lichtenthaler i Babani 2004). Mjerenje klorofilne fluorescencije česta je metoda određivanja reakcije biljaka u stresnim uvjetima (Baker i Rosenqvist, 2004). Analiza klorofilne fluorescencije brza je, neinvazivna i relativno jednostavna metoda, te daje detaljne informacije o PSII u uvjetima stresa. Značajna je u razumijevanju osnovnih mehanizama fotosinteze i reakcije biljaka na promjene u okolini (Furbank i sur., 2009). U stresnim uvjetima dolazi do zatvaranja ili oštećenja PSII čime se smanjuje udio energije iskorišten u fotokemijskim reakcijama, a povećava udio energije utrošen na fluorescenciju i nefotokemijsko čišćenje (Maxwell i Johnson, 2000).

3. Materijali i metode

3.1. Postavljanje pokusa i mjerenja

Pokus je postavljen na Agronomskom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu, u komori rasta s kontroliranim uvjetima temperature, vlage zraka, intenziteta osvjetljenja i fotoperioda. Za pokus se koristilo sjeme 4 primki tradicijskih kultivara graha (genotipa) niskog habitusa rasta: biser, zelenčec, trešnjevac i puter. Sjeme graha je naklijavano u kljališnim kontejnerima kako bi se dobilo dovoljno biljnog materijala za pokus. Nakon klijanja odabrano je 10 podjednako razvijenih biljaka od svakog kultivara za pokus. Biljke su presađene u PVC tube promjera 5 cm, visine 28 cm i volumena $0,56 \text{ cm}^3$. Svaka tuba je bila ispunjena sa jednakom količinom ispranog i prosušenog kvarcnog riječnog pijeska promjera 0,05-2,0 mm. Tijekom klijanja i cijelog trajanja pokusa biljke su uzgajane u pri $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ svjetlosti, 16/8 h fotoperiodu, temperaturi od 25/20°C i relativnoj vlazi zraka 60%. Nakon presađivanja sve biljke su zalivene sa 25 ml destilirane vode i 25 ml hranjive otopine. Za hranjivu otopinu se koristila $\frac{1}{2}$ Hoaglandova hranjiva otopina (Hoagland i Arnon, 1950). Pet biljaka svakog kultivara je uzgajano u tretmanu suše i pet biljaka u kontroli. Nakon početnog dodavanja hranjive otopine i navodnjavanja prilikom presađivanja, biljke u tretmanu suše nisu bile navodnjavane, dok se kod biljaka u kontroli sadržaj vode u pijesku održavao na razini poljskog vodnog kapaciteta. Slikom 3.1. prikazane su biljke graha u komori rasta nakon 10 dana.

Mjerenja su provedena prijenosnim poro/fluorometrom, uređajem LI-600 (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, United States) (Slika 3.2.) To je uređaj koji mjeri provodljivost puči i klorofilnu fluorescenciju na istoj lisnoj površini. Mjereni su parametri provodljivosti puči (g_{sw}), provodljivost graničnog sloja lista (g_{bw}), ukupna provodljivost puči (g_{tw}), intenzitet transpiracije (E), efektivna efikasnost fotosustava PSII (Φ_{PSII}) i intenzitet transporta elektrona (ETR). Pokus je trajao 10 dana i ukupno je provedeno 5 mjerenja (2., 4., 6., 8. i 10. dana pokusa).

3.2. Statistička analiza podataka

Podaci su obrađeni u statističkom programu JMP® Pro 16 (SAS Institute Inc., Cary, NC). Provedena je dvosmjerna analiza varijance po svakom mjerenju. Genotipovi graha i tretmani su tretirani kao fiksni faktor, a pojedinačne biljke su tretirane kao repeticije. U slučaju da je F test bio signifikantan na razini $p < 0.05$, srednje vrijednosti su uspoređene Tukey HSD testom.



Slika 3.1. Billjke graha u komori rasta nakon 10 dana (lijevo-biljke tretmana suše, desno-kontrole).



Slika 3.2. LI-COR LI-600 Porometar/Fluorometar
Izvor: LI-COR Biosciences - Impacting Lives Through Science
<https://www.licor.com/images/env/backgrounds/600/li600-thumb.jpg> – pristup 21.10.2022.

4. Rezultati

Tablica 4.1. prikazuje analizu varijance (ANOVA) za istraživana svojstva mjerena tijekom 10 dana na 4 tradicijska kultivara graha (genotipa) uzgajana u tretmanu suše i kontroli. Značajne razlike između istraživanih genotipova utvrđene su za provodljivost puči (g_{sw}) i intenzitet transpiracije (E) u svim mjernjima te ukupne provodljivosti puči (g_{tw}) u svim, osim kod prvog mjernja. Također genotipovi su se značajno razlikovali u efektivne efikasnosti fotosustava PSII ($\Phi PSII$) u prvom, četvrtom i petom mjerenju te u ETR u prvom mjerenju (Tablica 4.1.). Značajan utjecaj tretmana na g_{tw} utvrđen je u svim mjerenjima, a za g_{sw} i E od drugog mjerenja pa nadalje. Tretmani nisu utjecali na efektivnu efikasnost fotosustava PSII ($\Phi PSII$), dok su značajne razlike između tretmana utvrđene za ETR udrugom, četvrtom i petom mjerenju (Tablica 4.1.). Statistički značajan interakcijski učinak tretman x genotip utvrđen je u četvrtom i petom mjerenju za g_{sw} , g_{tw} , E, i ETR.

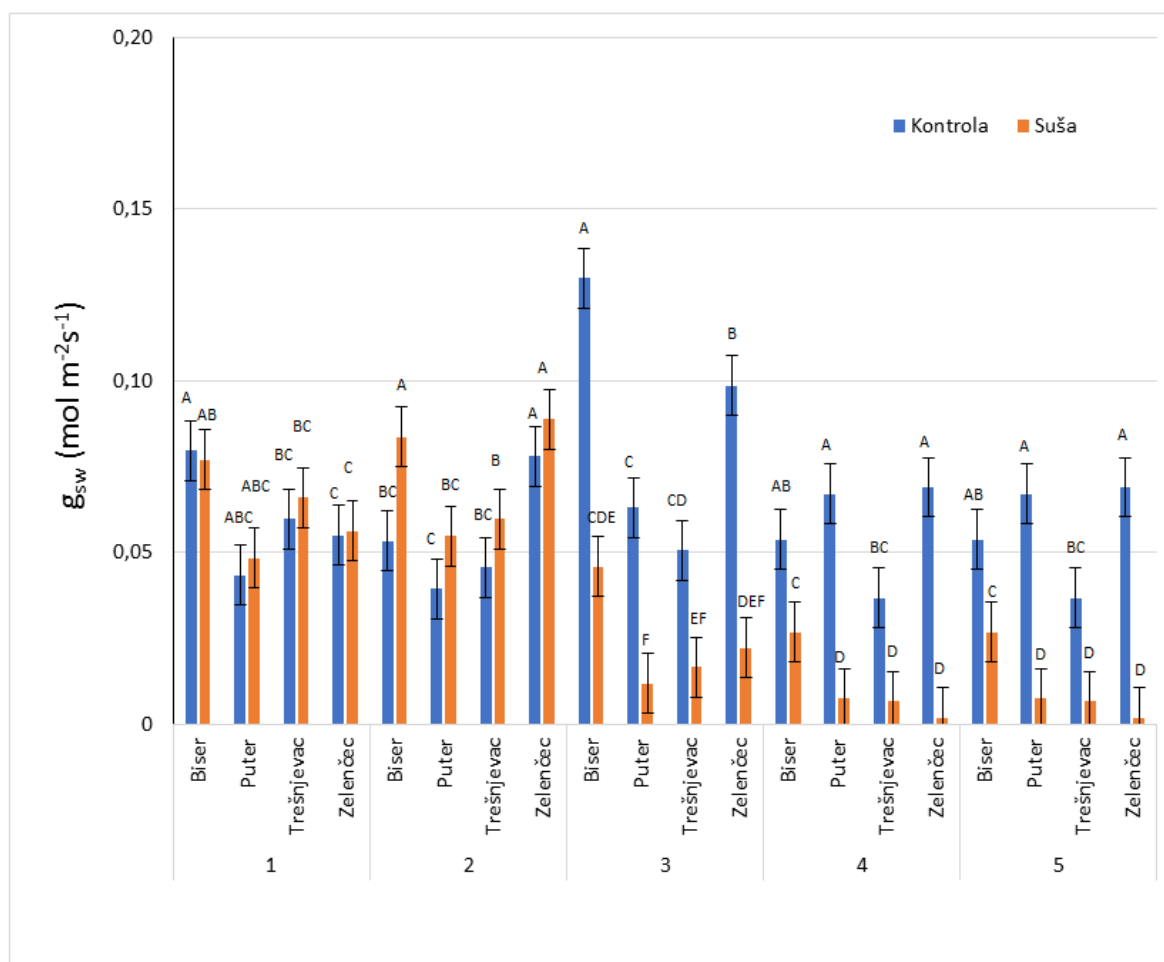
Tablica 4.1. Analiza varijance (ANOVA) za određivanje fotosintetske parametre genotipova graha uzgajanih u tretmanu suše i kontroli.

		g_{sw}	g_{bw}	g_{tw}	E	$\Phi PSII$	ETR
Mjerenje 1	tretman	0.6637	0.0254*	0.0254*	0.9846	0.2509	0.0959
	genotip	0.0030*	0.2981	0.2981	0.0046*	0.0366*	0.0012*
	tretman*genotip	0.9418	0.8562	0.8562	0.8007	0.7474	0.4727
Mjerenje 2	tretman	0.0002*	0.1260	0.0002*	0.0001*	0.1963	0.0063*
	genotip	<.0001*	0.5987	<.0001*	<.0001*	0.6577	0.0796
	tretman*genotip	0.3716	0.9974	0.3728	0.2697	0.7356	0.3679
Mjerenje 3	tretman	<.0001*	0.1460	<.0001*	<.0001*	0.1667	0.1889
	genotip	<.0001*	0.4686	<.0001*	<.0001*	0.1622	0.1639
	tretman*genotip	0.0888	0.8909	0.0984	0.1184	0.1116	0.8861
Mjerenje 4	tretman	<.0001*	0.4269	<.0001*	<.0001*	0.6956	0.0119*
	genotip	0.0372*	0.7787	0.0351*	0.0319*	0.0222*	0.1690
	tretman*genotip	0.0072*	0.7104	0.0065*	0.0046*	0.1359	0.0032*
Mjerenje 5	tretman	<.0001*	0.4407	<.0001*	<.0001*	0.6069	0.0126*
	genotip	0.0372*	0.7925	0.0351*	0.0319*	0.0272*	0.1724
	tretman*genotip	0.0072*	0.7246	0.0065*	0.0046*	0.1259	0.0033*

g_{sw} – provodljivost puči, g_{bw} – provodljivost graničnog sloja lista, g_{tw} – ukupna provodljivost puči, E – intenzitet transpiracije, $\Phi PSII$ – efektivna efikasnost fotosustava PSII, ETR – intenzitet transporta elektrona.

4.1. Provodljivost puči (g_{sw})

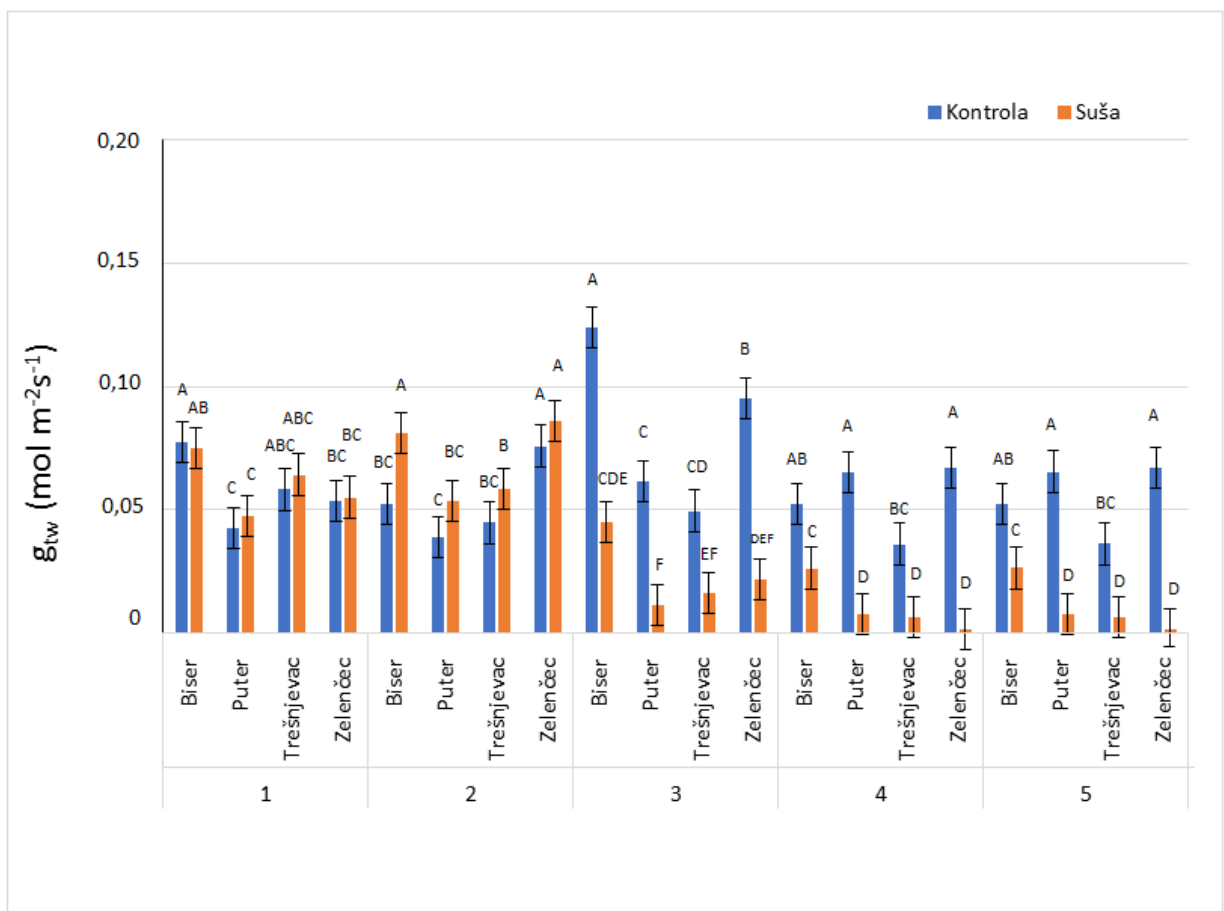
Istraživani genotipovi graha su se međusobno razlikovali u provodljivosti puči tijekom svih mjerenja. Značajne razlike između tretmana u provodljivosti puči utvrđene su od drugog mjerenja pa do kraja pokusa. Grafikon 4.1. prikazuje utjecaj tretmana suše i kontrole na provodljivost puči (g_{sw}) tijekom 10 dana (5 mjerenja) kod istraživanih genotipova graha. Iz grafa je vidljivo da je tretman suše izazvao značajno smanjenje provodljivosti puči kod svih genotipova u 3., 4. i 5. mjerenju. Nakon dužeg uzgoja biljaka u tretmanima (4. i 5. mjerenje) u kontrolnom tretmanu utvrđena je podjednaka provodljivost puči kod Bisera, Putera i Zelnčeca te niža kod Trešnjevca. Dok je u tretmanu suše najveća provodljivost puči, od 3. mjerenja pa nadalje, utvrđena kod Bisera.



Graf 4.1. Utjecaj tretmana suše na provodljivost puči (g_{sw}) tijekom 5 mjerenja kod 4 tradicijska kultivara graha. Različita slova pridružena stupcima ukazuju na značajne razlike srednjih vrijednosti temeljene na Tukeyjevom testu.

4.2. Ukupna provodljivost puči (g_{tw})

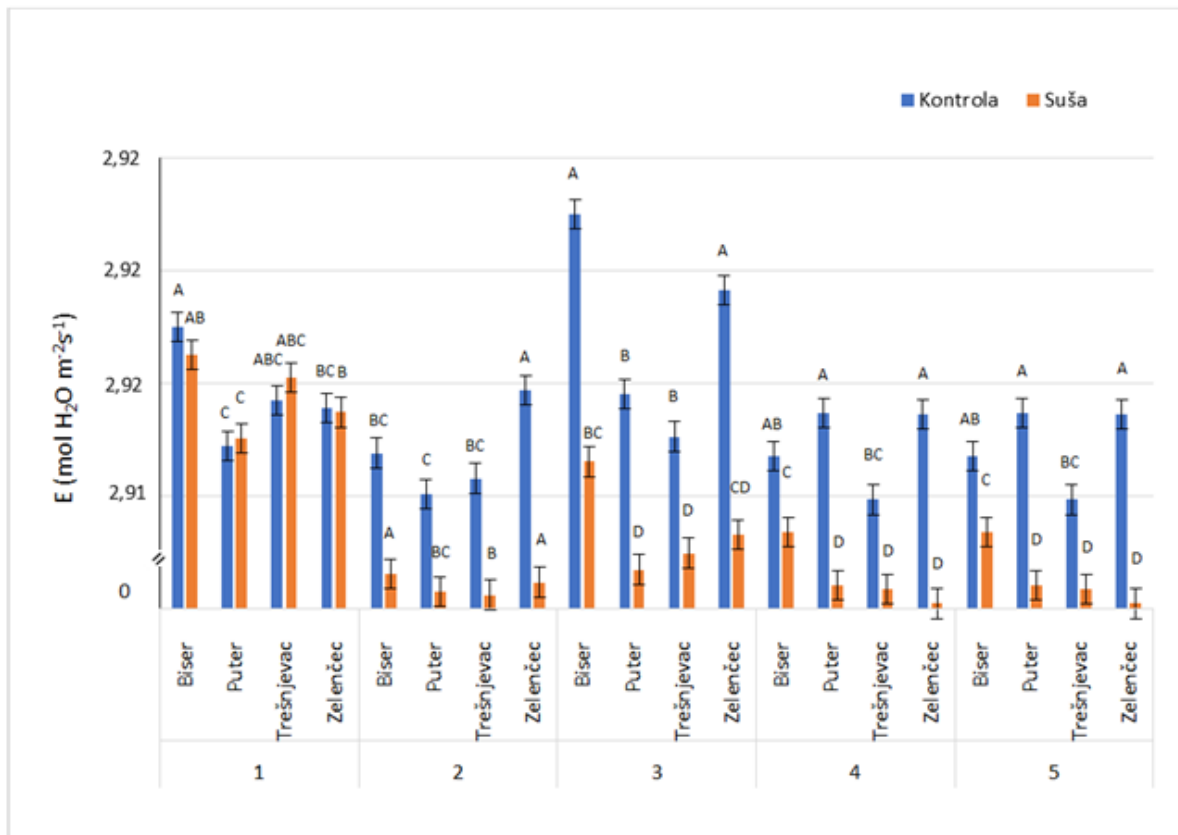
U prva dva mjerenja veća ukupna provodljivost puči utvrđena je kod biljaka uzgajanih u tretmanu suše, nakon toga, od 3. mjerenja pa do kraja pokusa biljke uzgajne u kontroli imale su veću ukupnu provodljivost puči. Genotipovi su se međusobno razlikovali u ukupnoj provodljivosti puči od drugog mjerenja. Grafikon 4.3. prikazuje utjecaj tretmana suše i kontrole na ukupnu provodljivost puči (g_{tw}) tijekom 10 dana (5 mjerenja) kod istraživanih genotipova graha. Najveću ukupnu provodljivost puči u tretmanu suše od 3. mjerenja pa do kraja pokusa zadržava Biser, dok je u kontroli najmanja vrijednost zabilježena kod Trešnjevaca, a nije bilo razlike između ostalih istraživanih genotipova (Grafikon 4.2.).



Graf 4.2. Utjecaj tretmana suše na ukupnu provodljivost puči (g_{tw}) tijekom 5 mjerenja kod 4 tradicijska kultivara graha. Različita slova pridružena stupcima ukazuju na značajne razlike srednjih vrijednosti temeljene na Tukeyjevom testu.

4.3. Intenzitet transpiracije (E)

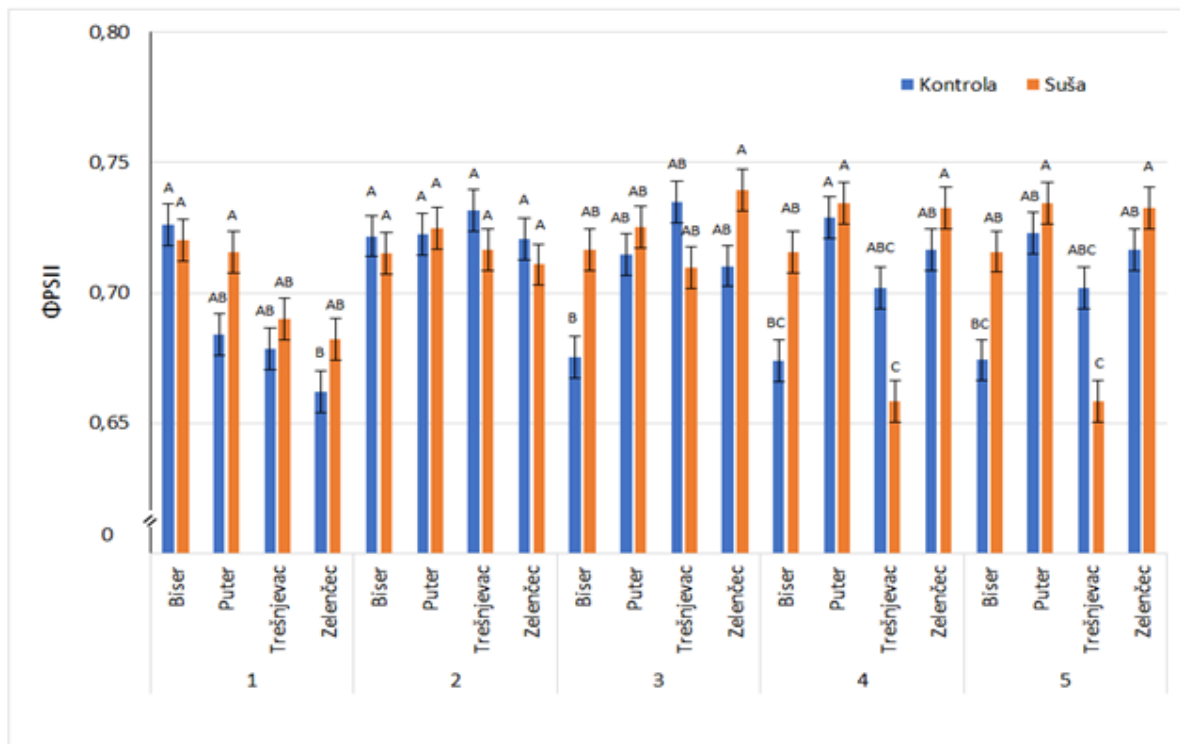
Značajne razlike u transpiraciji između tretmana utvrđene su od drugog mjerenja pa nadalje, te je veći intenzitet transpiracije utvrđen kod billjaka uzgajanih u kontroli. Genotipovi su se međusobno značajno razlikovali u intenzitetu transpiracije. Grafikon 4.3. prikazuje utjecaj tretmana suše i kontrole na intenzitet transpiracije (E) tijekom 10 dana (5 mjerenja) kod istraživanih genotipova graha. Iz grafa je vidljivo da je tretman suše izazvao značajno smanjenje intenziteta transpiracije kod svih genotipova u 2., 3., 4. i 5. mjerenju. Usporedbom srednjih vrijednosti transpiracije pokazalo se da Biser ima najveći intenzitet transpiracije u tretmanu suše od trećeg mjerenja pa nadalje, dok je najmanji intenzitet transpiracije u 4. i 5. mjerenju u tretmanu suše imao je Zelenčec.



Graf 4.3. Utjecaj tretmana suše na intenzitet transpiracije (E) tijekom 5 mjerenja kod 4 tradicijska kultivara graha. Različita slova pridružena stupcima ukazuju na značajne razlike srednjih vrijednosti temeljene na Tukeyjevom testu.

4.4. Efektivna efikasnost fotosustava PSII (Φ PSII)

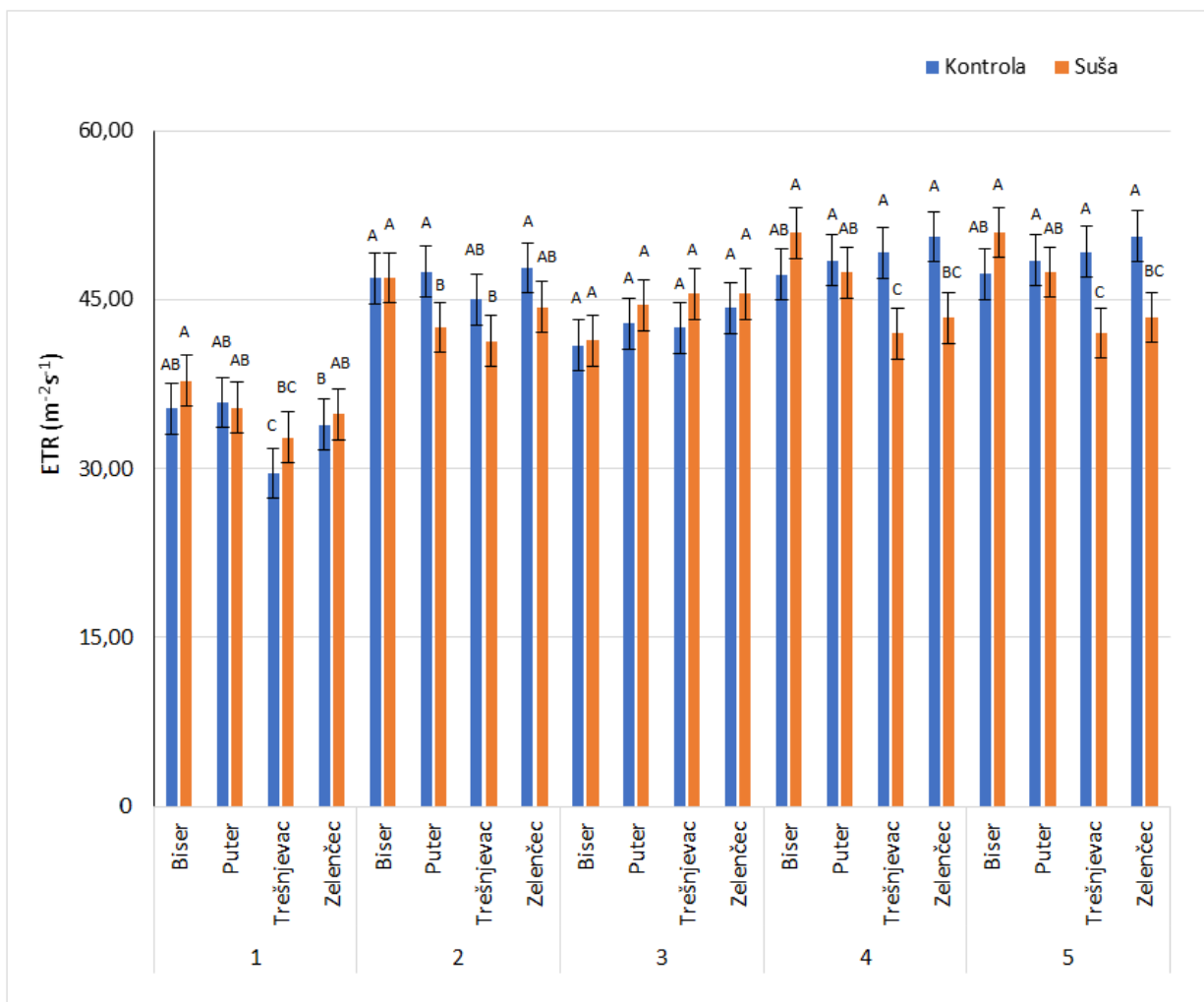
Značajne razlike u Φ PSII utvrđene su samo između genotipova i to u prvom, četvrtom i petom mjerenju. U prvom mjernju veća prosječna Φ PSII utvrđena je kod Bisera u odnosu na Trešnjavac i Zelenčec, dok je u 4. i 5. mjernju veća prosječna Φ PSII utvrđena kod Putera u odnosu na Trešnjavac. Grafikon 4.4. prikazuje utjecaj tretmana suše i kontrole na efektivnu efikasnost fotosustava PSII (Φ PSII) tijekom 10 dana (5 mjerenja) kod istraživanih genotipova graha.



Graf 4.4. Utjecaj tretmana suše na efektivnu efikasnost fotosustava PSII (Φ PSII) tijekom 5 mjerenja kod 4 tradicijska kultivara graha. Različita slova pridružena stupcima ukazuju na značajne razlike srednjih vrijednosti temeljene na Tukeyjevom testu.

4.5. Intenzitet transporta elektrona (ETR)

Statistički značajan utjecaj tretmana kao i interakcija tretman X genotip utvrđena je tek u 4. i 5. mjerjenju. Grafikon 4.5. prikazuje utjecaj tretmana suše i kontrole na intenzitet transporta elektrona (ETR) tijekom 10 dana (5 mjerjenja) kod istraživanih genotipova graha. Iz grafikona je vidljivo da je tretman suše izazvao značajno smanjenje intenziteta transporta elektrona (ETR) kod Trešnjevca i Zelenčeca u 4. i 5. mjerjenju, dok nema značajnih razlika u ETR između biljaka Bisera i Putera uzgajanih u tretmanu suše i kontroli.



Graf 4.5. Utjecaj tretmana suše na intenzitet transporta elektrona (ETR) tijekom 5 mjerjenja kod 4 tradicijska kultivara graha. Različita slova pridružena stupcima ukazuju na značajne razlike srednjih vrijednosti temeljene na Tukeyjevom testu.

5. Rasprava

Smanjenje provodljivost puči te s njome povezano smanjenje transpiracije predstavlja jednu od najranijih reakcija biljaka na nedostatak vode u tlu (Taiz i Zeiger, 2002). Stres suše u našem istraživanju značajno je smanjio provodljivost puči i intenzitet transpiracije od drugog mjerenja (4. dana nakon početka izlaganja biljaka stresu suše). Slične rezultate objavljuju Castonguay i Markhart (1992) koji utvrđuju da je nedostatak vode izazvao smanjenje provodljivosti puči i transpiracije kod oba ispitivana kultivara graha. Nadalje rezultati ovog istraživanja ukazuju da nakon dužeg izlaganja tretmanu suše, Biser zadržava najveću provodljivost puči i najveći intenzitet transpiracije u usporedbi s ostalim istraživanim kultivarima. Biser je sitnosjemeni tradicijski kultivar, a Vidak i sur. (2022) navode da sitnosjemeni tradicijski kultivari graha imaju veću ukupnu provodljivost puči, što se podudara s našim istraživanjem.

Mjerenjem klorofilne fluorescencije utvrđeno je da je nakon duljeg izlaganja suši (4. i 5. Mjerenje) došlo do smanjenja brzine transporta elektrona (ETR), pri čemu su Biser i Puter zadržali viši ETR u usporedbi sa Trešnjevcom i Zelenčecom. S druge strane tretman suše nije značajno utjecao na efektivnu efikasnost fotosustava PSII (Φ PSII). Ovakvi rezultati ukazuju na činjenicu da tretman suše u trajnju od 10 dana nije izazvao oštećenja PSII, ali je došlo do remećenja procesa prijenosa elektrona po tilakoidnoj membrani vjerojatno kao posljedice pritvaranja puči.

ETR je u laboratorijskim uvjetima koleriran sa asimilacijom CO_2 (Maxwell i, Johnson, 2000). Zbog toga smanjena difuzija CO_2 koja se javlja kao posljedica pritvaranja puči (Taiz i Zeiger, 2002) uzrokuje pad fotosintetske aktivnosti i usporava ETR (Yamori i sur., 2011). U istraživanju rađenom na kultivarima rajčice Zhou i sur. (2017) navode da je tretman suše izazvao značajno smanjenje intenziteta transporta elektrona (ETR).

Istraživanjem otpornosti graha na stres suše, Schulze (1986) te Kubiske i Abrams (1993), zaključili su da biljke graha otpornije na sušu mogu održavati veću stopu fotosinteze i stomatalnu provodljivost od biljaka graha osjetljivih na sušu. Prema tome možemo zaključiti da je kultivar Biser otporniji na sušu u usporedbi s ostalim istraživanim tradicijskim kultivarima jer je u tretmanu suše zadržao veću provodljivost puči, viši intenzitet transpiracije te veći ETR.

6. Zaključak

Stres suše najznačajniji je ograničavajući čimbenik poljoprivredne proizvodnje. Pronalazak genotipova s povećanom otpornošću na stres suše jedan je od načina prilagođavanja poljoprivrede stresu suše.

Rezultati ovog istraživanja ukazuju da stres suše značajno smanjuje provodljivost puči i intenzitet transpiracije od drugog mjerenja (4. dana nakon početka izlaganja biljaka stresu suše). Nadalje utvrđeno je da je nakon duljeg izlaganja suši (4. i 5. Mjerenje) došlo do smanjenja brzine transporta elektrona (ETR) kod svih istraživanih genotipova.

Također utvrđeno je da postoje značajne razlike u provodljivosti puči (g_{sw}), provodljivosti graničnog sloja lista (g_{bw}), ukupnoj provodljivosti puči (g_{tw}), intenzitetu transpiracije (E), efektivnoj efikasnosti fotosustava PSII ($\Phi PSII$) i intenzitetu transporta elektrona (ETR) između istraživanih genotipova graha.

Najmanje promjene u ispitivanim parametrima utvrđene kod Bisera, te se on može smatrati najtolerantnijim kultivarom na sušu dok se na sušu najosjetljivijim može smatrati Zelenčec.

7. Popis literature

1. Allan R.P., Soden B.J. (2008). Atmospheric warming and the amplification of precipitation extremes. *Science* 321: 1481-1484.
2. Araus J.L., Bort J., Steduto P., Villegas D., Royo C. (2003). Breeding cereals for Mediterranean conditions: Ecophysiological clues for biotechnology applications. *Annals of Applied Biology*. 142: 129-141.
3. Athar H., Ashraf M.Y. (2004). Photosynthesis under drought stress. *Handbook of Photosynthesis*, 793-809.
4. Baker N.R., Rosenqvist E. (2004). Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany* 55, 1607–1621.
5. Bänziger M., Araus J.L. (2007). Recent advances in breeding maize for drought and salinity stress tolerance. In: *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerant Crops*, Jenks, M.A., P.M. Hasegawa and S.M. Jain (Eds). Springer Verlag, Dordrecht, The Netherlands, pp. 587-601.
6. Castonguay Y., Markhart A.H. (1992). Leaf Gas Exchange in Water-Stressed Common Bean and Tepary Bean. Contribution no. 434 of Agriculture Canada research station in Sainte-Foy. Paper no. 19913 of Scientific Journal series of the Minnesota Experimental Station on research conducted under Project 0301-4821-82.
7. Coelho R.G., Sgarbieri V.C. (1994). Methionine liberatin by pepsin-pancreatin hydrolysis of bean protein fractions. *Journal of food Biochemistry* 18:5, 311-324.
8. Davis W. J., Zhang J. (1991). Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology. Plant Molecular Biology* 42: 55–76.
9. Farooq M., Wahid A., Kobayashi N., Fujita D., Basra S.M.A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development* 29: 185-212.
10. Foyer C.H., Noctor G. (2005). Redox homeostasis and antioxidant signaling: a metabolic interface between perception and physiological responses. *Plant Cell* 17: 1866-1875.

11. Frahm M.A., Sotomayor J.C.R., Mayek-Perez N., Salinas E.L. (2004). Breeding beans for resistance to terminal drought in the Lowland tropics. *Euphytica*, May 2004, 136(2), 223-232.
12. Hasanuzzaman M., Al Mahmud J., Anee T.I., Nahar K. Islam M.T. (2018). Drought Stress Tolerance in Wheat: Omics Approaches in Understanding and Enhancing Antioxidant Defense, Faculty of Agriculture, Sher-e-Bangla Agricultural University.
13. Hillel D., Rosenzweig C. (2002). Desertification in relation to climate variability and change. *Advances in Agriculture* 77: 1-38.
14. Hoagland D. R., Arnon D. I. (1950). The water-culture method for growing plants without soil. Circular 347. California Agricultural Experiment Station.
15. Kardol P., Cregger M.A., Campany C.E., Classen A.T. (2010). Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects. *Ecology* 91:767-781.
16. Kereša S., Barić M., Horvat M., Habuš Jercić I. (2008). Mehanizmi tolerantnosti biljaka na sušu i njihova genska osnova kod pšenice, Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu.
17. Kim W., Iizumi T., Nishimori M. (2019). Global Patterns of Crop Production Losses Associated with Droughts from 1893 to 2009. *Journal of Applied Meteorology and Climatology* 58(6),1233-1244.
18. Knezović Z., Matotan Z., Bevanda I., Sefo E., Majić A. (2008). Korelacije između nekih gospodarski važnijih svojstava graham mahunara, Agronomski i prehrambeno-tehnološki fakultet Sveučilišta u Mostaru.
19. Kravić N. (2013). Analysis of genetic variability among maize genotypes to drought tolerance, University of Belgrade, Faculty of agriculture, Belgrade.
20. Kubiske M.E., Abrams M.D. (1993). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis in 19 temperate tree species on contrasting sites during wet and dry years. *Plant, Cell Environment* 16, 1123–1129.
21. Lazarević B., Poljak M. (2019). Fiziologija bilja, Agronomski fakultet Sveučilišta Zagrebu.
22. Lešić R., Borošić J., Buturac I., Herak Ćustić M., Poljak M., Romić D. (2002). Povrćarstvo. Zrinski, Čakovec.

23. Lichtenthaler H. K., Babani F. (2004). Light adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus. Changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity. Chlorophyll a fluorescence, Springer Netherlands, 713-736.
24. Matotan Z. (1994). Proizvodnja povrća. Nakladni zavod Globus, Zagreb.
25. Maxwell K., Johnson G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. Journal of Experimental Botany 51, 659-663.
26. McCue K. F., Hanson A.D. (1990). Drought and salt tolerance. Towards understanding and application. Trends in Biotechnology 8: 358-362.
27. McKay J. K., Richards J.H., Mitchell - Olds T. (2003). Genetics of drought adaptation in Arabidopsis thaliana. I. Pleiotropy contributes to genetic correlations among ecological traits. Molecular Ecology 12: 1137-1151.
28. Nelson D.L., Cox M.M. (2013). Lehninger Principles of Biochemistry, W.H. Freeman and Company, New York.
29. Novák V. (1995). Evapotranspiration and its estimation, Veda, Bratislava.
30. Parađiković N. (2009). Opće i specijalno povrćarstvo. Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Poljoprivredni fakultet u Osijeku, Osijek.
31. Pevalek-Kozlina B. (2003). Fizologija bilja, Profil, Zagreb.
32. Price A.H., Cairns J.E., Horton P., Jones H.G., Griffiths H. (2002). Linking droughtresistancemechanisms to drought avoidance in upland rice using a QTL approach: progress and new opportunities to integrate stomatal and mesophyll responses. J Exp Bot 53: 989-1004.
33. Ribaut J.M., Hoisington D.A., Bänziger M., Setter T.L., Edmeades G.O. (2004). Genetic dissection of drought tolerance in maize, A case study, 571-609, In H.T.
34. Shao H.B., Chu L.Y., Jaleel C.A., Manivannan P., Panneerselvam R., Shao M.A. (2008). Understanding water deficit stress-induced changes in the basic metabolism of higher plants - biotechnologically and sustainably improving agriculture and the ecoenvironmental in arid regions of the globe. Critical Reviews in Biotechnology 29: 131-151.

35. Schulze E.D. (1986). Carbon Dioxide and Water Vapor Exchange in Response to Drought in the Atmosphere and in the Soil. *Annual Review of Plant Physiology* Vol. 37:247-274.
36. Spasojević B., Stanačev S., Starčević L.J., Marinković B. (1984). Posebno ratarstvo I (Uvod, žita i zrnene mahunjače). Univerzitet u Novom Sadu.
37. Stryer L., Berg J.M., Tymoczko J.L. (2002). *Biochemistry*, W.H. Freeman, New York.
38. Taiz L., Zeiger E. (1998). *Plant physiology*. 2nd edition. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
39. Taiz L., Zeiger E. (2002). *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., str. 111.-170.
40. Tepić A., Vujičić B., Vasić M., Lučić A. (2007). Amino acids and phytic acid in some Serbian varieties of dry beans (*Phaseolus vulgaris*). 2nd International Congress on Food and Nutrition, Istanbul, Turkey, Book of Abstracts, p 170.
41. Todorović J., Vasić M., Todorović V. (2008). Pasulj i boranija. Poljoprivredni fakultet Banja Luka i Poljoprivredni institut Novi Sad.
42. Tóth S. (2006) Analysis and application of the fast Chl a fluorescence (OJIP) transient complemented with simultaneous 820 nm transmission measurements. *Annual Review of Clinical Psychology* 1:409-438.
43. Vidak M., Lazarević B., Javornik T., Šatović Z., Carović-Stanko, K. (2022). Seed Water Absorption, Germination, Emergence and Seedling Phenotypic Characterization of the Common Bean Landraces Differing in Seed Size and Color. *Seeds*, 1(4), pp.324-339.
44. Vukadinović V. (2018). Suša i njene posljedice.
45. Vukadinović V., Jug I., Đurđević, B. (2014). *Ekofiziologija bilja*, Gradska tiskara, Osijek.
46. Yamori W., Takahashi S., Makino A., Price G. D., Badger M. R., von Caemmerer S. (2011). The roles of ATP synthase and the cytochrome b6/f complexes in limiting chloroplast electron transport and determining photosynthetic capacity. *Plant Physiology*, 155(2), 956–962. <https://doi.org/10.1104/pp.110.168435>

47. Zhou R., Yu X., Ottosen C. O., Rosenqvist E., Zhao L., Wang Y., Wu Z. (2017). Drought stress had a predominant effect over heat stress on three tomato cultivars subjected to combined stress. *BMC plant biology* 17(1), 1-13.

8. Životopis

Matko Lončar rođen je 22.04.1997. u Zagrebu. Od 2005. do 2012. pohađao je Osnovnu školu „Gračani“. Obrazovanje nastavlja u Prirodoslovnoj školi „Vladimir Prelog“, smjer kemijski tehničar. Nakon uspješnog maturiranja srednje škole 2016. upisuje Ekološku poljoprivredu na Agronomskom fakultetu u Zagrebu. Preddiplomski studij završava 2019. godine obranom završnog rada na temu „Insekti u hranidbi životinja“ te iste godine upisuje diplomski studij Agroekologije (Mikrobne biotehnologije u poljoprivredi) na Agronomskom fakultetu u Zagrebu.