

MILORAD M. JANKOVIĆ i MOMCILO KOJIC

### **SAVREMENI PROBLEMI FIZIOLOŠKE EKOLOGIJE BILJAKA SA OSVRTOM NA REZULTATE ODELJENJA ZA FIZIOLOŠKU FITOEKOLOGIJU INSTITUTA ZA BIOLOŠKA ISTRAŽIVANJA U BEOGRADU**

Fiziološka ekologija biljaka predstavlja savremeni odeljak fitoekologije, koji se naročito burno razvija poslednjih tridesetak godina. Klasična ekologija nije poklanjala veću pažnju eksperimentalnim ispitivanjima. Prvih decenija ovog veka počinje eksperimentalni pravac više da prodire u ekologiju. Veliki podsticaj ovakvim stremljenjima u ekologiji, posebno sa fiziološkog aspekta, dao je Ernst Stahl iz Jene. Eksperimentalni postupak kao metod dubljeg upoznavanja kausalnih veza između organizama i sredine prihvataju brojni botaničari, što dovodi postepeno do ekofiziološkog načina posmatranja. Posebno snažan impuls fiziološkoj ekologiji biljaka dao je Stahlov učenik Heinrich Walter, verovatno najpoznatiji biljni ekofiziolog današnjice, čije kapitalno delo »Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-oekologische Bedeutung« (1931) čini jasnu prekretnicu u orijentaciji fitoekologa; to je dovelo da danas imamo snažne ekofiziološke centre u svetu, a takođe i u našoj zemlji, među kojima i Odeljenje za fiziološku fitoekologiju Instituta za biološka istraživanja »Siniša Stanković« u Beogradu, pored onih u drugim univerzitetskim centrima (Zagreb, Skoplje i dr.).

Fiziološka ekologija biljaka, prirodno, usko je povezana sa fitofiziologijom. Ipak, treba odmah naglasiti da je to disciplina koja predstavlja deo fitoekologije, bez obzira što se često služi metodama biljne fiziologije. Načelno uzeto, fiziološka fitoekologija je ekološka oblast koja proučava fiziološke procese biljnih vrsta u prirodnim, manje-više neizmenjenim, uslovima njihovih staništa, težeći da, s jedne strane, njihovu ekologiju objasni odgovarajućim fiziološkim specifičnostima i adaptacijama, i, s druge strane, da njihove fiziološke procese (njihov karakter, intenzitet i dinamiku) objasni uticajem konkretnih spoljašnjih uslova na staništu i prirodom njihovih morfološko-anatomskih adaptacija.

Zadaci fiziološke fitoekologije vrlo su složeni i kompleksni. Predmet njenog ispitivanja su fiziološki procesi u odgovarajućim prirodnim uslovima staništa, ali, u isti mah, i faktori spoljašnje sredine koji na

te procese deluju, kao i morfološko-anatomske karakteristike biljaka, koje te procese regulišu i usmeravaju. U stvari, predmet fiziološke ekologije biljaka mogao bi se označiti kao: utvrđivanje specifičnosti interakcija i uzajamnih uslovljenosti životnih procesa i morfološko-anatomskih struktura u uslovima odgovarajuće spoljašnje sredine.

Prema Walter-u (1960) osnovne razlike između fiziologije i ekologije odn. fiziološke ekologije, bile bi sledeće:

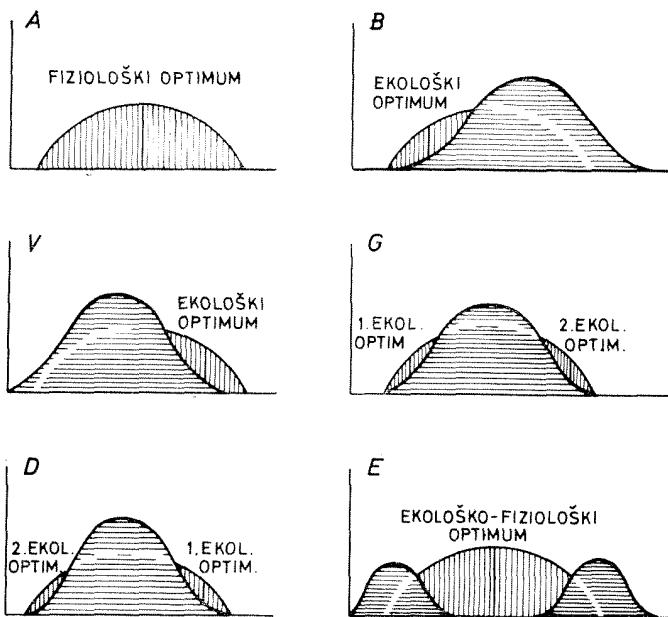
1. Fiziologija je zbog svoje jake specijalizacije više upućena na proučavanje pojedinačnih životnih funkcija, tj. ona obično ne obuhvata biljku kao celinu. Ekofiziolog, naprotiv, uvek ima u vidu da biljka predstavlja jedinstven organizam, u kome se svi delovi međusobno dopunjuju i uslovljavaju, i da promene faktora sredine utiču ne samo na pojedine funkcije, već da biljka reaguje kao celina;

2. Ekofiziolog proučava životne procese kod biljaka, kako je već pomenuto, ne u laboratoriji, već u uslovima spoljne sredine. Pri tome treba imati u vidu da se biljke ne nalaze na prirodnom staništu izolovane, već u okviru odgovarajućih biljnih zajednica, odnosno, šire, ekosistema. One su, u stvari, u kontaktu sa biljkama iste vrste, kao i sa drugim vrstama. Stoga, ekofiziolog mora računati sa faktorom kompeticije, što nije slučaj pri radu fiziologa.

Pošto se pri ekofiziološkim proučavanjima javlja faktor kompeticije kao značajan činilac koji uslovljava manifestovanje životnih procesa pojedinih vrsta u okviru biljne zajednice, ukazaćemo na neke momente u vezi s tim. Walter razlikuje fiziološki i ekološki optimum za život biljaka na nekom staništu. Fiziološki optimum može se pojaviti pri odsustvu konkurencije, a ekološki optimum je usko povezan sa uzajamnim konkurentskim odnosima između biljaka. Ekološki optimum uslovljen je ne samo staništem, već i prisustvom odgovarajućih konkurenata. Ekološki optimum može se jako menjati, ne samo zbog promena faktora staništa, već, naročito, u zavisnosti od sastava i stepena zastupljenosti drugih biljaka — konkurenata. Tako, na primer, *Hypochoeris radicata*, koja je u Evropi zastupljena samo u određenim tipovima livada, a takođe i u našoj zemlji (karakteristična je, na primer, za brdske livade tipa *Agrostideto-Chrysopogonetum grylli* Koj i Ć), kada je prenet na Novi Zeland vrlo brzo se proširila u lokalnoj flori i ušla u sastav skoro svih biljnih grupacija. To je posledica manje kompeticije biljaka tamošnje flore, što je *Hypochoeris*-u omogućilo drukčiji ekološki optimum, a što je imalo za posledicu bitno drukčije karakteristike fizioloških procesa (pre svega u pogledu intenziteta) ove vrste na Novom Zelandu.

Odnosi ekološkog i fiziološkog optimuma za rastenje, dakle za manifestacije životnih procesa, pri različitom stepenu izraženosti konkurentskih odnosa, mogu se ilustrovati sledećom šemom (Sl. 1). Vrsta koja raste u čistoj kulturi i gde je neznatno izražena kompeticija, nalazi se u uslovima fiziološkog optimuma (Sl. 1, A). Ako biljka živi pomešana sa drugim vrstama, oblast njenog rasprostranjenja se jako smanjuje. Velika zastupljenost, ili, drugim rečima, ekološki optimum vrste u zavisnosti od sastava konkurenata i stepena izraženosti konku-

rentskih odnosa, pomera se na jednu ili drugu stranu od fiziološkog optimuma (Sl. 1, B i V). Vrsta se može karakterisati čak sa dva ekološka optimuma (Sl. 1, G i D). Samo u slučaju veće konkurentne sposobnosti u poređenju s drugim vrstama, data biljka stiče dominirajući položaj i njen ekološki i fiziološki optimum se poklapaju (Sl. 1, E), ali, ipak, oblast njenog rasprostranjenja ostaje nešto manja.



Sl. 1. — Osnovni tipovi odnosa fiziološkog i ekološkog optimuma za rastenje biljaka: A — pri odsustvu kompeticije; B-E — u mešanoj kulturi (po Walter-u, 1970).

The basic types of relationships of ecologic and physiologic plant growth optimum: A — without competition; B-E — in mixed culture (after Walter, 1970).

Konkurentna sposobnost vrste je veoma složena pojava. Ona je determinisana sveukupnošću morfoloških i fizioloških svojstava vrste. U tom pogledu naročito su značajni: brzina klijanja i nicanja, brzina porasta, karakter građe izdanka i korenovog sistema, ritam razvića i trajanje života, intenzitet razmnožavanja i obnavljanja, količina produkovanoog semena i način njegovog rasprostranjenja, a takođe i zahtevi prema različitim faktorima staništa.

Ako se svemu ovome doda i to, da su biljke u okviru prirodnih zajednica često podložne međusobnim hemijskim uticajima (alelopatski odnosi), još više se ističe složenost proučavanja ekofizioloških karakteristika biljaka.

Na kraju ovog uvodnog izlaganja o specifičnostima fiziološke ekologije biljaka, iz kojeg se moglo videti sa kakvim se složenim proble-

mima sukobljava ova oblast ekologije i kakve su njene veze sa biljnom fiziologijom, može se konstatovati da fiziološka fitoekologija u stvari ima tri objekta svoga ispitivanja. Prvo, ona proučava same fiziološke procese, pre svega njihov intenzitet i dinamiku, drugo, ona analizuje stanišne uslove u kojima se životni procesi biljaka odvijaju i, treće, izučava morfološko-anatomske specifičnosti biljaka. Prema tome, fiziološka fitoekologija je veoma složena i kompleksna naučna oblast.

Savremena ekofiziološka proučavanja, bez obzira što se uvek ima u vidu ponašanje biljaka kao kompleksnih bioloških sistema, iz praktičnih razloga, izvode se na različitim nivoima. U skladu sa podacima savremene eksperimentalne biologije o različitim nivoima regulacije u živim sistemima, proučavanja u fiziološkoj ekologiji uslovno se mogu podeliti na:

1. proučavanja na subćelijskom i ćelijskom nivou,
2. proučavanja na nivou organizama i
3. proučavanja na cenotičkom nivou.

CITOEKOLOGIJA, koja se zasniva na citofiziološkim proučavanjima, uvedena je u nauku od strane T i s c h l e r a (On some problems of cytotaxonomy and cytoecology, Journ. Indian. Botan. Soc., 16, 3, 1937). Citoekologija ima za cilj izučavanje promena u građi i životnim funkcijama ćelije pod uticajem faktora sredine i posledica koje one imaju za životne manifestacije organizma kao celine. Biebl (1962) govori o »protoplazmatičnoj ekologiji«, koja razmatra odnose između karakteristika protoplazme i spoljašnjih uslova. Organizmi se prilagođavaju faktorima sredine svim svojim bićem. Adaptivni efekat može se dostići na raznim nivoima organizacije živih bića. Na primer, ako se biljke senke prilagođavaju uslovima prekomerne insolacije rastući u šumi u prizemnom spratu zaštićene drugim biljkama, onda to treba smatrati cenotičkim prilagođavanjem. Ako se taj cilj postiže uvijanjem lisne ploče — to je prilagođavanje organa. Međutim, premeštanjem hlorplasta pod uticajem jakog osvetljenja uz bočne zidove ćelija (odn. njihovim prelaženjem u položaj parastrofe) — to je ćelijsko prilagođavanje. Posebno je sa citološkog stanovišta značajno prilagođavanje biljaka prema povišenim temperaturama. Danas se smatra da otpornost biljaka prema visokim temperaturama ima svoju osnovu na svojstvima protoplazme da svoju aktivnost usmeri u najpogodnijem pravcu u datom trenutku. Moderna citoekologija neizbežno je usko povezana sa molekularnim prilazom pri objašnjenju svih pojava na nivou ćelije. Danas se pitanje otpornosti ćelije prema raznim faktorima spoljašnje sredine razmatra i sa pozicija molekularne biologije. Na primer, razumljivo je da se pitanje ponašanja biljnih ćelija prema hladnoći, pregrevanju ili vodnom deficitu ne mogu razmatrati bez uzimanja u obzir stepena otpornosti belančevina protoplazme prema tim agensima. Kako je od strane niza autora utvrđeno, specifičnosti životnih manifestacija raznih vrsta u različitim temperaturnim uslovima, mogu biti uslovljene odgovarajućim razlikama proteinskih makromolekula. Dalji radovi u ovoj oblasti mogu dovesti do stvaranja molekularnih osnova prilagođavanja organizama uslovima

sredine, odn. do nastanka molekularne ekologije (mada ovaj naziv treba shvatiti samo krajnje uslovno, jer molekuli nisu živi sistemi).

VODNI REŽIM zauzima centralno mesto u životu biljaka, od izuzetnog značaja za tok i intenzitet fizioloških procesa. Otuda, fiziološka fitoekologija poklanja izuzetnu pažnju ovom ekofiziološkom parametru.

Kad je u pitanju vodni režim biljaka veliki broj autora znatnu pažnju poklanjaju strukturi i osobinama vode, bazirajući se na biohemiji, koloidnoj hemiji i termodinamici (Crafts, Currier and Stocking, 1969; Gordon, 1969; Gusev, 1959, 1962, 1966, 1974; Petinov, 1969, 1974; Alekseev, 1968, 1969 i mnogi drugi). Mada je to više fiziološki pristup analizi vodnog režima biljaka, on je od izuzetnog značaja za fiziološku fitoekologiju, jer pruža elemente za utvrđivanje zakonitosti vodnih odnosa biljaka u konkretnim uslovima staništa. Bez obzira na brojna i svestrana proučavanja strukture i osobina vode, još uvek nema jedinstvenog gledišta u tom pogledu. O strukturi tečne vode nema jedinstvene teorije, već se brojne hipoteze mogu podeliti na dve grupe:

1. modeli strukture koji polaze od toga da voda pokazuje istodnu strukturu u celom svom obimu i
2. modeli koji se zasnivaju na neravnomernom razmeštaju raznih struktura u vodi.

Prvoj grupi pripada model Samoilova (1967) i Gurikova (1970), po kome u tečnoj vodi egzistiraju dve strukture: a) ledu sličan skelet, čiji su molekuli povezani međusobno sa 4 vodonikove veze, i b) čvrsto upakovani molekuli raspoređeni u šupljinama skeleta i koji ne obrazuju više od jedne vodonikove veze. Drugoj grupi hipoteza pripadaju modeli strukture vode koje su predložili Frank i Wenn (1957), a dalje razredili Nemethy i Scheraga (1962). Po ovome, modelu u tečnoj vodi sakupljeni su molekuli i sjedinjeni međusobno vodonikovim vezama, čije obrazovanje i razaranje nosi kooperativni karakter. Po mišljenju Guseva i Petinova (1974) oba modela se u izvesnim elementima poklapaju i nisu eksplicitno protivurečni, te se mogu koristiti pri interpretaciji rezultata.

Što se tiče stanja vode u biološkim sistemima, takođe postoje različita mišljenja. Po jednom shvatanju, voda u živim objektima nalazi se u kompaktnijem stanju i nema potpuno identičnu strukturu kao čista voda. Prema drugom mišljenju, koje se pojavljuje u novije vreme, a zasnovano je na podacima dobijenim savremenim biofizičkim metodama, smatra se da veći deo vode u biološkim objektima, po svojim osobinama, skoro ili uopšte se ne razlikuje od čiste vode. Ipak, prema Alekseevu (1969), sve ovo je u tesnoj vezi sa strukturom protoplazme, kao jedinstvenog sistema, u kojoj su osnovni ingredientni — visokopolimerna jedinjenja i voda. Valja naglasiti da su sve komponente protoplazme uzajamno povezane i uslovljene. Stoga, narušavanje stanja jedne od komponenti neminovno izaziva narušavanje strukture cele protoplazme kao strukturnog sistema. Tako, narušavanje strukture vode odražava se na strukturu belančevina protoplazme i dr. Prome-

ne u konformaciji (građi) belančevinastih makromolekula uvek izazivaju narušavanje strukture vode koja je okružuje, a ovako izmenjena struktura vode dovodi do promena makromolekula belančevina, itd.

Primanje, sprovođenje i odavanje vode — tri su osnovna procesa koji, uopšte uzeto, čine vodni režim biljke. Kao što je poznato, oni su međusobno tesno povezani, te se, strogo uzevši, ovi procesi ne bi mogli odvojeno razmatrati. Biljke mogu duže intenzivno transpirirati samo ako su u situaciji da istovremeno mogu dosta vode da prime i ako je sprovodni sistem sposoban za efikasno sprovođenje. Razumljivo je da sve ovo u velikoj meri zavisi i od vodnog režima u zemljištu, ako je reč o suvozemnim biljkama. Neusklađenost između pomenutih osnovnih elemenata vodnog režima biljke može dovesti do vodnog deficita. Određivanje vodnog deficita, koje je široko korišćeno a i danas je u upotrebi, iskazuje se na svežu ili suhu težinu pri punom zasićenju tkiva vodom, i ima ozbiljne nedostatke, pre svega zbog toga što dobijene vrednosti nisu direktno uporedive. Utvrđivanje dinamike sadržaja vode i vodnog deficita ne pruža suštinske podatke o stanju vodnog režima biljke. Naime, za odvijanje životnih procesa od manjeg je značaja uravnotežavanje vodnog bilansa i ukupan sadržaj vode u određenom trenutku, već je od daleko većeg interesa vodno (hidričko) stanje protoplazme, odn. stanje njene nabubrelosti, što se, prema Walter-u, označava kao *hidrataura*. Hidraturu treba razlikovati od hidratacije, koja označava količinu apsorbovane vode u biljkama. Hidrataura, pak, predstavlja kvalitativno drugačiji pojam. Ona označava vodno stanje protoplazme, a kao merilo stepena hidrature služi relativni napon pare. Hidrataura protoplazme je u direktnoj zavisnosti od sastava ćelijskog soka, odn. njegove koncentracije. Otuda, za određivanje stanja nabubrelosti protoplazme odn. stepena hidrature, koristi se utvrđivanje osmotskih vrednosti ćelijskog soka. Za određivanje osmotskog pritiska ćelijskog soka, u ekofiziološkim proučavanjima, koristi se obično krioskopski metod, a ređe i plazmolitički metod.

Osmotske vrednosti ćelijskog soka, kako je Walter (1931) prvi ukazao, što je brojnim proučavanjima i drugih istraživača, među njima i naših, jasno potvrđeno, predstavljaju jedan od najvažnijih i nezamenljivih elemenata vodnog režima biljke, koji najpreciznije izražava hidričko stanje biljke u svakom određenom trenutku. Svako, ma i neznatno, pogoršanje vodnih odnosa u biljci odražava se u povećanju osmotskih vrednosti ćelijskog soka, i obratno. Pod optimalnim uslovima i pri ravnomernoj obezbeđenosti vodom svaka biljka za odgovarajući organ (pretežno se u obzir uzima list) ima određenu koncentraciju ćelijskog soka, tzv. optimalnu osmotsku vrednost. Ona zavisi od ontogenetskog razvoja biljke, geografskog porekla, uslova u kojima raste i drugih faktora. Međutim, retko se u biljci konstatuju optimalne osmotske vrednosti. Promene svih faktora, koji mogu imati pozitivnog ili negativnog uticaja na vodne odnose u biljci, ispoljavaju se u variranju osmotskog pritiska ćelijskog soka. U zavisnosti od karaktera tih uticaja, da li oni utiču na poboljšanje ili pogoršanje hidraturnog stanja, osmotske vrednosti opadaju odnosno rastu, približavajući se minimalnim ili maksimalnim vrednostima. Amplituda kolebanja osmotskih vrednosti, kao i apsolutne vrednosti kod pojedinih vrsta, vrlo je razli-

čita. Vrste kod kojih je razlika između maksimalnog i optimalnog osmotskog pritiska neznatna — označavaju se kao *stenohidre*, za razliku od drugih kod kojih je ta amplituda velika, a nazivaju se *eurihidre*. Prema tome, vrste se mogu ponašati kao hidrostabilne ili hidrolabilne.

Walter, Baumann, Stieglitz, Kreeb, Lobov i mnogi drugi autori dokazali su eksperimentalnim putem izuzetan značaj hidraturnog stanja za tok i intenzitet osnovnih fizioloških procesa (fotosinteza, disanje, pa, prema tome, rastenje i organska produkcija).

U vezi sa problemom hidrature u novije vreme velika pažnja se pridaje materijalnoj osnovi osmotskog pritiska ćelijskog soka. Uzajamna uslovljenost hidričkog stanja i metaboličkih procesa imaju kao konačnu rezultantu određeni hemijski sastav ćelijskog soka, koji je podložan promenama. Ispitivanja su pokazala da razne soli imaju veoma značajnu ulogu kao osmotski aktivne materije, naročito neorganske soli, hloridi i dr. Na soli otpada 25—70% od ukupne osmotske vrednosti ćelijskog soka. Pokazalo se da šećeri u ovom pogledu imaju manji značaj, izuzev kod nekih vrsta biljaka (napr. šećerna repa, neke zimzelene vrste, i dr.). Poseban značaj ima praćenje sadržaja soli i njegovog variranja u ćelijskom soku halofita, uporedo sa analizom režima soli u podlozi. Svakako da u budućnosti postoje velike perspektive za rešavanje mnogih pitanja ekofiziologije halofita na ovoj osnovi.

Praćenje hidraturnog režima ima poseban značaj za fiziološku fitoekologiju zbog toga što, metodski relativno jednostavno, može biti praćeno stanje i variranje osmotskog pritiska ćelijskog soka paralelno i istovremeno kod većeg broja vrsta (ako ne svih, onda bar onih cenotički najvažnijih) u okviru određene fitocenoze. To omogućuje izradu osmotskog spektra zajednice, odnosno, dozvoljava da se dobije predstava o »hidraturi zajednice«, što daje novu dimenziju karakterizaciji biljnih zajednica, pored onih klasičnih, fitocenoloških.

Odeljenje za fiziološku fitoekologiju Instituta za biološka istraživanja »Siniša Stanković« (Beograd), s obzirom na izuzetan značaj hidraturnog režima, već duži niz godina sistematski radi na proučavanju hidrature osnovnih cenobionata u našim karakterističnim životnim zajednicama. Naročito je obraćena pažnja predstavnicima najznačajnijih ekoloških tipova i životnih formi (predstavnicima kserofita — dlakave kserofite, kserofite sa izraženim kutikularnim perifernim zaštitama, step-ske kserofite; mezofite i higrofite). U toku su ispitivanja hidrature kod sukulenata i halofitskih vrsta. Ova ispitivanja pružaju elemente za detaljnije analize odnosa halomorfoza prema kseromorfozama.

Naša višegodišnja kompleksna ekofiziološka proučavanja koja su, između ostalog, u svom programu redovno imala praćenje hidrature, naročito su iscrpno izvođena na Fruškoj gori, Avali, Sarplanini, Lokrumu kod Dubrovnika. Posebno treba istaći da su ekofiziološka istraživanja redovno praćena kompletnim mikroklimatskim merenjima.

Na Fruškoj gori proučavanja su izvođena na dva lokaliteta (Iriški venac, Zmajevac) u dvema šumskim zajednicama: *Quercus-Carpinetum serbicum* R u d s k i i *Festuco-Quercetum petraeae* M. J a n k. Eksperimentalnim ispitivanjima obuhvaćene su sve značajnije drvenaste i ze-

ljaste vrste, uključujući i ranoprolećne efemeroide. Praćena je dnevna i sezonska dinamika osmotskih vrednosti ćelijskog soka. Granice variranja osmotskog pritiska kod različitih vrsta kretale su se od 5,4 atm. (*Fagus silvatica*) do 30,1 atm. (*Melica uniflora*). U pogledu sezonske dinamike osmotskih vrednosti ćelijskog soka utvredno je da postoje dve grupe biljaka: 1. vrste kod kojih osmotski pritisak raste od proleća prema letu, i 2. vrste kod kojih osmotski pritisak raste od proleća prema jeseni. Pored kompleksnog proučavanja hidrature kod većeg broja vrsta paralelno, izvesne karakteristične vrste pomenutih šumskih zajednica na Fruškoj gori bile su predmet posebnih, detaljnih ispitivanja hidričkog režima. Sve u svemu, hidraturni režim šumskih asocijacija *Quercus-Carpinetum serbicum* R u d s k i i *Festuco-Quercetum petraeae* M. J a n k na Fruškoj gori je danas jedan od najbolje proučenih parametara »metabolizma« nekog ekosistema u našoj zemlji.

Detaljna ispitivanja hidrature vršena su kod većeg broja drvenastih i zeljastih vrsta i u okviru šumske zajednice *Quercetum farnetto-cerris* R u d s k i na Avali. Sintezom dobijenih rezultata urađen je osmotski spektar, prvi put u našoj zemlji u jednom šumskom ekosistemu (K o j i ć, M. i J a n k o v i ć, M. M., 1967).

Na Sarplanini (Ošljak), na 1.640 m nadmorske visine, proučavane su osmotske vrednosti ćelijskog soka većeg broja karakterističnih vrsta zajednice *Pinetum heldreichii* — *Seslerietum autumnalis* M. J a n k. et R. B o g. Pored ovog višeg planinskog područja, saradnici Odeljenja za fiziološku fitoekologiju vršili su ovakva ispitivanja i u mediteranskom području, na ostrvu Lokrumu kod Dubrovnika, kod niza zimzelenih mediteranskih kserofita, među karakterističnim vrstama drveća, žbunova i zeljastih biljaka.

Sva ova ispitivanja koja su vršena u raznim geografskim, klimatskim i visinskim područjima naše zemlje, koja će biti nastavljena i proširena, već sada daju dragocene sintetske podatke, koji ukazuju na osnovne karakteristike i specifičnosti hidraturnog režima velikog broja biljnih vrsta iz naših značajnih prirodnih ekosistema.

Transpiracija je takođe značajan parametar vodnog režima biljaka. Pošto između transpiracije i primanja vode, pa i njenog sprovođenja, mora postojati uska povezanost, praćenjem toka i intenziteta transpiracije dobija se ilustrativna slika i prometu vode u biljci. Pošto je u ekofiziološkim studijama proučavanje primanja vode korenovim sistemom i sprovođenje vode skopčano sa velikim teškoćama, ekofiziolozi pokušavaju detaljnim praćenjem dinamike intenziteta transpiracije posredno da dobiju bar približne informacije o karakteristikama primanja i sprovođenja vode.

Problem metodskog postupka za merenje transpiracije u prirodnim uslovima bio je predmet iscrpnog razmatranja i velike diskusije među ekofiziolozima. Pojavile su se velike, teško premostive, teškoće u praćenju transpiracije na nepovređenoj biljci, odnosno bez odsecanja listova. Konstruisani su i transpirometri različitog tipa, kod kojih se neodsečeni listovi stavljaju u specijalne kivete, koje izoluju listove od okolne sredine i u kojima se mere promene u količini vodene pare izazvane transpiracijom listova. Čak su se pojavile i neke konstrukcije za



automatsko registrovanje povećanja sadržaja vodene pare u kivetu (na termičkom principu ili principu elektroprovodljivosti). Ali, bez obzira na dobra tehnička rešenja, ove metode nisu mogle da nađu veću primenu, iz jednostavnog razloga što listovi stavljeni u zatvoreni prostor (kivetu) transpirometra dolaze u sasvim druge uslove od onih na prirodnom staništu, te se ne dobijaju adekvatni rezultati.

Stocker (1927) uveo je metod brzog merenja pomoću torziona vage (momentana metoda). Po ovom metodu listovi se odsecaju i brzo mere, potom se eksponiraju u prvobitnom prirodnom položaju 1—3 minuta i ponovo brzo mere. Na osnovu toga se dobijaju podaci o količini transpirisane vode u jedinici vremena, preračunato na svežu težinu, suhu težinu ili lisnu površinu. Ova metoda je kritički ispitivana od strane velikog broja istraživača, stavljeni su i prigovori (šok pri sečenju, odvajanje lista od biljke sa svim posledicama tog poduhvata), ali je, ipak, od ogromne većine autora, bez obzira na izvesne nedostatke, ocenjena kao najprikladnija za ekološka proučavanja transpiracije i danas se široko koristi u celom svetu. Pored ove, kao dopunski metod indirektnog praćenja transpiracionih mogućnosti biljaka, proučava se stanje i dinamika otvorenosti stoma (infiltracioni metod, kobaltpapirni metod, metod porometra).

Odeljenje za fiziološku fitoekologiju Instituta za biološka proučavanja, uporedo sa praćenjem hidratornih odnosa, redovno je, više godina, izvodilo stacionarna ekološka proučavanja transpiracije kod velikog broja biljaka u biljnim zajednicama i na objektima koji su pomenuti pri razmatranju hidrature. Primenjena je metoda brzog merenja na torzionoj vagi (Stocker, Ivanov), pri čemu su ispitivanja kompleksno postavljena — utvrđivanje zakonitosti transpiracionog procesa u vezi sa stanjem i dinamikom otvorenosti stoma, histološkim karakteristikama epidermisa, perifernim zaštitama (debljina kutikule, dlakavost), a sve to u funkciji mikroklimatskih, klimatskih, geografskih, orografskih, pedoloških i drugih elemenata. Dobijeni rezultati, a ispitivanja se nastavljaju uključujući i druge značajne ekosisteme, već sada pružaju mogućnosti za odličnu karakterizaciju proučenih vrsta odn. biljnih zajednica u ovom pogledu.

Pored hidrature i transpiracije, kao najvažnijih parametara u ekofiziološkoj analizi vodnog režima biljaka, danas se proučavaju i drugi elementi: količina i odnos ukupne, slobodne i vezane vode u pojedinim tkivima i organima biljke, vodni deficit, vododržea sposobnost tkiva, sisajuća sila ćelija i dr., koji, na određeni način, u većoj ili manjoj mери, utiču na osnovne pokazatelje — hidraturu i transpiraciju. I ovi elementi vodnog režima su predmet proučavanja i analize u okviru programa Odeljenja za fiziološku fitoekologiju, a već do sada dobijeni rezultati upotpunjuju sliku o ovom značajnom ekofiziološkom problemu naših ekosistema.

Sve u svemu, zaključujući razmatranja o vodnom režimu biljaka, treba konstatovati da su postignuti veoma značajni rezultati uopšte, a njima se kao važan doprinos mogu priključiti i dostignuća u proučavanju vodnog režima biljaka izvedena u okviru programa rada Odeljenja za fiziološku fitoekologiju Instituta za biološka istraživanja u Beogradu.

Najzad, na osnovu konsultacije iscrpne literature i sopstvenih rezultata i iskustava, po našem mišljenju osnovni pravci i tendencije proučavanja vodnog režima biljaka bili bi sledeći:

1) Razrada teorijskih pitanja vodnog režima biljaka, u vezi sa izučavanjem stanja vode u njima u odnosu na strukturu visokopolimernih i drugih komponenata citoplazme; tu dolaze:

a) analiza stanja vode u ćeliji i faktora koji ga uslovljavaju, kao i u vezi sa strukturom protoplazme i njenih organela;

b) analiza stanja vode u ćeliji u vezi sa procesima metabolizma;

c) analiza vododržne sposobnosti biljaka i njene zavisnosti od stanja vode u ćeliji i strukture citoplazme;

d) analiza uticaja hemijskih komponenti, različitih jona, na regulatorne funkcije ćelije — strukturnost molekula vode i njihovu pokretljivost u cilju izgradnje sistema koji bi igrao aktivnu ulogu u prenosu energije;

e) analiza elemenata termodinamike vodnog režima biljne ćelije;

f) analiza uticaja stanja vode u ćeliji i strukturnosti citoplazme na fiziološke procese u biljci, i dr.;

g) razmatranje unutarćelijskog i međućelijskog prometa vode.

Pored ovih opštih pitanja vodnog režima, koja, strogo uzevši, ne bi spadala u domen fiziološke ekologije u užem smislu, ali su veoma značajna za bliže razumevanje, čisto ekološki aspekti vodnih odnosa u biljci, po našem shvatanju, treba da obuhvate ova važnija pitanja:

2) Specifičnosti bitnih parametara vodnog režima biljaka (hidratacija, transpiracija, vododržna sposobnost, frakcijski sastav vode, vodni deficit i dr.) kod različitih ekotipova i životnih formi u okviru različitih ekosistema, u različitim uslovima; promet vode u sistemu: biljka-zemljište-atmosfera i uticaj raznih faktora na te odnose;

3) Analiza vodnog režima biljaka u vezi sa otpornošću prema nepovoljnim faktorima (suša, mraz, zaslanjenost zemljišta), s posebnim osvrtom na produbljivanje specifičnosti vodnog režima kserofita i halofita;

4) Analiza aktivnosti fermentnih sistema vezanih za vodni režim biljke pri različitim mikroklimatskim uslovima;

5) Analiza zavisnosti vodnog režima biljaka od stanja vode u zemljištu;

6) Analiza odnosa morfološko-anatomskih karakteristika i biohemijskih osobenosti biljaka i njihovog vodnog režima.

**FOTOSINTEZA I DISANJE.** — Sa gledišta fiziološke fitoekologije fotosinteza je proces koji zauzima jedno od centralnih mesta. To je razumljivo kada se ima u vidu okolnost da se fotosintetskom aktivnošću i održava svaka životna zajednica, akumulira organska materija, vezuje sunčeva energija, itd. Nema sumnje da od fotosintetskog procesa zelenih biljaka, ond. od toga pod kakvim se uslovima on izvodi, ka-

kav mu je tok i intenzitet, umnogome zavise struktura i druge bitne karakteristike jednog ekosistema. Kad se tome doda da za organsku produkciju (primarnu) koja uzgred budi rečeno, predstavlja tematsku suštinu Međunarodnog biološkog programa, fotosinteza čini jedan od ugaonih kamenova, nesumnjivo izlazi da je to prvorazredni ekofiziološki problem.

Kada je u ekologiji reč o fotosintezi, pod tim se obično podrazumeva neto-fotosinteza, tj. razlika između ukupno vezanog ugljendioksida i istovremeno oslobođenog disanjem. Često se pogrešno smatra da je intenzitet fotosinteze odlučujući činilac za proizvodnju biomase kod biljaka. Međutim, intenzitet fotosintetskog procesa nije uvek presudan faktor za produkciju materija u biljkama. U ovom pogledu je bitno:

1. ne samo da neto-fotosinteza listova bude pozitivna, već da u ukupnom bilansu materija cele biljke dođe do čistog priraštaja, jer veći deo biljke (korenovi i drugi podzemni delovi, izdankova osovina, cvetovi, plodovi) uglavnom ne proizvode organske materije, već ih samo troše;

2. da proizvedeni fotosintati budu iskorišćeni na koristan način za razviće biljke.

Čitav kompleks pitanja, od kojih zavisi krajnji efekat fotosintetskog procesa, kojima se fitofiziologija uopšte ne bavi, a za ekologiju su od izuzetnog značaja, Walter (1962) označava kao fotosintetski režim.

Intenzitet fotosinteze, iako ne mora da uvek bude od presudnog značaja za visinu produkcije biomase, od velikog je interesa sa ekofiziološkog aspekta. U sklopu svih, manje ili više značajnih, elemenata fotosintetskog režima, od kojih zavisi krajnji ishod bioprodukcije, intenzitet fotosintetskog procesa je svakako jedan od najvažnijih. Kao što je poznato, od velikog su uticaja na intenzitet fotosintetskog procesa i veličinu neto-fotosinteze razni spoljašnji faktori: svetlost, temperatura, sadržaj  $\text{CO}_2$  u vazduhu, i dr. Fiziološka fitoekologija detaljno razmatra efekte svih ovih faktora na tok i intenzitet fotosinteze. U tom kompleksnom razmatranju svih elemenata od značaja za fotosintetski proces nesumnjivo da važno mesto zauzimaju i neka druga pitanja, kao: uticaj hidraturnih odnosa u biljci na fotosintezu, i sl.

Poseban interes u ekofiziologiji ima proučavanje režima  $\text{CO}_2$ , bitnog faktora fotosinteze. Primenom apsorpcionog metoda određivanja količine  $\text{CO}_2$  od strane mnogih autora (Gorbunov, 1957; Makarov, 1966; Walter, 1960; Huber, 1952; Haber, 1958; Milošević, 1966; Janković i Stefanović, 1972; Stefanović, 1975; i drugi) utvrđeno je da produkcija i količina  $\text{CO}_2$  u prirodnim uslovima, u okviru raznih ekosistema, varira u toku vegetacijskog perioda, a pokazuju se i razlike u dnevnim vrednostima.

Ekološkom proučavanju  $\text{CO}_2$  Odeljenje za fiziološku fitoekologiju niz godina posvećuje posebnu pažnju, tako da dobijeni rezultati u raznim ekosistemima (na Fruškoj gori, Avali, Šarplanini, Lokrumu) pružaju solidnu osnovu za upoznavanje ovog elementa fotosintetskog režima u različitim biogeocenoza naše zemlje.

Proučavanje intenziteta fotosinteze u prirodnim uslovima obično je praćeno i utvrđivanjem intenziteta disanja, pri čemu se najčešće primenjuju isti metodski postupci. Najviše su u upotrebi metodi pri kojima se utvrđuju promene u sadržaju ugljendioksida ili kiseonika izazvanih fotosintezom ili disanjem (na svetlosti se određuje fotosinteza, a disanje u odsustvu svetlosti). Listovi ili veći deo biljke (sitnije biljke i cele) stavljaju se u zatvoreni sistem (kolbu ili komoru), kroz koju prolazi vazduh. Veliku primenu ima manometarski metod Warburga, konduktometrijski metod, metod primene radioaktivnog  $C^{14}$ , metod automatskog registrovanja prometa  $CO_2$  pri čemu se koristi URAS-aparat, zatim određivanje intenziteta fotosinteze ili disanja prema izmenama pH indikatorskog rastvora, i druge. Sve ove metode imaju određene manje ili veće nedostatke, i u zavisnosti od cilja istraživanja primenjuje se jedan ili drugi metodski postupak. Odeljenje za fiziološku fitoekologiju konstruisalo je vrlo dobru aparaturu za konduktometrijsko određivanje fotosinteze i prvi rezultati ukazuju na odlične perspektive ove metode.

Poseban značaj u fiziološkoj fitoekologiji ima proučavanje produktivnosti fotosinteze. Ovaj pojam treba razlikovati od pojma neto-fotosinteze. Dok neto-fotosinteza predstavlja razliku između same fotosinteze i istovremeno proteklog disanja lista, dotle produktivnost fotosinteze označava priraštaj suve supstance jedinice lisne površine u jedinici vremena. Produktivnost fotosinteze (PF) dobija se na sledeći način (po formuli Briggs-a, West-a i Kidd-a):

$$PF = \frac{\text{priraštaj suve supstance}}{\text{srednja lisna površina} \cdot \text{dani}} \text{ u g/m}^2$$

Probe biljaka se uzimaju u određenim vremenskim intervalima (obično sedam dana) i tako oduređuje srednji priraštaj suve materije i priraštaj lisne površine, pa se odgovarajućom računskom operacijom dobija podatak o produktivnosti fotosinteze, koja se izražava u gramima suve supstance na  $m^2$  lisne površine za određeni vremenski interval (sedam dana). Vrednosti produktivnosti fotosinteze sintetizuju u sebi uticaje svih relevantnih faktora fotosintetskog režima (intenzitet fotosinteze, uticaj spoljašnjih faktora i endogenih činilaca na fotosintetski proces i sudbinu stvorenih fotosintata, i dr.), te stoga ovaj parametar predstavlja nezamenljivu komponentu ekofizioloških proučavanja, posebno kad su u pitanju istraživanja vezana za organsku produkciju.

Ipak, treba napomenuti da, bar u nekim slučajevima, proučavanje produktivnosti fotosinteze prema pomenutoj, ustaljenoj metodici, ne daje uvek potpuno adekvatne rezultate. Naime, često nije samo list fotosintetski aktivna površina. U novije vreme utvrđeno je da delovi klasa (pre svega, pleve), dok su zelene imaju značajnu ulogu u stvaranju organskih materija (Tarčevski, 1974). Ima podataka koji ukazuju da pleve u periodu nalivanja zrna pšenice fotosintezom obezbeđuju i preko 50% materija. Ta činjenica da u fotosintetskoj funkciji cele biljke veliki udeo mogu imati ne samo lisne ploče, već i drugi

delovi biljke (napr. kod trava — lisni rukavci, zelena stabla, zeleni delovi klasa), navela je neke autore na kritičko razmatranje opšte prihvaćene i veoma široko korišćene metodike izučavanja produktivnosti fotosinteze.

Tarčevski (1974) smatra da bi produktivnost fotosinteze (naročito kod trava) trebalo obračunavati ne na jedinicu lisne površine, već na jedinicu količine hlorofila u celoj biljci za određene vremenske intervale (napr. sedam dana). Međutim, i ovde se mogu pojaviti izvesne teškoće. U najnovije vreme utvrđeno je da se kod nekih viših biljaka (kukuruz, šećerna trska, *Sorghum*, *Amaranthus* i dr.) u listu pojavljuju dve vrste hloroplasta: grana tipa (granalni) i lamelarnog tipa (agranalni). Posebno je interesantno da se kod ovih biljaka fotosintetski proces odvija na dva načina: klasičnim putem po ciklusu *Calvina*, i po jednom novootkrivenom putu, po ciklusu *Hatcha* i *Slacka*. Ovde je od izuzetnog značaja utvrđena činjenica da biljke kod kojih je prisutno dva tipa hloroplasta, odnosno, gde se fotosinteza odvija i po ciklusu *Heča* i *Sleka*, imaju 2—3 puta veću apsorpciju  $CO_2$ , dakle intenzivniju fotosintezu nego one kod kojih egzistira samo *Calvinov* ciklus.

Imajući sve ovo u vidu, a i na osnovu sopstvenih iskustava u proučavanju produktivnosti fotosinteze, *Kojić* i *Janković* rade na modifikaciji i usavršavanju metodskog postupka analize fotosintetske produktivnosti biljaka. Inače, *Odeljenja* za fiziološku fitoekologiju sistematski radi na proučavanju produktivnosti fotosinteze većeg broja značajnih vrsta nekih naših biocenoza. Dobijeni rezultati pokazuju da se vrednosti produktivnosti fotosinteze kod analizovanih biljaka kreću najčešće između 5 i 10 g/m<sup>2</sup> i da prilično variraju u toku vegetacijskog perioda.

Proučavanje intenziteta disanja listova i drugih zelenih delova biljke u prirodnim uslovima vrši se u odsustvu svetlosti, naime, kad nije prisutan fotosintetski proces. Dakle, to je disanje u tami, koje ne mora u potpunosti odgovarati disanju na svetlosti, kada se paralelno obavlja i fotosinteza. Sa ekofiziološkog stanovišta interesantnije je poznavanje disanja na svetlosti, tzv. svetlosnog disanja (*Liohtatmung*, *foto-dihaniye*), pošto se ono vrši u isto vreme sa fotosintezom. Inače, analiza toka i intenziteta disanja od velikog je značaja, između ostalog i zbog toga — što se na taj način omogućuje utvrđivanje neto-fotosinteze, a to je jedan od bitnih elemenata, relevantnih za organsku produkciju. Saradnici *Odeljenja* za fiziološku fitoekologiju istraživali su intenzitet disanja kod velikog broja zeljastih i drvenastih biljaka, pri čemu je, između ostalog, analiziran ovaj proces kod listova različite starosti iste biljke. Do sada dobijeni podaci ukazuju na znatno intenzivniju respiratornu razmenu gasova kod zeljastih biljaka nego kod drvenastih.

Važan zadatak fiziološke fitoekologije sastoji se u proučavanju prometa materija pojedinih biljaka, koje izgrađuju odgovarajuće biljne zajednice, kako bi se dobila izvesna predstava o, da tako kažemo, »metabolizmu« cele fitocenoze. Promet materija zelenih biljaka određen je, u krajnjoj liniji, trajno prisutnim procesom disanja, pri čemu se izdvaja  $CO_2$ , i fotosintezom — procesom koji se obavlja samo na svetlosti, u kome se vezuje  $CO_2$ . Osnovni spoljašnji faktori koji su od značaja

za fotosintezu — količina  $\text{CO}_2$  u vazduhu i svetlost — variraju u svom delovanju, što direktno utiče na intenzitet tog procesa. Različite biljke različito reaguju na promene ovih faktora, te je s ekofiziološkog gledišta važno pronaći odgovarajući pokazatelj, koji će precizno izražavati ponašanje svake biljke u tom pogledu. U novije vreme, u vezi s tim, sve više se ističe značaj određivanja kompenzacione tačke.

Posle uvođenja pojma kompenzacione tačke (Plätzer, 1917), brojni istraživači su radili na daljoj razradi ovog problema (Harder, 1923; Müller, 1928; Egle i Schenk, 1953; Lieth, 1959; Voznesenski, 1968; i drugi) pri čemu su isticanje specifičnosti kompenzacione tačke svetlosti u odnosu na kompenzacionu tačku  $\text{CO}_2$  i ukazano na njihov značaj u ekofiziološkim proučavanjima. Naročito se ističe važnost utvrđivanja kompenzacione tačke svetlosti, koja se određuje kolorimetrijskom metodom (Kauco i Calberg, 1935; Alvik, 1939; Lieth, 1959).

Problemu kompenzacione tačke svetlosti posvećena je posebna pažnja u Odeljenju za fiziološku fitoekologiju (Beograd). Sprovedena su višegodišnja proučavanja položaja kompenzacione tačke kod velikog broja drvenastih i zeljastih vrsta iz šumskih zajednica *Festuco-Quercetum petrae* M. Jank i *Quercu-Carpinetum serbicum* Rudski na Fruškoj gori. Ovi rezultati daju prve potpunije opšte podatke o globalnim karakteristikama fotosintetskog režima biljnog pokrivača nekog predela naše zemlje. Utvrđeno je da kod drvenastih vrsta kompenzaciona tačka varira od 260 do 4.980 luksa, a granične vrednosti kod zeljastih vrsta su 200 i 4.232 luksa. Kod svih ispitivanih biljaka izrazito najviša kompenzaciona tačka je u rano proleće, a zatim naglo pada u maju i relativno niske vrednosti se odražavaju u letnjim mesecima. Utvrđeno je da u novembru, na samom kraju vegetacionog perioda, dolazi do izvesnog povećanja položaja kompenzacione tačke. Rezultati naših proučavanja su pokazali da na položaj kompenzacione tačke svetlosti, pored znatnih spoljašnjih uticaja (pre svega svetlosti), jako utiču i endogeni faktori (naročito intenzitet disanja). Poseban, širi značaj ovih ispitivanja proizilazi iz činjenice koju su Janković i Kojić (1969) izneli, naime, da položaj kompenzacione tačke kod biljaka različitih geografskih područja, različitih staništa i različitih ekoloških grupa zavisi uglavnom od spoljašnjih faktora, pre svega svetlosnog režima. Međutim, variranje položaja kompenzacione tačke u toku godine kod biljaka na jednom staništu počiva na endogenim uticajima, uglavnom na različitoj veličini intenziteta disanja.

**ORGANSKA PRODUKCIJA.** — Problemi organske produkcije, koji su na neki način rezultanta uzajamnih odnosa između osnovnih fizioloških procesa biljaka i faktora spoljne sredine, predstavljaju jedno od značajnih pitanja fiziološke fitoekologije.

Osnovna pitanja u proučavanju organske produkcije su sledeća:

1. Pre svega, treba naglasiti, da je osnovna prirodna jedinica proučavanja — ekosistem, a najvažniji pokazatelji: biomasa, njen godišnji priraštaj, kao i kvalitativni sastav (sadržaj belančevina, ugljenih hidrata i drugih materija);

2. Bitna karakteristika ovih ispitivanja je — određivanje bilansa materije i energije u biosferi, otkrivanje zakonitosti biološkog kruženja materije i proticanja energije, kako u prirodnim, tako i u kulturnim ekosistemima;

3. Izučavanje uslova koji određuju stvaranje i reprodukciju organske materije. Posebna pažnja se poklanja sumarnoj fotosintezi bilnog pokrivača i faktorima koji na nju utiču, karakteristikama disanja i vodnog režima, količini sunčeve radijacije, i dr.

Izučavanjem problema organske produkcije treba da se razjasne, poglavito, ove zakonitosti i pojave:

a) Srednji kvantitativni pokazatelji produktivnosti (ukupna produkcija biljne mase, produkcija žive materije, godišnji prirast materije, godišnje odbacivanje nadzemnih i izumrlih podzemnih delova), naročito za važnije i rasprostranjenije biljne zajednice;

b) Struktura proizvodnosti suvozemnog bilnog pokrivača, tj. izučavanjem treba da se objasni diferencijacija pomenutih pokazatelja po spratovima odn. sinuzijama i preovlađujućim vrstama, naročito u značajnijim asocijacijama;

c) Sezonska dinamika prirasta biljne mase (u celini za zajednice i odvojeno po sinuzijama i dominirajućim vrstama). u toku vegetacijskog perioda;

d) Hemizam preovlađujućih vrsta biljaka, naročito u rasprotrnjenijim asocijacijama (sadržaj organskih materija, elemenata pepela) i njihovu sezonsku dinamiku;

e) Sezonska dinamika (dnevna i godišnja) osnovnih fizioloških procesa (posebno: elementi vodnog režima, fotosintetski režim, disanje), naročito za biljne vrste koje preovlađuju u osnovnim asocijacijama.

Prema mišljenju velikog broja istraživača (Egler, 1942; Novikoff, 1945; Odum, 1959; Rowe, 1961; Lavrenko, 1964; Utkin, 1967; Sabolev, 1969; Janković i Kojić, 1974; i drugi) proučavanje primarne organske produkcije može se izvoditi na tri nivoa: 1) organizmičkom, 2) cenotičkom i 3) geografskom. Faktori spoljne sredine specifično deluju na svakom od ovih nivoa, pa se i metodi proučavanja razlikuju.

Na organizmičkom nivou kao objekat služe pojedine biljne individue, a prati se intenzitet i tok pojedinih životnih procesa, pre svega fotosinteza i drugi relevantni procesi za organsku produkciju, u zavisnosti od faktora spoljne sredine. Proučava se, konačno, prosečna produkcija materija, u kvantitativnom i kvalitativnom pogledu. Primenjuju se eksperimentalne metode.

Istraživanja na cenotičkom nivou obuhvataju produkciju čitave biljne zajednice, ili pojedinih sinuzija, pri čemu se koriste direktne i indirektno metode.

Od direktnih metoda osnovni i najrasprotrnjeniji je metod žetve, koji se koristi kod zeljastih zajednica ili sinuzija. Postupak se sastoji u tome, što se sa određene površine (obično 1 m<sup>2</sup>), u više ponavljanja, uzimaju svi biljni delovi, kako nadzemni tako i podzemni,

suše se u sušnici na 105°C, pa se onda merenjem dobija količina suve supstance. Značajan je, u ovom pogledu, metodski postupak M. M. Jankovića (1967), koji se sastoji u analizi biomase duž transektta po principu umnožavanja biomase pojedinih biljnih kombinacija. Obično se koristi ukršteni transekt (50 + 50 m<sup>2</sup>), na kome se prethodno utvrde koje su varijante biljnih kombinacija prisutne; potom se ustanovi koliko se puta svaka varijanta ponavlja u transektu, što pruža mogućnost da se rezultati dobijeni proučavanjem stanja biomase na pojedinim probnim varijantskim površinama umnože na ceo transekt, odnosno na hektar. Primenom ove metode saradnici Odeljenja za fiziološku fitoekologiju postigli su veoma značajne rezultate u proučavanju organske produkcije prizemnog sprata u zajednici *Festuco-Quercetum patrae* M. Jank. na Fruškoj gori.

Posebnu pažnju u novije vreme privlači proučavanje energetskih vrednosti organske produkcije pojedinih biljnih zajednica, odn. njihovih cenobionata. Za tu svrhu se koriste specijalni kalorimetri (napr. kalorimetarska Berthelot-ova bomba), u kojima se sagoreva biljni materijal. Količina toplote, nastala kao rezultat sagorevanja biljnog materijala, kao i toplotna sposobnost organske materije, izračunavaju se po jednačini Popova (1954). Energetske vrednosti biljne produkcije izražavaju se u cal/g suve težine ili u Kcal/ha. I ovaj aspekt organske produkcije intenzivno se proučava od strane saradnika Odeljenja za fiziološku fitoekologiju u raznim ekosistemima naše zemlje. Naročito iscrpni rezultati dobijeni su ispitivanjem sezonske dinamike energetskih vrednosti produkcije prizemnog sprata šumske zajednice *Festuco-Quercetum petrae* M. Jank. na Fruškoj gori.

Indirektni metodi se u praksi često koriste za približnu procenu veličine organske produkcije, pošto je kod višegodišnjih zajednica (naročito šumskih) vrlo teško primeniti direktne metode. Kao indirektni metodi za utvrđivanje organske produkcije mogu se koristiti praćenja i merenja svih pojava i procesa koji stoje u korelaciji sa produktivnošću. Pre svega tu dolaze:

1. Promet gasova kod biljaka, uglavnom analiza prometa ugljen-dioksida, što služi kao pokazatelj veličine fotosintetskog procesa, a time i produkcije;
2. Floristički i cenotički sastav biljnih zajednica, odnosno, utvrđivanje korelacije između florističkog i cenotičkog sastava i organske produkcije;
3. Sadržaj hlorofila — kao pokazatelja mogućnosti za odvijanje fotosinteze, pa, prema tome, indirektno, i za organsku produkciju;
4. »Zemljišno disanje« — kao izraz produktivnosti biljnog pokrivača; zavisnost između »disanja zemljišta« i produkcije materija jedne biljne sastojine, načelno posmatrano, proizilazi iz činjenice da sve što podleže disanju u zemljištu potiče do biljaka, tj. sve materije koje se razgrađuju do CO<sub>2</sub> su rezultat biljne produkcije.

Sva četiri pomenuta metoda, koji indirektno mogu poslužiti za procenu organske produkcije biljnih zajednica, koriste se u kompleksnim ekofiziološkim proučavanjima Odeljenja za fiziološku ekologiju, a



naročito »zemljišno disanje«. Paralelno sa proučavanjem režima CO<sub>2</sub> u sastojinama različitih zajednica (na Fruškoj gori, Avali, Sarplanini, Lokrumu kod Dubrovnika), prati se i intenzitet »zemljišnog disanja« u njima. Rezultati dosada dobijeni, na osnovu višegodišnjih proučavanja, pružaju vrlo značajne podatke, koji se uspešno koriste za procenu organske produkcije raznih biocenoza u više područja naše zemlje.

U našoj zemlji postignuti su značajni rezultati u proučavanju raznih aspekata organske produkcije, posebno na organizmičnom i ceničkom nivou, u čemu su značajan udeo dali saradnici Odeljenja za fiziološku fitoekologiju Instituta za biološka istraživanja iz Beograda. Međutim, kad je u pitanju geografski aspekt organske produkcije biljnog pokrivača Jugoslavije nalazimo se, praktično, na početku. Stoga je u program Odeljenja za fiziološku fitoekologiju unet i ovaj problem. Janković i Kojić (1973, 1974) dali su prve rezultate iz te oblasti, prvo za Srbiju, a zatim i za Jugoslaviju. Naime, posle višegodišnjih proučavanja i analiza, dati su podaci o potencijalnoj produktivnosti biljnog pokrivača. Pri tom je korišćen bioklimatski pokazatelj, tzv. CVP-indeks po Patersonu (1956), u modifikaciji Wecka (1960). Dobijeni su veoma značajni rezultati, a data je i preliminarna karta produktivnosti biljnog pokrivača naše zemlje. Janković i Kojić, na osnovu iskustva koji su postignuti u dosadašnjim istraživanjima ovog problema, rade na modifikaciji dosada primenjivanog metodskog postupka za utvrđivanje potencijalnih mogućnosti organske produkcije biljnog pokrivača.

Konačni cilj svih ovih proučavanja vezanih za »metabolizam« i energetiku biljnih zajednica, treba da dovede do bližeg utvrđivanja zakonitosti kruženja materije i proticanja energije u ekosistemu. Svakako da su ovde od izuzetnog značaja i pitanja brzine razlaganja i mineralizacije organskih materija, trajanje i stepen blokiranosti pojedinih hemijskih elemenata odn. jedinjenja u nerazloženim organskim materijama, uloga mikroorganizama (i drugih organizama) i faktora spoljne sredine u karakteru i brzini biolize, itd. Značajna su i pitanja: koliko se sunčeve energije dospele u ekosistem vezuje u sintetizovanim organskim jedinjenjima, dalja transformacija te energije, i dr.

**FIZIOLOŠKA FITOEkOLOGIJA I ZAGAĐENJE ČOVEKOVE SRE-DINE.** — Savremeni ekološki problemi vezani za urbanizaciju, industrijalizaciju i druge čovekove aktivnosti, koje dovode do zagađenosti životne sredine, postavljaju važne zadatke i fiziološkoj ekologiji biljaka. Naime, zagađena sredina javlja se kao izuzetno interesantan faktor koji ima specifično delovanje na životne procese biljaka, čiji tok i intenzitet određuje njihovu sudbinu, odnosno dalji razvoj biocenoze i ekosistema u celini. Ekološko-fiziološka proučavanja biljaka — cenobionata u različitim uslovima zagađenosti sredine (po vrsti i intenzitetu), pružaju osnovu za upoznavanje posledica po ekosistem tih raznih negativnih spoljnih agensa. Ova proučavanja pružaju i elemente bližeg sagledavanja problema rezistentnosti pojedinih biljnih vrsta. Ovak-

va ispitivanja predstavljaju značajan deo programa budućih istraživanja Odeljenja za fiziološku fitoekologiju iz Beograda.

**MODELIRANJE U FIZIOLOŠKOJ FITOEkOLOGIJi.** — Sistem modela u novije vreme igra značajnu ulogu u rešavanju i bližem objašnjenju važnih ekofizioloških problema. Biofizika u tom pogledu može pružiti dragocenu pomoć, našta je prvi bliže ukazao Unger (1968). Kreeb i Borcharđ (prema Waleru i Kreebu, 1970) izradili su termodinamički model ćelije, koji omogućuje preciznije i detaljnije objašnjenje osmotskih pojava, bubrenja protoplazme, turgora u ćeliji, itd. Raschke (1966) je učinio veoma interesantan pokušaj modeliranja transpiracionog procesa na bazi mehanizma regulacije stominih otvora. Kao komponente pri ovom su uzeti u obzir: godišnja i dnevna ritmika, ritmika u kraćim periodima i reakcija na spoljne faktore (svetlost, temperatura, voda, koncentracija CO<sub>2</sub>). Posebno je interesantan strukturni i funkcionalni biofizički model transpiracije (Noack, 1969), koji se sastoji iz dve komponente: električnog modela (samoregistrujućeg) i multivibracionog modela, koji omogućuje bliži uvid u kvantitativne odnose transpiracionog procesa. Slično kao za transpiraciju napravljen je i strukturni model rastenja (Laue, Förkel i Forberg, 1968), pomoću koga se bliže objašnjavaju zakonitosti uticaja spoljašnjih faktora na rastenje biljaka. Sve u svemu, modeliranje kao dopunski metod može u budućnosti odigrati značajnu ulogu u dubljem upoznavanju složenih pojava vezanih za uticaje faktora spoljašnje sredine na fiziološke procese biljaka.

Na osnovu svega što je izneto jasno proizilazi da je fiziološka ekologija biljaka kompleksna fitoekološka disciplina, koja u sebi objedinjuje tri objekta ispitivanja: fiziološke procese, ekološke uslove staništa i anatomsko-morfološke karakteristike biljaka, koji na te procese bitno utiču i usmeravaju ih. Budućnost fitoekologije upravo leži u ovakvom pravcu ispitivanja. Rezultati koje je dosada postiglo Odeljenje za fiziološku fitoekologiju Instituta za biološka istraživanja »Siniša Stanković«, na koje je u ovom radu ukazano samo u osnovnim crtama u cilju dobijanja opšte informacije, predstavljaju značajan doprinos Beogradskog ekofiziološkog centra razvoju ove naučne oblasti u našoj zemlji i sigurna osnova za njen dalji uspeh u budućnosti.

#### LITERATURA

- Alekseev, A. M. (1968): Značenje strukturi citoplazmi dlja vodnovo režima rastiteljnih kljetok. — Vodni režim rastenij i ih produktivnost, Moskva.
- Alekseev, A. M. (1969): Osnovnie predstavlenija o vodnom režime rastenij i evo pokazateljah. — Moskva.
- Alvik, G. (1939): Über Assimilation und Atmung einiger Holzgewachse im west-norwegischen Winter. — Moddelse fr. Vestl. Forsokstat, 6, № 22.
- Baumann, L. (1957): Über die Beziehungen zwischen Hydratur und Ertrag. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 70.

- Biebel, R. (1965): *Protoplasmatische Oekologie der Pflanzen*. — Wien.
- Cincović, T., Kojić, M. i Živanović, Z. (1969): Prilog proučavanju vodnog režima nekih hibrida kukuruza. — Simp. iz ekologije, Beograd, 6.
- Crafts, A. S., Currier, H. B. and Stocking, C. R. (1949): Water in the physiology of plants.
- Dimitrijević, J. (1969): Prilog proučavanju osmotskih vrednosti vrste *Festuca montana* u zajednici *Festuco-Quercetum petrae* M. Jank. na Fruškoj gori. — Simp. iz ekologije, Beograd, 10.
- Dimitrijević, J. (1971): Ekofiziološke karakteristike vodnog režima vrste *Dactylis glomerata* u zajednici *Festuco-Quercetum petrae* M. Jank. na Fruškoj gori. — Ekologija, vol. 6, № 2.
- Dimitrijević, J. (1971): Prilog proučavanju dinamike transpiracije vrste *Festuca montana* M. B. u zajednici *Quercetum montanum festucetosum montanae* M. Jank. et V. Miš. na Fruškoj gori. — Arhiv biol. nauka, 23, 1—2.
- Dimitrijević, J. (1973): Neke fiziološko-ekološke karakteristike vrste *Viola silvestris* u hrastovim šumama Avale. — Prvi kongres ekol. Jugosl., Beograd, 101.
- Egle, K., Schenk, W. (1953): Einfluss der Temperatur auf die Lage des CO<sub>2</sub> Kompensationspunktes. — Planta, 43.
- Egler, F. E. (1942): Vegetation as an object of study. — Philosophy of science, 9.
- Frank, H., Wenn, W. (1957): Structural aspects of ion-solvent interaction in aqueous solutions a suggested picture of water structure. — Discurs. Faraday Soc., 24, 132.
- Gorbunov, N. I. (1957): Metodi opredeljenja ugljikisloti u počvenom vazduhu. — Počvovodenie, № 2.
- Gordon, L. X. (1969): K voprosu o svjazi nekatorih staron energetičeskovo obmena i sostojanija vodi v rastenijah. — Vodni režim s-h rastenij. Moskva.
- Gurikov, J. B. (1970): Sovremenoe sostojanie problemi strukturi vodi. — Sost. i rol vodi v biol. obekt. Moskva.
- Gusev, N. A. (1959): Nekotorie zakonomernosti vodnovo režima rastenij. — Izd. AN SSSR, Moskva.
- Gusev, N. A. (1962): O karakteristike sostojanija vodi v rastenij. — Fiziol. rastenij, 9, № 4.
- Gusev, N. A. (1969): Fiziologija vodoobmena rastenij. — Kazan.
- Gusev, N. A., Petinov, N. S. (1974): Nekotorie voprosi teoriji vodnovo režima rastenij i ih značenije v praktike orošaemogo zemlodelija. — Biol. osn. oroš. zeml., Moskva.
- Haber, W. (1958): Oekologische Untersuchungen der Bodenatmung. — Flora, 146.
- Harder, R. (1923): Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes beim Gaswechsel der Pflanzen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 41.
- Huber, B. (1952): Der Einfluss der Vegetation auf die Schwankungen des CO<sub>2</sub>-Gehaltes der Atmosphäre. — Arch. für Meteor., 4.
- Ivanoff, L. A. (1928): Zur Methodik der Transpirationsbestimmungen am Standort. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 46.
- Janković, M. M. (1962): Značaj karaktera heliogeofizičkih uslova za ekološku tipologizaciju i metabolizam naših osnovnih tipova biogeocenoza. — Arhiv biol. nauka, 14, 1—2.
- Janković, M. M. (1969): Karakteristike temperaturnog režima listova nekih biljaka u biocenozi *Festuco-Quercetum petrae* M. Jank. na Fruškoj gori. — Simp. iz ekol., Beograd, 3.
- Janković, M. M. (1969): Karakteristike vodnog režima mladih i starih listova nekih zimzelenih biljaka u mediteranskoj šumskoj i žbunastoj vegetaciji našeg Primorja. — III Kongres biologa Jugoslavije, Ljubljana, 128.
- Janković, M. M. (1971): Ekofiziološke karakteristike vodnog režima vrste *Stellaria holostea* u zajednici *Festuco-Quercetum petrae* M. Jank. na Fruškoj gori. — Ekologija, vol. 6, 2.
- Janković, M. M. (1972): Neki problemi fiziološke ekologije biljaka. — Savremena biologija, 11.

- Janković, M. M., Blaženčić, J. (1966): Rezultati morfoloških i anatomskih proučavanja karaktera i prave prirode končastih (perastih i jednostavnih) submerznih organa raška (*Trapa L.*), kao i dinamike njihove organogeneze. — Glasn. Bot. inst. i zavoda Univ. u Beogradu, 2, 1—4.
- Janković, M. M., Blaženčić, J. (1968): Anatomske i morfološke karakteristike vegetativnih organa *Trapa L.* gajene uporedo u vodnoj i vazdušnoj sredini pod eksperimentalnim uslovima. — Glasn. Bot. inst. i Bašte Univerziteta u Beogradu, 3, 1—4.
- Janković, M. M., Blaženčić, J. (1970): Neki aspekti ekološkog i fiziološkog značaja korenovog sistema vodene biljke oraška (*Trapa L.*). — Glasn. Bot. inst. i Bašte, 5, 1—4.
- Janković, M. M., Bogojević, R., Popović, R., Blaženčić, Ž. (1973): Neki rezultati fiziološko-ekoloških proučavanja efemeroida u zajednici *Querceto-Carpinetum serbicum* Rud. na Fruškoj gori (Iriški Venac). — I Kongres ekologija Jugoslavije, Beograd, 97.
- Janković, M. M., Bogojević, R., Popović, R., Stefanović, K., Blaženčić, Ž., Dimitrijević, J. (1973): Fiziološko-ekološka proučavanja vodnog režima nekih značajnih biljnih vrsta u mediteranskoj zajednici *Orno-Quercetum ilicis* na ostrvu Lokrumu kod Dubrovnika, kao i fizičkih uslova staništa. — I kongres ekologija Jugoslavije, Beograd, 98.
- Janković, M. M., Kojić, M. (1969): The compensation point of light in some plants of the forest community *Festuco-Quercetum petraeae* M. Jank. on the mountain Fruška Gora. — Ekologija, vol. 4, 2.
- Janković, M. M., Kojić, M. (1969): Kompenzaciona tačka kod nekih biljaka zajednice *Festuco-Quercetum petraeae* M. Jank. na Fruškoj gori. — Simp. iz ekologije, Beograd, 11.
- Janković, M. M., Kojić, M. (1973): Potencijalna mogućnost organske produkcije biljnog pokrivača Srbije. — Ekologija, vol. 8, 1.
- Janković, M. M., Kojić, M. (1974): O potencijalnim mogućnostima organske produkcije biljnog pokrivača Jugoslavije. — IV kongres biol. Jugoslavije, Sarajevo, 50.
- Janković, M. M., Kojić, M., Popović, R., Dimitrijević, J. (1969): Hidraturni odnosi nekih značajnih zimzelenih biljaka mediteranske vegetacije na ostrvu Lokrumu kod Dubrovnika. — III kongres biologa Jugoslavije, Ljubljana, 132.
- Janković, M. M., Popović, R., Dimitrijević, J. (1967): Osnovne karakteristike i dinamika transpiracije nekih značajnih biljaka u biocenozi *Quercetum confertae-cerris* Rudski na Avali kod Beograda na osnovu posmatranja u 1964. godini. — Ekologija, vol. 2, 1—2.
- Janković, M. M., Popović, R., Dimitrijević, J. (1969): Osnovne karakteristike i dinamika transpiracije nekih značajnih biljaka u biocenozi *Festuco-Quercetum petraeae* M. Jank. na Fruškoj gori. — Simp. iz ekologije, Beograd, 9.
- Janković, M. M., Popović, R., Dimitrijević, J. (1970): Neki aspekti organske produkcije biljaka prizemnog sprata u zajednici *Festuco-Quercetum petraeae* M. Jank. na Fruškoj gori. — Glasn. Prir. muzeja, ser. 5, knj. 25.
- Janković, M. M., Popović, R., Dimitrijević, J. (1972): Prilog proučavanju vodnog režima nekih zimzelenih vrsta u vegetaciji makije na ostrvu Lokrumu kod Dubrovnika. — I Simp. Jugosl. društ. za bilj. biziol., Novi Sad.
- Janković, M. M., Popović, R., Matijašević, B. (1972): Neki rezultati fiziološko-ekoloških proučavanja munike (*Pinus heldreichii*) na Ošljaku, Šarplanina. — Simp. o munici, Peć.
- Janković, M. M., Popović, R. (1972): A contribution to the study of water regime of some significant herbaceous plants of the rocky coast of Adriatic island Lokrum near Dubrovnik. — Ecophysiol. found. of ecosystems productivity in arid zone, Leningrad.
- Janković, M. M., Popović, R., Dimitrijević, J. (1972): Ekofiziološke karakteristike nekih drvenastih vrsta u zajednicama *Querceto-Carpinetum serbicum* Rudski i *Festuco-Quercetum petraeae* M. Jank. na Fruškoj gori. — Ekologija, vol. 7, 1—2.

- Janković, M. M., Popović, R., Dimitrijević, J. (1974): Energetske vrednosti organske produktivnosti nadzemnih delova prizemnih biljaka u zajednici *Festuco-Quercetum petrae* M. Jank. na Fruškoj gori. — Arh. biol. nauka (u štampi).
- Janković, M. M., Stanimirović, S., Blaženčić, J., Stanimirović, D. (1965): Erster Beitrag zur Erkenntnis der Entwicklungsdynamik der Art *Trapa longicarpa* M. Jank. und ihrer Bedingtheit durch äussere Faktoren im Bezug auf morphologische und biochemische Veränderung im Samen und im Laufe der Anfangsphasen der Ontogenie. — Arhiv biol. nauka, 17, 4.
- Janković, M. M., Stefanović, K. (1969): Osnovne karakteristike i dinamika zamljišnog »disanja« u nekim šumskim biocenozama na Fruškoj gori. — Acta bot. croatica, vol. 28.
- Kauko, Y., Calberg, J. (1953): Praktische Ausführung der Kohlensäurebestimmung in Gasmischungen mit Hilfe von pH Messungen. — Z. analyt. Chemie, 102.
- Kojić, M. (1964): Über den Transpirationskoeffizienten bei Frühjahrsgeophyten. — Flora oder Allgem. Botan. Zeitung, 154.
- Kojić, M. (1964): Der Assimilathaushalt einiger Zwiebelpflanzen unter laboratorischen und feldmässigen Bedingungen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., Berlin, 77, 8.
- Kojić, M. (1965): Uticaj koncentracije natrijumhlorida na proizvodnju suve supstance spanaća. — Agrohemija, 3.
- Kojić, M. (1965): Praćenje dinamike stoma pomoću porometra i mogućnost procenjivanja dnevnog toka transpiracije. — Zborn. radova Polj. fakulteta, 13, 394.
- Kojić, M. (1966): Über die Wasserbilanz und Stoffproduction bei Frühjahrsgeophyten. Ber. Dtsch. Botan. Ges., Berlin, 79, 4.
- Kojić, M. (1968): Kompenzaciona tačka svetlosti listova različite starosti. — Glasn. Botan. zavoda i Bašte Univer. u Beogradu, tom 3, 1—4.
- Kojić, M. (1969): Über die Assimilationsleistung bei Roggen und Gerste unter feldmässigen Bedingungen. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., Berlin, 81, 10.
- Kojić, M. (1969): Prilog proučavanju intenziteta disanja listova nekih kulturnih biljaka. — Simp. iz ekologije, Beograd, 4.
- Kojić, M. (1969): O intenzitetu disanja listova nekih drvenastih i zeljastih biljaka s posebnim osvrtom na uticaj starosti lista na intenzitet disanja. — Simp. iz ekologije, Beograd, 5.
- Kojić, M. (1969): Prilog proučavanju intenziteta disanja nekih korovskih biljaka. — III kongres biologa Jugoslavije, Ljubljana, 145.
- Kojić, M., Cincović, T. (1966): Hidrataura nekih sorata vinove loze na različitim podlogama. — Zborn. radova Polj. fakulteta, 13, 412.
- Kojić, M., Cincović, T. (1967): Contribution to the study of photosynthesis productivity of some high yield types of wheat in field conditions. — Journ. for Agric. Research, vol. 20, 69.
- Kojić, M., Cincović, T. (1969): Rezultati proučavanja produktivnosti fotosinteze *Festuca pratensis* i *Lolium perenne* u poljskim uslovima. — Simp. iz ekologije, Beograd, 76.
- Kojić, M., Cincović, T. (1969): Prilog proučavanju vodnog režima nekih korovskih vrsta u okolini Beograda. — III kongres biologa Jugoslavije, Ljubljana, 84.
- Kojić, M., Cincović, T. (1971): Über die Transpirationsintensität bei *Evonymus japonica* Thunb. und *Mahonia aquifolium* Nutt, mit besonderer Berücksichtigung des Alters der Blätter. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. 84, 1—2.
- Kojić, M., Cincović, T., Stojković, L., Čanak, M. (1969): Proučavanje hidratare nekih vrsta u zajednicama ozime pšenice i kukruza u 12-poljnom plodoredu. — Simp. iz ekologije, Beograd, 5.
- Kojić, M., Cincović, T., Šinžar, B. (1966): Prilog proučavanju uticaja ostataka pesticida na vodni režim pšenice. — I kongres o ishrani, Beograd.
- Kojić, M., Cincović, T., Šinžar, B. (1967): Promene vodnog režima pšenice u zavisnosti od dejstva ostataka nekih herbicida. — V Jugosl. savet. o korovima, Beograd.

- Kojić, M., Cincović, T., Šinžar, B. (1967): The influence of simazine and atrazine on the water balance of wheat. — 6 Intern. Cong. of Plant protection, Wien.
- Kojić, M., Cincović, T., Šinžar, B. (1970): Einfluss von Simazin und Atrazin auf den Wasserhaushalt des Weizens. — Tagungsbericht der Dtsch. Akad. der Landwirtschaftswissen, Berlin, № 109.
- Kojić, M., Cincović, T., Šinžar, B., Živanović, Ž., Dežović, R. (1973): Fitocenološka i ekofiziološka proučavanja korova u dolini Velike Morave. — I kong. ekologija Jugoslavije, Beograd, 68.
- Kojić, M., Cincović, T., Živanović, Z. (1969): Prilog proučavanju vodnog režima nekih hibrida kukuruza. — Simp. iz ekologije, Beograd, 6.
- Kojić, M., Janković, M. M. (1967): Über die Hydraturverhältnisse einiger Arten der thermophyllen Waldgesellschaften von *Quercus conferta* und *Quercus cerris* auf der Avala bei Belgrad. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. Berlin, 80, 2.
- Kojić, M., Janković, M. M., Dimitrijević, J. (1969): O produktivnosti fotosinteze *Lolium perenne* i *Medicago lupulina* i problem kompleksnog proučavanja organskog produktiviteta. — Simp. iz ekologije, Beograd, 12.
- Kojić, M., Janković, M. M., Popović, R. (1972): Kompenzaciona tačka svetlosti nekih vrsta u šumskim zajednicama *Festuco-Quercetum petraeae* M. Jank. i *Quercus-Carpinetum serbicum* Rudski na Fruškoj gori. — I Simp. iz biljne fiziologije, Novi Sad.
- Kojić, M., Mijanović, O. (1971): O vodnom režimu i značaju nekih njegovih aspekata za gajenje ukrasnih biljaka. — Glasnik Šum. fakulteta, Beograd.
- Kojić, M., Mijanović, O. (1973): Proučavanje intenziteta transpiracije mlađih i starijih listova ruže u različitim ekološkim uslovima. — I kongr. ekol. Jugosl., Beograd, 105.
- Kojić, M., Švrkota, B., Aćimović, I. (1967): Influence of amino-triazine and 2,4-D herbicide residues activity and osmotic values with Cucumbers. Abst. III Yug. — Poln. Symp. on the app. of radioizotop. and ioniz. radiat. in agric. vet, sc, and forst.
- Kojić, M., Švrkota, B. i Aćimović, I. (1969): Die Wirkung der Residuums von Atrazin, Gesaprim und 2,4-D auf die tägliche Wasserdynamik der Pflanzen. — Wissenschaftl. Ber. d. Univ. für Agrarwissenschaft, Gödöllö.
- Kojić, M., Švrkota, B., Kljajić, R. (1970): Einfluss der Aminotriazin und 2,4-D Rückstände auf die Fermentaktivität und die Veränderung der osmotischen Werte bei Gurken. — Tagungsber. der Dtsch. Akad. der Landwirtschaftswissen., Berlin, № 109.
- Kojić, M., Šinžar, B. (1970): O uticaju herbicida na vodni režim nekih povrtarskih biljaka. — VII Jugosl. savet. o korovima.
- Kojić, M., Šinžar, B., Kljajić, R. (1970): Study of the net assimilation rate of Onion treated with herbicides CDAA and CIPI. — 7 Cong. Internat. de la protection des plantes, Paris.
- Koslowski, T. (1969): Water metabolism in plants. — New York, Evanston and London.
- Kreeb, K. (1974): Oekophysiologie der Pflanzen. — Stuttgart.
- Laue, R., Förkel, N., Forberg, J. (1968): Die Relation zwischen Pflanze, Klima, Boden und agrotechnischen Massnahmen in einem Strukturmodell. — Studia bioph., Berlin, 11.
- Lavrenko, E. M. (1964): Ob urovnjah izučenija organičeskovo mira v svjazi s poznanijem rastitelnovo pokrova. — Izv. AN SSSR, ser. biol., 1.
- Lieth, H. (1960): Über die Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen, I, II. — Planta, 54.
- Lobov, M. F. (1966): Diagnostirovanie srokov polivov ovoščnih kultur po koncentracii kljetočnovo soka. — Biol. osn. oroš. zem., Moskva.
- Makarov, V. N. (1970): K metodike opredelenija intensivnosti videlenija CO<sub>2</sub> iz počvi. — Počvovedenie, № 5.
- Matijašević, — Vasić, B. (1969): Prilog poznavanju hidrature kod *Fragaria vesca* L. — Ekologija, vol. 7, 2.
- Matijašević, B. (1973): Neke fiziološko-ekološke karakteristike vrste *Carex silvatica* Huds. u zajednici *Festuco-Quercetum petraeae* M. Jank. na Fruškoj gori. — I kongres ekologija Jugoslavije, Beograd, 97.

- Milošević, R. (1966): Dinamika izdvajanja CO<sub>2</sub> sa površine zemljišta u različitim asocijacijama Fruške gore. — Zbornik radova Inst. za biol. istraž., knj. 11. № 6.
- Mina, V. M. (1960): Intensivnost obrazovanja ugljikislota i eë raspodelenie v počvenom vozduhe v višceločnih černozemah v zavisimosti ot sostava lesnoi rastitelnosti. — Trudi labor. lesovod. AN SSSR, 1.
- Müller, D. (1928): Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. — *Planta*, 6.
- Nemethy, G., Scheraga, H. (1962): Structure of water and hydrophilic bonding in proteins. — *Journ. Chem. Phys.*, 36.
- Ničiporovič, A. A. (1973): Osnovi fotosintetičkei produktivnosti rastenij. — Sovr. problemi fotosinteza, Moskva.
- Noack, C. (1969): Aussagekraft biophysikalischer Modelle der Transpiration. — Leipzig.
- Novikoff, A. B. (1945): The concept of integration levels and biology. — *Science*, 101.
- Odum, E. P. (1972): *Fundamentals of ecology*. — Philadelphia.
- Paterson, S. S. (1956): The forest area of the world and its potential productivity. — *Göt. Univ. Royal*, 216.
- Petinov, N. S. (1969): Sostojanie i perspektivi izučenija vodnovo režima rastenij v SSSR. — Vodn. režim s-h. rastenij, Moskva.
- Petinov, N. A. (1974): Sostojanie i perspektivi razrabotki naučnih osnov polivnih režimov i sistemi pitanija glavneiših seljšohozjajstvenih kultur. — *Biol. osn. oroš. zem.*, Moskva.
- Popović, R. (1968): Prilog proučavanju problema uticaja oblačnosti na intenzitet transpiracije nekih biljaka. — *Glasn. Bot. zavoda i Bašte Univ. u Beogradu*, 3, 1—4.
- Popović, R. (1969): Specifičnosti kod vodnog režima drvenastih i zeljastih biljaka u nekim šumskim zajednicama na Fruškoj gori. — *Simp. iz ekologije*, Beograd, 7.
- Popović, R. (1971): Ekofiziološke karakteristike vodnog režima vrste *Melica uniflora* u zajednici *Quercus-Carpinetum serbicum* Rudski na Fruškoj gori. — *Ekologija*, vol. 6, 2.
- Popović, R. (1972): Ekološka studija hidraturnih odnosa nekih značajnih biljnih vrsta u zajednici *Quercus-Carpinetum serbicum* Rudski na Fruškoj gori. — *Glasn. Inst. za bot. i Bašte Univ. u Beogradu*, 7, 1—4.
- Popović, R. (1973): Fiziološko-ekološke karakteristike vrste *Hedera helix* u različitim šumskim zajednicama. — I kongres ekologa Jugoslavije, Beograd, 95.
- Popović, R. (1973): Neke ekofiziološke karakteristike vodnog režima efemeroida u zajednici *Quercus-Carpinetum serbicum* Rudski na Fruškoj gori (Zmajevac). — *Glasn. Inst. za botaniku i Bot. bašte Univ. u Beogradu*, 8, 1—4.
- Popović, R., Dimitrijević, J., Matijašević, B. (1974): Vodni režim nekih značajnih biljaka u zajednici *Festuco-Quercetum petrae* M. Jank. na Fruškoj gori (Iriški venac). — IV kongres biol. Jugoslavije, Sarajevo, 58.
- Raschke, K. (1966): Die Reaktionen des CO<sub>2</sub>-Regelsystems in den Schliesszellen von *Zea mays* auf weisses Licht. — *Planta*, 68.
- Rowe, J. S. (1961): The level of integration concept and ecology. — *Ecology*, 42, 2.
- Samoilov, O. J. (1967): Obščie voprosi teorii gidratacii ionov v vodnih rastvorah. — *Sost. i rol vodi v biol. ob.*, Moskva.
- Slatyer, O. R. (1970): *Plant-water relationships*. — London and New York.
- Sobolev, L. N. (1969): Zavisimost produktivnosti rastenij soobščev i ih geografičeskikh sistem of faktorov sredi. — *Obšč. teoret. probl. biol. produktivnost.*, Leningrad.
- Stefanović, K. (1971): Uticaj šumske prostirke na sadržaj nekih elemenata u zemljištu u zajednicama *Quercus-Carpinetum serbicum* Rudski i *Aetosello-Quercetum petrae* Jank. i Miš. na Fruškoj gori. — *Glasn. Inst. za bot. i Bot. bašte*, 6, 1—4.

- Stefanović, K. (1972): Upporedno proučavanje produkcije CO<sub>2</sub> u zajednici *Quercus-Carpinetum serbicum* Rudski i na otvorenom polju na Fruškoj gori. — Zemljište i biljka, 21, 1.
- Stefanović, K. (1975): Ekološka studija produkcije ugljendioksida u nekim listopadnim šumama Fruške gore. — Diss., Bgd.
- Stocker, O. (1929): Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpiration und Evaporationsgrösse. — Ber. Dtsch. Bot. Ges., 47.
- Tarčevski, J. A. (1971): Osnovi fotosinteza. — Kazan.
- Tischler (1937): On some problems of cytotaxonomy and cytoecology. — Journ. Indian. Botan. Soc., 16, 3.
- Unger, K. (1968): Biophysik pflanzlicher Systeme. — Studia biophys., 11.
- Utkin, A. J. (1967): Lesnaja nauka i isledovanija po međunarodnom biologi-českom programe. — Rast. resursi, 3, 4.
- Voznesenskii, V. L. (1968): Ob uglekislotnom kompenzacionom punkte gazoobmen u rastenij. — Bot. žurnal, 5.
- Walter, H. (1931): Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. — Jena.
- Walter, H. (1960): Grundlagen der Pflanzenverbreitung. I Teil: Standortslehre. — Stuttgart.
- Walter, H., Kreeb, K. (1970): Die Hydratur und Hydratacion des Protoplasmas der Pflanzen und ihre ökophysiologische Bedeutung. — Wien—New York.
- Weck, J. (1960): Klimaindex und forstliches Produktionspotential. — Forstarchiv, 31, 7.
- Živanović, Ž. (1969): Prilog proučavanju vodnog režima ranoprolećnih korovskih efemera u okolini Beograda. — III kong. biologa Jugoslavije, Ljubljana.
- Živanović, Ž. (1971): Prilog proučavanju vodnog režima nekih američkih sorti breskve u okolini Beograda. — Simp. iz idioekologije, Split.
- Živanović, Ž. (1973): Vegetacijski i hidraturni odnosi u jednoj agrofitocenozi kukuruza u južnom Banatu. — I kongres ekologa Jugoslavije, Beograd.
- Živanović, Ž. (1974): Neke sinekološke i ekofiziološke karakteristike u vegetacijskoj dinamici jedne agrofitocenoze pšenice u južnom Banatu. — IV kongres biologa Jugoslavije, Sarajevo.
- Živanović, Ž. (1974): Uticaj lisne površine na organsku produkciju šećerne repe u datoj agrofitocenozi južnog Banata. — IV kongres biologa Jugoslavije, Sarajevo.

### S u m m a r y

MILORAD M. JANKOVIĆ and MOMCILO KOJIĆ

#### CURRENT PROBLEMS IN PHYSIOLOGICAL PLANT ECOLOGY AND THE ACHIEVEMENTS OF THE DEPARTMENT OF PHYSIOLOGICAL PLANT ECOLOGY OF THE INSTITUTE FOR BIOLOGICAL RESEARCH IN BELGRADE

Physiological plant ecology is closely related to plant physiology. Although it uses many methods of the plant physiology it is in fact a discipline of the plant ecology. Consequently, the physiological plant ecology is a branch of ecology dealing with physiological processes in plants under more or less unmodified natural environmental conditions. Its purpose is to explain the ecology of plants in relation to their physiological specificities and adaptations, their physiological processes in relation to particular environmental conditions, and the nature of morphological and anatomical adaptations of plants.



The scopes and tasks of the physiological plant ecology are very complex. The objectives are physiological processes under particular natural environmental conditions, but the conditions themselves as well, as they influence these processes; finally, various morphological and anatomical characteristics of plant are also objective, for they regulate and control the physiological processes. In fact the subject of physiological plant ecology should be: to establish the specificities of interactions, and mutual interdependence of life processes and morphological — anatomical structures under particular environment conditions.

Cytoecology based on cytophysiological research was introduced in science by Tischler (1937). Cytoecology deals with the study of changes of the cell structure and functions under changing environmental factors and the effects of such changes on life manifestations of the organism as a whole.

Water régime occupies the central position in the plant life and has an exceptional importance for the trend and intensity of physiological processes. Physiological plant ecology, therefore, pays particular attention to this ecophysiological parameter.

Dealing with water balance in plants many authors concentrate on the structure and features of water having as a base biochemistry, colloidal chemistry and thermodynamics. Such an approach to the analysis of water balance in plants, although prevalently physiological, is particularly important in physiological plant ecology since it makes evident the elements necessary for further study of the rules concerning the water balance under particular environmental conditions. Regardless numerous and thorough studies of the structure and qualities of water there is not yet a unique concept on that matter. However, all the existing hypotheses could be classified in the following two groups:

1. The models of the structure based on the presumption that water has a homogenous structure in its total volume.
2. The models based on the presumption that various structures are unevenly distributed in water.

Considering the state of water in biological systems, there are also various concepts. According to some concepts the water in living systems is more compact and does not show the same structure as the pure water. According to another, more recent concept, based on modern biophysical methods, the major part of water in biological objects, does not differ or hardly differs in qualities from the pure water.

Data on the dynamics of water content and water deficit do not reflect sufficiently the real state of the water régime in plants. Namely, a balanced water budget and the total water content in a particular moment are of minor importance in comparison with the hydric state of the protoplasm, i. e. with its turgidity, which is designated, by Walter as *hydrature*. It should be distinguished from the term *hydration* meaning the quantity of the absorbed water in plants. The *hydrature* is qualitatively different concept. It designates the hydric

state of the protoplasm and is measured according to the vapor pressure. The hydrature of the protoplasm depends directly on the cell sap composition or its concentration respectively. Hence, in assessing the state of the turgidity of the protoplasm, i. e. the degree of hydrature, the osmotic values of the cell sap are used. In estimation of the osmotic pressure in ecophysiological studies, the crioscopic method is usually applied, and in some cases the method of plasmolyse.

Recently, in connection with the problem of hydrature, much attention has been paid to the material basis of the osmotic pressure of the cell sap. Mutual interdependence of the hydric state and the metabolic processes results in a particular composition of the cell sap which is subject to changes. Studies have shown that various salts play very important role as osmotic active substances, in particular the inorganic salts, chlorides etc. Estimation of the salt content and its variations in the cell sap of halophytes, parallel to the analyses of the salt content in the soil, are particularly important. Such procedures are very perspective for the solution of many problems concerning the ecophysiology of halophytes.

Taking in consideration the exceptional importance of the problem of hydrature, the Department of Physiological Plant Ecology of the Institute for Biological Research »Siniša Stanković« in Belgrade, has been studying systematically, for many years, the hydrature of major coenobionts in some characteristic life communities in Yugoslavia. Particular attention has been paid to the representatives of the principal ecological types and life forms (representative xerophytes — pilous or with various peripheric cuticular protections, steppic xerophytes; mesophytes and hygrophytes). In progress are the studies of the hydrature in succulent and halophyte species. Such investigations provide the elements for further analyses of the relations between the halomorphoses and xeromorphoses.

Our long-term, complex ecophysiological studies, which regularly include the study of the hydrature, have been carried out very thoroughly on the mountains Fruška Gora, Avala, Šara, as well as on the island Lokrum near Dubrovnik. It should be particularly stressed that they have always been followed by complete microclimatic measurements.

Transpiration is also an important parameter of the water régime in plants. The transpiration, absorption and transport of water being tightly interconnected, the study of the course and intensity of transpiration gives an illustrative picture of the water turnover in plants. The studies of water absorption by the system of roots and of the transport of water are very difficult, ecophysiologicalists make efforts to provide indirectly approximate informations on the characteristics of the absorption and transport of water by thorough study of the dynamics of the transpiration intensity.

Parallel to the study of the hydrature relations, the Department of Physiological Plant Ecology of the Institute for Biological Research, carried out long-term stationary ecological studies on the transpiration of many plant species, within the same communities and in the same objects mentioned already in relation with the hydrature. The

method of quick weighing by the torsion balance (Stocker) was applied. The concept of the studies was very complex: study of the rules concerning the transpiration processes in relation to the state and the dynamic of stomata opening, physiological characteristics of epiderm, peripheral protections (cuticle thickness, pilosity), all as functions of microclimatic, climatic, geographic, orographic and other elements. Although the studies continue to include other major ecosystems as well, the obtained results have already provided the possibility for excellent characterizing of the studied species and communities respectively.

Beside the hydrature and transpiration, as the most important parameters in ecophysiological analyses of the water regime in plants, some other elements have also been studied: the quantity and relations of the total, free and bound water within particular plant tissues and organs, water deficit, waterholding capacity of tissues, suction force of cells etc., i.e. all those elements that affect more or less in a particular way the basic parameters — hydrature and transpiration. All of them are studied and analysed according to the programme of the Department of Physiological Plant Ecology and the results obtained so far complete the picture of that major ecophysiological problem of our ecosystems.

Photosynthesis and respiration are of particular interest. From the point of view of the physiological plant ecology the photosynthesis occupies one of the central positions. This is understandable since all life communities, accumulations of the organic matter and solar energy binding depend on the photosynthetic activity. There is no doubt that structure and other essential characteristics of ecosystems depend largely on the photosynthetic processes of the green plants, but in particular on the conditions, course and intensity of the processes. In addition, the photosynthesis makes one of the cornerstones of the (primary) organic production which is the main concern of the International Biological Programme. Consequently it represents one of the top problems of ecophysiology.

In discussions on photosynthesis in ecology we usually mean the neto-photosynthesis, i.e. the difference between the total carbon dioxide bound and released at the same time by respiration. There is a misconception that the intensity of photosynthesis acts as the decisive factor in the biomass production of plants. However, this is not always so. A whole complex of factors on which the final effects of the photosynthesis depend, of major importance in ecology, although not accounted in phyto-physiology, are designated by Walter (1962) as the *photosynthetic régime*.

The study of the CO<sub>2</sub> régime which is the essential factor of photosynthesis, deserves particular attention. Using the absorption method in estimating the quantity of CO<sub>2</sub>, many authors have established that the quantity and production of CO<sub>2</sub> in various ecosystems varies in the course of the vegetational period as well as in the daily course.

The Department of Physiological Plant Ecology has been paying much attention to the ecological study of CO<sub>2</sub> for many years, and the results obtained within different ecosystems (on the mountains

Fruška Gora, Avala, Šara, and on the island Lokrum) have made a sound base for further study of that element of photosynthesis in various biogeocoenoses of our country.

Study of the photosynthetic productivity has also major importance in the physiological plant ecology. It is to be distinguished from the concept net-photosynthesis. Whereas net-photosynthesis means the difference between the photosynthesis itself and the simultaneous leaf respiration, the photosynthetic productivity means the increase of dry leaf substance per unit of the leaf surface and per unit of time. The members of the Department of Physiological Plant Ecology have been working systematically on the photosynthetic productivity of many plant species from our biocoenoses. The obtained data have shown that the values concerning the photosynthetic productivity of the studied plants range from 5 to 10 g./m<sup>2</sup> and show considerable variations during the vegetational period.

The study of the respiration of leaves and other green parts of plants is done in the absence of light, i. e. with exclusion of the photosynthetic processes. Hence, this is a respiration in the dark which does not necessarily correspond to the respiration by light, in the presence of photosynthesis. The respiration by light is more interesting from the point of view of ecophysiology since it takes place parallel to the photosynthesis. Moreover, the analysis of the course and intensity of respiration is very important since it provides, among other things, the estimates of net-photosynthesis which are essential and relevant in the studies of organic production.

The research staff of the Department have studied the respiration intensity in large number of herbaceous and ligneous species, the process being studied moreover in leaves of different age. The results obtained so far have shown that herbaceous species exhibit more intensive gase exchanges as compared with the ligneous ones.

Due attention has been paid also to the problem of the compensation point of light. Long-term studies of the compensation point position in numerous ligneous and herbaceous species have been done in the forest communities *Festuco-Quercetum petraeae* M. Jank. and *Quercu-Carpinetum serbicum* Rudski on the mountain Fruška Gora. The results provide first comprehensive data on global characteristics of the photosynthetic régime in the vegetational cover of a particular region of Yugoslavia.

Organic production is certainly one of the central problems in the physiological plant ecology. In a way it is the resultant of interrelations between the basic physiological processes in plants and the environmental conditions.

Many research workers in that field agree that primary organic production can be studied at three levels: 1. organismic, 2. coenotic and 3. geographic level. As the environmental factors act in a specific manner at each of the levels methods of the studies differ according to the level. Direct and indirect methods are used. Study of energy values of the organic production within particular plant communities or their coenobionts deserves particular attention at present. This

aspect of the organic production has also been studied by the members of the Department, in various ecosystems in Yugoslavia. Results of the study on the seasonal dynamics of the energy values of production in the ground vegetation of the forest community *Festuco-Quercetum petraeae* M. Jank. on Fruška Gora, are of particular value.

Parallel to the study of the CO<sub>2</sub> régime, the »soil respiration« intensity was followed also in different communities (on the mountains Fruška Gora, Avala, Šara, and on the Island Lokrum). Data obtained during the long-term studies provided the base for estimation the organic production of many other communities occurring in various parts of Yugoslavia.

Many important results have been obtained in Yugoslavia concerning various aspects of the organic production, especially at the organismic and coenotical levels. They are contributed great deal by the members of the Department of Physiological Plant Ecology of the Institute for Biological Research in Belgrade. However, if we consider the geographical aspect of the organic production of the vegetational cover in Yugoslavia, we must conclude that we are at the very beginning. First results in that field, concerning at first only Serbia and later on Yugoslavia, were published by Janković and Kojić (1973, 1974). After many year studies and analyses, data on the potential productivity of the plant cover were obtained. The results are very important and provided the material for a preliminary productivity map of the plant cover of Yugoslavia. On the basis of the acquired experience, Janković und Kojić, are engaged in modifying the method currently applied (by Paterson and Weck) for assessing the potential organic productivity of the plant cover.

Actual ecological problems concerning pollution of the Man's environment impose numerous tasks to the physiological plant ecology. Many of them have already been dealt with by the Department of Physiological Plant Ecology. They also constitute an important part of the future program of the Department.

Modelling in the Physiological Plant Ecology is very actual and important in solving and explaining many complex ecological problems. As a complementary method it may contribute in the future to the solution of some problems that cannot be completely elucidated by classical methods.

From the exposed report it becomes evident that the physiological plant ecology represents a complex phytoecological discipline unifying three objects of study: physiological processes, environmental condition analysis, and anatomical — morphological characteristics of plants, strongly affecting and directing the mentioned processes. The future of the phytoecology is provided by these principle lines of study. Recent achievements of the Department of Physiological Plant Ecology of the Institute for Biological Research »Siniša Stanković«, presented here only in outlines and as a general information, make an important contribution of the Belgrade ecophysiological center to the development of that scientific branch in Yugoslavia and a solid base of its future advancements.