

UDK 581.5
Pregledni rad

MOMČILO KOJIĆ, RANKA POPOVIĆ, MIROSLAVA MITROVIĆ

KOMPENZACIONA TAČKA SVETLOSTI I NJEN EKOLOŠKI ZNAČAJ

Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković”, Beograd

Kojić, M., Popović, R., Mitrović, M. (1994): *Compensation point of light and its ecological significance*. – Glasnik Instituta za botaniku i botaničke bašte Univerziteta u Beogradu, Tom XXVIII, 71 - 80.

In this work the very essence and significance of the compensation point of light especially from an ecological aspect are emphasized. In addition, a brief survey of the relevant data of other authors and our own results are presented.

Among forest ecosystems, compensation point of light was studied in several forest communities of *Festuco-Quercetum petraeae* Jank. and *Quercu-Carpinetum serbicum* Rudski at Fruška gora Mt.

Compensation point of light for the weed plants varied between 310 and 1080 Lux.

In an urban environment, compensation point of light varied between very broad limits, from 1180 to 9950 Lux. Air pollution affects compensation point of light in large measure.

Key words: compensation point of light, *Festuco-Quercetum petraeae*, *Quercu-Carpinetum serbicum*.

Ključne reči: kompenzaciona tačka svetlosti, *Festuco-Quercetum petraeae*, *Quercu-Carpinetum serbicum*.

Organska produkcija pojedinih biljaka, odnosno, produktivnost biljnih zajednica i biljnog pokrivača u celini, osnovni su problemi fiziologije i ekologije biljaka. Kao što je poznato fotosinteza zelenih biljaka je osnovni fiziološki proces za stvaranje organskih materija i proizvodnju biomase biljaka. U toku životnog procesa biljaka istovremeno se obavlja i degradacija organskih materija i u njoj nakupljane energije. Kako navodi Ničiporovič (1988) danas je na Zemlji u procesu disanja (kao i fizičkog sagorevanja) podvrgnuto potpunoj destrukciji i oksidaciji oko 160×10^9 tona organskih materija.

Mnogobrojni su faktori koji utiču na intenzitet i produktivnost fotosintetskog procesa, kao i na odnose između fotosinteze i disanja, što u krajnjoj liniji ima za posledicu određeni nivo organske produkcije. Jedan od važnih pravaca u tumačenju i razradi problema produkcije biomase u prirodi jeste teorija fotosintetske produkcije biljaka koju je postavio Ničiporovič (1982, 1988). Dugo vremena se smatralo da su za visoku produkciju biljaka najvažniji mineralna ishrana i odgovarajući vodni režim. Ničiporovič (1956) je prvi ukazao da u osnovi produktivnosti leži fotosinteza, ali u uskoj vezi sa drugim fiziološkim procesima, pre svega disanjem. Originalnost ove teorije sastoji se u tome što u njoj Ničiporovič ne govori o postojanju direktne zavisnosti između intenziteta fotosinteze i produktivnosti, već se to tumači uzajamnošću (između fotosinteze i drugih fizioloških procesa, posebno disanja).

Pri razmatranju organske produkcije pojedinih biljaka treba imati u vidu činjenicu da se one nalaze u okviru odgovarajućih prirodnih (i antropogenih) biljnih zajednica (fitocenoza), koje se odlikuju florističkim sastavom od većeg broja biljnih vrsta, formiranim u rezultatu divergentne i adaptivne evolucije. To je omogućilo prirodnim ekosistemima da koriste faktore produktivnosti u najširem dijapazonu njihove promenljivosti, kako u prostoru tako i u vremenu. Evolucija biljaka u prirodi, dakle, nije išla toliko putem stvaranja manjeg broja ekološki univerzalnih genotipova producenata, već putem formiranja mnoštva relativno uskih i specifično specijalizovanih biljnih vrsta, odnosno njihovih bioformi i ekoformi i sl.

Obrazovanje biomase biljaka ostvaruje se u njihovim ontogenetskim ciklusima, u kojima se realizuje prisutni program genetičke informacije. Aparat konkretne genetičke informacije (genotip), osnova samorazvika organizma po individualnom genetičkom programu, ne može egzistirati izolovano. On, u stvari, čini jedinstvo sa unutarćelijskom i unutarorganizmičnom sredinom i u vezi je sa svim fiziološkim procesima u biljci. Konačno, sve to u vezi je sa faktorima spoljne sredine. Koristeći fundamentalna adaptivna svojstva, biljne vrste su svoje potencijalne mogućnosti organske produkcije prilagođavale periodičnom (dnevnom, sezonskom, godišnjem) delovanju spoljašnjih faktora (intenziteta svetlosti, količine CO₂, temperature i dr.).

Jedan od važnih zadataka fitoekologije jeste da utvrdi pod kojim se uslovima vrši proces fotosinteze, glavni činiac organske produkcije biljaka. Osnovni spoljašnji faktori koji utiču na fotosintezu su, količina ugljen-dioksida u vazduhu i svetlost. Promenom ova dva faktora nastaju promene i u intenzitetu fotosinteze. Različite biljne vrste ne reaguju na isti način, te je stoga bilo potrebno pronaći neko merilo, koje će pokazati kako pojedine biljke reaguju na te promene. U vezi s tim, u poslednje vreme u fitoekologiji se velika važnost pridaje određivanju tzv. kompenzacione tačke.

Promet materija zelenih biljaka određen je trajno prisutnim procesom disanja (produkcija CO₂), s jedne strane, i samo na svetlosti mogućim procesom – fotosintezom (primanje CO₂), s druge strane. Pošto se fotosinteza sa jačinom svetlosti povećava do izvesne granice i pri optimalnim svetlosnim uslovima više se primi CO₂ (u procesu

fotosinteze) nego što se oslobodi (disanjem), mora postojati jedan svetlosni intenzitet pri kome primanje i odavanje CO_2 stoje u ravnoteži. To stanje ravnoteže u izmeni gasova (CO_2) kod zelenih biljaka označava se kao kompenzaciona tačka.

Pojam kompenzacione tačke uveo je Plätzer (1917), koju je svestrano proučavao, ukazujući na njenu zavisnost od temperature. Zatim su ta ispitivanja nastavili brojni istraživači, među kojima se posebno ističu: Boysen-Jensen, 1918, 1932), Harder (1923), Müller (1928), Stälfelt, (1938), Walter (1949), Zeller (1951), Egle and Schenk (1953), Veibahn (1956), Čatsky and Slavik (1958), Brucker and Urbach (1958), Lieth (1958, 1959), Pavletić (1958), Regula et al. (1968), Kojić, et al. (1975), Semihatova (1988).

Pojam kompenzacije tačke može biti definisan sa više aspekata. Plätzer (1917), Harder (1923), Semihatova (1988) i drugi razlikuju kompenzacionu tačku CO_2 i kompenzacionu tačku svetlosti. Postoji više definisanja za te pojmove, a najpoznatija je ona koju su dali Egle and Schenk (1953): kompenzaciona tačka CO_2 je ona količina CO_2 u vazduhu, koju neka biljka ne može asimilirati ni pod optimalnim svetlosnim prilikama. U ovom slučaju, dakle, kompenzaciona tačka zavisi od koncentracije CO_2 . Pod kompenzacionom tačkom svetlosti podrazumeva se ona količina CO_2 koju kod smanjene količine svetlosti biljka ne može da iskoristi. Drugim rečima, smanjenjem količine CO_2 ili svetlosti dolazi se do jedne tačke – kada biljka asimilira isto onoliko CO_2 koliko disanjem ispušta, odnosno, kada se fotosintezom utrošeni CO_2 kompenzira onim od disanja. Bruckner and Urbach (1958) su serijom ogleada pronašli donju svetlosnu granicu za ravnotežu odnosa CO_2/O_2 i to označili pojmom granična kompenzaciona tačka. Walter and Zeller (1960) su uveli pojam „dnevna kompenzaciona tačka”, pod kojom se podrazumeva vreme koje je potrebno da neka biljka u zatvorenom prostoru reasimilira onu količinu CO_2 koja se nakupila prethodne noći u procesu disanja biljke.

U ekologiji kompenzaciona tačka ima veliki značaj. Položaj kompenzacione tačke ukazuje na to – da li je biljka prilagodena na veće ili manje količine svetlosti. Na primer Lieth (1960) je utvrdio kod 18 sciofitskih biljaka, koje žive u lišćarskim šumama, da se kompenzaciona tačka u letnjim mesecima uvek nalazi na jačini svetlosti ispod 250 luksa. Nasuprot tome, kod heliofita kompenzaciona tačka većinom dostiže vrednosti između 800 i 2000 luksa.

Smatra se da nije samo svetlost odlučujući faktor za položaj kompenzacione tačke, bar ne u svim slučajevima. Kod šumskih biljaka senke, na primer, opadanje kompenzacione tačke ide paralelno sa smanjenjem intenziteta disanja, što može biti endogeno uslovljeno (Lieth, 1960). Pošto kompenzaciona tačka kod biljaka senke leži niže nego kod biljaka svetlosti, ove biljke će pozitivno asimilirati već pri neznatnom intenzitetu svetlosti. Svetlosni minimum, pri kome biljke još mogu napredovati, naravno, nalazi se na višem položaju od kompenzacione tačke. To je razumljivo kad se zna da se fotosintezom mora pokriti ne samo što je istovremeno disanjem izgubljeno, već i ono što je disanjem utrošeno u toku noći, kao i disanjem drugih nezelenih organa.

Kompenzaciona tačka, tj. jačina svetlosti pri kojoj zeleni listovi niti primaju niti odaju CO_2 , ne zavisi samo od intenziteta fotosinteze, već, čak i u većoj meri, od intenziteta disanja. Pošto je porast asimilacione krivulje i kod biljaka svetlosti i kod biljaka senke pri malom svetlosnom intenzitetu gotovo isti, može se smatrati da je kompenzaciona tačka uglavnom određena intenzitetom disanja.

Kod biljaka senke disanje je znatno manje intenzivno, a kompenzaciona tačka se, shodno tome, nalazi pri nižem intenzitetu svetlosti. Ograničavajući faktor pri višem

svetlosnom intenzitetu može biti i ulazak CO₂ kroz epidermis lista. Naime, listovi senke imaju manje stominih otvora nego listovi svetlosti. Dok listovi senke već pri 10% dnevne svetlosti dostižu maksimalnu fotosintetsku aktivnost, kod listova svetlosti to se dešava tek pri intenzitetu od 20 do 40% pune dnevne svetlosti. Maksimalna produktivnost fotosinteze postiže se pri intenzitetu 45% od najviše dnevne jačine svetlosti. Na osnovu toga Tranquillini (1959) zaključuje da su tmurni (oblačni) dani za biljke, u pogledu stvaranja organskih materija na jedinicu površine, produktivniji od sunčanih.

Još je Plätzer (1917) ispitivao zavisnost kompenzacione tačke svetlosti od temperature. Boyesen-Jensen (1932), na osnovu svojih analiza, ističe značaj kompenzacione tačke za utvrđivanje karaktera fotosintetske krivulje. Harder (1923) je ispitivao varijabilitet kompenzacione tačke u odnosu na uslove pod kojima su rasle eksperimentalne biljke. Müller (1928) daje podatke o zavisnosti kompenzacione tačke od temperature. Stalfelt (1938) je pratio promet gasova (CO₂ i O₂) i određivao kompenzacionu tačku u mahovina. Egle and Schenk (1953) su merili kompenzacionu tačku u *Chlorella vulgaris*, a Bruckner and Urbach (1958) u *Chlorella pyrenoidosa*. Viebahn (1956), kao i Pavletić and Lieth (1958), ispitivali su godišnja kolebanja kompenzacione tačke u zavisnosti od spoljašnjih uslova. Walter (1949) i Zeller (1951) su proučavali fotosintezu i disanje biljaka, kao i položaj kompenzacione tačke, u zimskom periodu, pri niskim temperaturama. Regula and Pavletić (1968) su proučavali položaj kompenzacione tačke svetlosti nekih mediteranskih i submediteranskih biljaka u uslovima umerene srednjoevropske klime. Dobijeni rezultati su pokazali da heliofilne submediteranske i mediteranske biljke imaju kompenzacione tačke svetlosti kod srednje jačine osvetljenja, dok biljke zasejnih staništa, koje su vezane za makiju, dostižu kompenzacionu tačku pri slabijem osvetljenju.

Do sada najpotpuniju studiju kompenzacione tačke svetlosti uradio je Lieth (1960), ispitujući svestrano ovo pitanje u suvozemnih biljaka. On je ispitivao uticaj venjenja i gubitka vode, zatim, i uticaj broja i veličine stominih otvora na položaj kompenzacione tačke. Pratio je i položaj kompenzacione tačke u različito doba dana, a, potom, zavisnost kompenzacione tačke od temperature. Najzad, izvodio je i oglede o uticaju svetlosnog užitka (Lichtgenuss) i disanja na položaj kompenzacione tačke. Posebno treba naglasiti da je Lieth (1958) dao krupan doprinos rešenju metodskog postupka kolorimetrijskog metoda određivanja kompenzacione tačke svetlosti, što je otvorilo put daljim svestranim proučavanjima ovog značajnog pitanja fiziologije i ekologije biljaka.

Osnovu kolorimetrijske metode postavili su Kauko i Calberg (1935). Ovu metodu u fitofiziološkim ispitivanjima prvi je primenio Alvik (1939), koji je određivao intenzitet fotosinteze i disanja nekih drvenastih vrsta. Izvesna ekofiziološka proučavanja kolorimetrijskom metodom izvodili su Walter (1949), Zeller (1951), a naročito Čatsky and Slavik (1958), koji su izvršili neke modifikacije Alvik-ovog metodskog postupka. Pošto su izvrsni autori kritikovali ovu metodu ukazujući na neke manje nedostatke (Frenzel, 1955; Lange, 1956), Lieth (1958) je svestrano proučio detalje kolorimetrijske metode i njene upotrebljivosti u ispitivanjima intenziteta fotosinteze i disanja, odnosno kompenzacione tačke svetlosti, potpuno i vrlo uspešno je prilagodivši.

U novije vreme veći broj istraživača u inostranstvu proučavao je razne probleme vezane za kompenzacionu tačku. Pell et al. (1994) pratili su i analizirali kompenzacionu tačku u uslovima stresa, dok su Dofing and Knight (1994) pratili kom-

penzacionu tačku većeg broja linija gajenih biljaka u poljskim uslovima. Posebnu pažnju zaslužuje studija koju je uradio X i a (1993) prateći efekte delimične defolijacije na položaj kompenzacione tačke fotosinteze kod boba.

U Odeljenju za ekologiju Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ posvećena je značajna pažnja proučavanju kompenzacione tačke svetlosti biljaka u okviru različitih ekosistema i u vezi sa uticajem različitih faktora.

U okviru šumskih ekosistema proučavana je kompenzaciona tačka kod većeg broja cenobionata šumskih zajednica *Festuco-Quercetum petraeae* Jank. i *Quercu-Carpinetum serbicum* Rudski na Fruškoj gori (Janković and Kojić, 1969; Kojić, Janković and Ranka Popović 1975). U asocijaciji *Festuco-Quercetum petraeae* Jank. analizirane su sledeće vrste: *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Tilia argentea*, *Crataegus monogyna*, *Acer campestre*, *Rubus hirtus*, *Lonicera caprifolium*, *Ajuga reptans*, *Glechoma hirsuta*, *Fragaria vesca*, *Hedera helix*, *Stellaria holostea*, *Galium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Dactylis glomerata*, *Festuca montana* i *Asarum europaeum*. Iz asocijacije *Quercu-Carpinetum serbicum* Rudski proučavane su ove vrste: *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Acer campestre*, *Crataegus monogyna*, *Staphyllea pinnata*, *Rubus hirtus*, *Ruscus hypoglossum*, *Stellaria holostea*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Hedera helix*, *Helleborus odoratus*, *Glechoma hirsuta* i *Asarum europaeum*.

Kod svih proučavanih biljaka izrazito najviša kompenzaciona tačka utvrđena je na početku vegetacionog perioda, u proleće (u aprilu), a zatim pada u maju, sa relativno niskim vrednostima u letnjim mesecima. Zatim, u novembru, na samom kraju vegetacionog perioda, dolazi do izvesnog povećanja vrednosti kompenzacione tačke. Ova ispitivanja ukazuju na konstataciju 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, po mišljenju autora ovih proučavanja, počiva na endogenim uticajima, pre svega na različitom intenzitetu disanja. U prilog ovome ide i činjenica da je u ovim ispitivanjima, u južnom delu Evrope (Fruška gora, Srbija) utvrđen viši položaj kompenzacione tačke kod šumskih vrsta (najčešće oko 400 do 500 luksa) nego kod odgovarajućih vrsta u Srednjoj Evropi (Nemačka), gde se kompenzaciona tačka kreće oko 200 luksa (L i e t h., 1969). Inače, utvrđeno je da se položaj kompenzacione tačke svetlosti drvenastih biljaka iz šumskih zajednica na Fruškoj gori nalazi u granicama između 260 i 4980 luksa, a kod zeljastih – između 200 i 4232 luksa.

U okviru agroekosistema problem kompenzacione tačke proučavan je kod korovskih biljaka, izuzetno značajnim cenobiontima agrofitocenoza (Kojić, 1968; Kojić and Šinžar, 1988). Istraživanjima su obuhvaćene sledeće korovske vrste: *Knautia arvensis*, *Chenopodium bonus-henricus*, *Polygonum aviculare*, *Leucanthemum vulgare*, *Veronica hederifolia*, *Stachys germanica*, *Lamium album*, *Achillea millefolium*, *Capsella bursa-pastoris*, *Convolvulus arvensis*, *Ballota nigra*, *Stellaria media*, *Thlaspi arvense*, *Symphytum officinale*, *Chenopodium album*, *Cirsium arvense*, *Sinapsis arvensis*, *Bromus sterilis* i *Sambucus ebulus*.

Rezultati istraživanja su pokazali da se kompenzaciona tačka korovskih biljaka najčešće nalazi pri jačini svetlosti od 500 do 600 luksa, a da varira od 310 do 1080 luksa. Listovi različite starosti na jednoj istoj korovskoj biljci, kako su rezultati pokazali, postižu kompenzacionu tačku pri različitoj jačini svetlosti. Najmlađi listovi pokazuju najveću fotosintetsku aktivnost i njihova kompenzaciona tačka nalazi se pri izrazito jačem osvetljenju nego kod starijih i najstarijih listova. Ovo se može objasniti ne samo

najintenzivnijom fotosintetskom delatnošću mladih listova, već i najaktivnijim procesima disanja ovih listova. Listovi srednje starosti zahtevaju, uglavnom, najmanje svetlosti za postizanje kompenzacione tačke. Najstariji listovi, pak, nalaze se u tom pogledu između ove dve grupe listova. Eksperimentima je dokazano da razlike između najjačeg i najslabijeg intenziteta svetlosti pri kojima se ostvaruje kompenzaciona tačka pojedinih korovskih vrsta široko variraju. Izrazito mali dijapazon variranja položaja kompenzacione tačke između listova različite starosti konstatovan je kod *Knautia arvensis*, *Thlaspi arvense* i *Sinapis arvensis*. Pada u oči da su to sve korovske biljke koje dostižu kompenzacionu tačku pri relativno slabom svetlosnom intenzitetu. S druge strane, veći broj korova odlikuje se time što im listovi različite starosti dostižu kompenzacionu tačku pri vrlo različitim jačinama svetlosti (između ostalog: *Symphium officinale*, *Polygonum aviculare*, *Cirsium arvense*, *Bromus sterilis* i dr.).

Proučavan je i problem položaja kompenzacione tačke svetlosti biljaka u urbanoj sredini. Naime, ispitivana je kompenzaciona tačka drvenastih vrsta u Beogradu, u blizini Instituta za biološka istraživanja, nedaleko od saobraćajnice (Kojić, Popović, R. and Mitrović, M. 1989). Eksperimentalnim proučavanjima obuhvaćene su sledeće vrste: *Ginkgo biloba*, *Clematis vitalba*, *Prunus cerasifera*, *Tilia argentea*, *Forsythia europaea*, *Acer negundo*, *Sambucus nigra*, *Ailanthus altissima*, *Populus albus*, *Acer pseudoplatanus*, *Catalpa bignonioides*, *Betula pendula*.

U urbanoj sredini, kako su istraživanja pokazala, položaj kompenzacione tačke svetlosti drvenastih vrsta varira u širokim granicama (najniža vrednost je 1180 luksa, a najviša blizu 10000 luksa, odn. 9950). Dijapazon variranja tokom vegetacionog perioda voema je različit. Najveći raspon između minimalnih i maksimalnih vrednosti intenziteta svetlosti na kojima se ostvaruje kompenzaciona tačka konstatovan je kod *Ginkgo biloba* i *Sambucus nigra* (8770 luksa), a najmanji kod *Prunus cerasus* i *Tilia argentea* (1990 odn. 1450 luksa).

Posebno interesantna i značajna ispitivanja kompenzacione tačke odnose se na uporednu analizu ovog parametra u urbanim ekosistemima i u prirodnim šumskim ekosistemima, sa ciljem da se utvrdi kako zagađenost vazduha utiče na položaj kompenzacione tačke (Kojić, Ranka Popović and Miroslava Mitrović, 1990; Kojić, Ranka Popović (1992). Naime, komparativno su analizirani rezultati istraživanja u gradskoj sredini (Beograd) i u prirodnim šumskim zajednicama (*As. Festuco-Quercetum petraeae* Jank. i *As. Quercu-Carpinetum serbicum* Rudski) na Fruškoj gori. Stacionarna proučavanja u Beogradu, u stvari, izvedena su u uslovima velike zagađenosti vazduha, dok su šumske zajednice na Fruškoj gori van domašaja zagađivača.

U urbanoj sredini, odn. u gradskim ekosistemima, kako su ova istraživanja pokazala, kod skoro svih analiziranih vrsta su visoke vrednosti kompenzacione tačke, odnosno, ravnoteža u vezivanju i odavanju CO₂ se javlja pri dosta visokoj jačini svetlosti. Neke vrste, kako su eksperimenti pokazali, u uslovima velike zagađenosti kakva je urbana sredina Beograda, kompenzacionu tačku uspostavljaju pri enormno visokom intenzitetu svetlosti. *Acer pseudoplatanus*, na primer, ima kompenzacionu tačku pri jačini svetlosti od preko 9000 luksa. Slično je utvrđeno i kod *Populus alba*, *Catalpa bignonioides* i *Betula pendula*. U toku vegetacionog perioda položaj kompenzacione tačke svetlosti znatno varira. Amplituda kolebanja kreće se od 1180-2080 luksa (*Ginkgo biloba*) do 1600-9080 luksa (*Acer pseudoplatanus*). Bez obzira što je ovo

kolebanje kompenzacione tačke, delimično, uslovljeno fiziološkim stanjem biljke u toku vegetacije, svakako da i stepen zagađenosti vazduha ima izuzetan značaj. Zagađenost vazduha se menja u širokim granicama, te je i to važan faktor koji utiče na variranje kompenzacione tačke.

Poređenje rezultata iz urbanog ekosistema sa onim iz prirodnih šumskih zajednica Fruške gore daje elemente za značajna zaključivanja. Pre svega, uporedna analiza dobijenih podataka o položaju kompenzacione tačke svetlosti u ulsovima zagađene i nezagađene sredine pokazuje, što je posebno značajno, da su razlike velike i da se redovno pojavljuju, bez izuzetka. Naime, u urbanoj sredini, gde je zagađenost vazduha velika, kompenzaciona tačka kod svih biljaka pojavljuje se pri znatno većoj jačini svetlosti. Na primer, *Tilia argentea* dostiže kompenzacionu tačku u Beogradu pri jačini svetlosti od 1740-2300 luksa, a na Fruškoj gori – na svetlosnom intenzitetu od svega 300-480 luksa. Slično se ponašaju i druge biljne vrste.

Rezultati ovih istraživanja jasno pokazuju da zagađen vazduh snažno utiče na položaj kompenzacione tačke svetlosti i to u smislu pomeranja kompenzacione tačke u smeru znatno povećanog svetlosnog intenziteta. Prosečno, kako su ovi eksperimenti pokazali, vrednosti kompenzacione tačke su 7-10 puta veće u uslovima zagađenja vazduha.

Na osnovu ovih rezultata može se konstatovati da zagađen vazduh dovodi do remećenja prometa CO₂ kod biljaka, odnosno, dovodi do poremećaja balansa fotosinteze i disanja, što se, u krajnjoj liniji, odražava na položaj kompenzacione tačke. Brojni su podaci u literaturi o delovanju pojedinih zagađivača vazduha na fotosintezu i disanje. Sumpor dioksid (SO₂), čest zagađivač vazduha, u mnogim slučajevima dovodi do intenziviranja fotosintetskog procesa, naročito pri kratkovremenom delovanju nižih koncentracija (Ashenden and Mansfield, 1987; Malhotra and Han, 1988 i dr.). U većini slučajeva, pak, visoke doze SO₂, ili duže delovanje nižih koncentracija, kako su utvrdili Malhotra and Kahn (1988), dovode do inhibicije fotosintetskog procesa.

Što se tiče disanja takode su konstatovani poremećaji pod uticajem zagađivača. Prema Ziegleru (1988) SO₂ deluje na inhibiciju fotorespiracije. Nasuprot tome, disanje u tami pod dejstvom SO₂ se ili ne menja ili se malo pojačava (Furukawa et al., 1980).

Valja konstatovati činjenicu da se u zagađenom vazduhu, pored sumpor-dioksida, nalaze i razne druge materije zagađivači. Kako navodi Runcckles (1988) u atmosferskom vazduhu se materije zagađivači nalaze u različitim količinama i u različitim međusobnim odnosima, a efekti zajedničkog delovanja na biljke razlikuju se od efekata pojedinačnih materija. Sve u svemu, jasno je da sve ovo, kompleksno uzeto, ima snažan uticaj na fiziološke procese biljaka (pre svega fotosintezu i disanje), što ima ogroman značaj za ponašanje kompenzacione tačke, kako su naša proučavanja pokazala.

Posebna istraživanja bila su posvećena problemu kompenzacione tačke svetlosti listova različite starosti, pošto to u literaturi gotovo da nije obrađeno. Određivanje kompenzacione tačke izvedeno je s listovima različite starosti 38 vrsta, na svojim prirodnim staništima (Kojić, 1968). Ispitivanja su obuhvatila tri najbitnije grupe listova prema starosti: najmlađe, najstarije i one koji se nalaze približno na sredini između ovih.

Rezultati ovih ispitivanja su pokazali da kompenzaciona tačka pojedinih listova na istoj biljci leži na raznim jačinama svetlosti. Najmlađi listovi pokazuju najveću

fotosintetsku aktivnost i njihova kompenzaciona tačka nalazi se pri izrazito jačem osvetljenju nego kod starijih i najstarijih listova. Ovo se može objasniti ne samo najintenzivnijom fotosintetskom delatnošću mladih listova, već i najaktivnijim procesima disanja ovih listova. To su pokazala i naša ispitivanja intenziteta disanja listova različite starosti (Kojić, 1965). Naime, najmladi listovi na biljci najviše su odavali CO₂ disanjem. Isto tako i Lieth (1960) je dokazao da u većini slučajeva s povećanjem disanja raste i kompenzaciona tačka, odnosno kompenzaciona tačka se dostiže pri jačem osvetljenju.

Listovi srednje starosti zahtevaju, uglavnom, najmanje svetlosti za postizanje kompenzacione tačke. Najstariji listovi, pak nalaze se u tom pogledu između ove dve grupe listova.

Sve ovo pokazuje da na jednoj istoj biljci, u jednom istom trenutku, razni listovi pokazuju različite karakteristike fotosintetskog procesa. Otuda, poređenje rezultata dobijenih kod različitih biljaka, ili u jedne iste biljke u različito vreme, mora imati kao predušlov da se radi o listovima približno iste starosti.

Razlike između najjačeg i najslabijeg intenziteta svetlosti pri kojim se ostvaruje kompenzaciona tačka u pojedinim vrsta široko variraju. Izrazito mali dijapazon variranja položaja kompenzacione tačke između listova različite starosti konstatovan je kod *Knautia arvensis*, *Aegopodium podagraria*, *Thlaspi arvense*, *Chelidonium majus* i *Sinapis arvensis*. Važno je istaći da su to sve biljke koje dostižu kompenzacionu tačku pri relativno slabom svetlosnom intenzitetu. S druge strane, veći broj ispitivanih biljaka odlikuje se time što im listovi različite starosti dostižu kompenzacionu tačku pri vrlo različitim jačinama osvetljenja (*Syringa vulgaris*, *Symphytum officinale*, *Spiraea ulmifolia*, *Pisum sativum*, *Polygonum aviculare*, *Cirsium arvense*, *Bromus sterilis* i dr.). Posebnu grupu čine *Malus domestica*, *Prunus avium* i *Sambucus ebulus*, čiji najmladi listovi nisu postigli kompenzacionu tačku ni pri intenzitetu svetlosti od 2500 luksa, koliko je iznosilo najjače osvetljenje prilikom izvođenja ogloda.

Sve u svemu, iz svega izloženeog može se konstatovati da je kompenzaciona tačka svetlosti, kao važan ekofiziološki pokazatelj životnih procesa u biljci, pobudila značajan interes kod brojnih istraživača. Ovaj fenomen proučavan je sa različitih aspekata, a dobijeni rezultati pružili su mogućnost da se bliže objasne mnoga pitanja, pre svega ona koja su vezana za organsku produkciju biljaka i produktivnost biljnog pokrivača u raznim ekosistemima.

LITERATURA

- Alvik, G. (1939): Über Assimilation und Atmung einiger Holzgewächse im westnorwegischen Winter. Meddelese, 22, 1-22.
- Boysen-Jensen, P. (1932): Die Stoffproduktion der Pflanze. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Brückner, W. und Urbach, M. (1958): Zum Kohlensäure-Fließgleichgewicht beim Gaswechsel grüner Pflanzen. Ber. Deutsch. Botan. Gesel., 71, 321-336.
- Četšky, J. (1958): Modifikace Alvikovy metody stanovení intenzity fotosyntézy v polních podmínkách. Sborn. Českoslov. Akad. zem. ved. 4, 1, 22-31.
- Čatšky, J. (1969): Zum Frage der pH-Bestimmung bei kolorimetrischen Assimilationsmessungen. Planta, 55, 381-389.
- Čatšky, J., Slavík, B. (1958): Eine neue Anwendung der CO₂-Bestimmung nach Kautec zu Assimilationsmessungen. Planta, 53, 63-69.
- Dofing, S.M., Knight, C.W. (1994): Yield component compensation in unicumum barley lines. Agron. Journ., 86, 2, 273-277.
- Egle, K., Schenk, K. (1953): Der Einfluss der Temperatur auf die Lage des CO₂-Kompensationspunkt. Planta, 43, 83-97.

- Egle, K., Schenk, K. (1953): Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. Beitr. Biol. Pflanz., 29, 75-105.
- Frenzel, B. (1955): Einige Bemerkungen zu der CO₂-Bestimmungsmethode nach Alvik. Planta, 46, 470-477.
- Furikawa, A. (1980): The effect of SO₂ on net photosynthesis in sunflower leaf. Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud. Japan, 11, 1-8.
- Harder, R. (1923): Bemerkungen über die Variationsbreite des Kompensationspunktes. Ber. Deutsch. Botan. Ges., 41, 194-198.
- Janković, M., Kojić, M. (1969): The compensation point of light in some plants of the forest community *Festuco-Quercetum petraeae* Jank. on the mountain Fruška gora. Ekologija, 4, 2, 131-139.
- Kauko, Y., Calberg, J.J. (1935): Praktische Ausführung der Kohlensäurebestimmung in gasgemischen mit Hilfe von pH-messungen. Zeit. analyt. Chem., 102, 393-404.
- Kojić, M. (1965): Intenzitet disanja listova različite starosti. In Korovi (Kojić M., Šinžar, B.), Naučna knjiga, Beograd, 125-134.
- Kojić, M. (1968): Der Lichtkompensationspunkt bei Blättern verschiedenen Altern. Bull. Inst. Jard. Botan., 3, 1, 179-188.
- Kojić, M., Janković, M., Popović, R. (1974): The compensation point of light in some plant species of the forest communities *Festuco-Quercetum petraeae* Jank. and *Quercus-Carpinetum serbicum* Rudski on the mountain Fruška gora. Arh. biol. nauka, 26, 1, 29-38.
- Kojić, M., Popović, R., Mitrović, M. (1989): Kompenzaciona tačka svetlosti nekih drvenastih vrsta u urbanoj sredini. Naučni skup „Josif Pančić i prirodne nauke“, SANU, Beograd.
- Kojić, M., Popović, R., Mitrović, M. (1990): Upređna analiza kompenzacione tačke svetlosti nekih biljnih vrsta u šumskim zajednicama na Fruškoj gori i u uslovima gradske sredine. Naučni skup „Nedeljko Košanin i botaničke nauke“, Ivanjica.
- Kojić, M., Popović, R., Mitrović, M. (1992): Uticaj zagađenosti vazduha na kompenzacionu tačku svetlosti nekih drvenastih biljaka (In press).
- Kojić, M., Šinžar, B. (1985): Korovi. Naučna knjiga, Beograd.
- Lange, O.L. (1956): Zur Methodik der colorimetrischen CO₂-Bestimmung nach Alvik. Ber. Deutsch. Botan. Ges., 69, 49-60.
- Lieth, H. (1958): Grenzen und Anwendungsmöglichkeiten der colorimetrischen CO₂-Bestimmungen. Planta, 51, 705-721.
- Lieth, H. (1960): Über den Lichtkompensationspunkt der Landpflanzen. Planta, 54, 530-576.
- Lieth, H., Vogt, M. (1959): Der Lichtkompensationspunkt einiger Waldschattenpflanzen in Sommer und Frühjahr. Ber. des IX Intern. Bot. Kong. in Montreal, 2, 227-228.
- Müller, D. (1928): Die Kohlensäureassimilation bei arktischen Pflanzen und die Abhängigkeit der Assimilation von der Temperatur. Planta, 6, 22-39.
- Malhotra, S.S., Khan, A.A. (1988): in Treshow, M. – Air pollution and plant life. J. Willey and Sons.
- Ničiporovič, A.A. (1988): The photosynthesis and plant production. Nauka, Moskva.
- Ničiporovič, A.A. (1988): Photosynthetic plant activity as the base of its productivity in biosphere and agriculture. Photosyn. and plant product., 5-28.
- Pavletić, Z. (1958): Kolorimetrijsko određivanje kompenzacione tačke svjetla kod kormofita. Acta Bot. Croat., 17, 113-149.
- Pavletić, Z., Lieth, H. (1958): Der Lichtkompensationspunkt einiger immergrüner Pflanzen im Winter und im Frühjahr. Ber. Deutsch. Botan. Ges., 71, 309-314.
- Pell, E.J., Temple, P.J., Friend, A.L., Mooney, H.A., Winner, W.E. (1994): Compensation as a plant response to ozone and associated stresses – An analysis of ropis experiments. Journ. Environ. Qual., 23, 3, 429-436.
- Plätzer, H. (1917): Untersuchungen über die Assimilation und Atmung der Wasserpflanzen. Verhandl. der Phys. med. Gesell., 45, 31-36.
- Regula, L., Pavletić, Z. (1968): The compensation point of light in some submediterranean and mediterranean plants grown under condition of moderate middle-european climate. Ekologija, 3, 1, 1-6.
- Runkles, V.C. (1988): Air pollution and plant life. Willey and Sons.
- Semihatova, O.A. (1988): Ratio of respiration and photosynthesis in plant productivity. Photosynt. and plant product., 98-108.

- Stalfelt, M. G. (1938): Der Gasaustausch der Moose. *Planta*, 27, 30-60.
- Treshow, M. (1988): Air pollution and plant life. John Willey and Sons, Chichester.
- Viebahn, G. (1956): Assimilation und Atmung tropischer Gewächshauspflanzen im Sommer und Winter. Diss. der TH Darmstadt.
- Vogt, M. (1959): Lichtkompensationspunktmessungen an Blättern einheimischer Landpflanzen. Staatsexamenarbeit der TH Stuttgart.
- Walter, H. (1949): Über Assimilation und Atmung der Pflanzen im Winter bei tiefen Temperaturen. *Ber. Deutsch. Botan. Ges.*, 62, 47-51.
- Walter, H. (1960): Einführung in die Phytologie – Standortlehre. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Xia, M. Z. (1993): Effects of Faba bean leaves in different positions on the yield and photosynthetic compensation after defoliation. *Journ. of Agron. and crop science*, 12, 145-152.
- Zeller, O. (1951): Über Assimilation und Atmung der Pflanzten im Winter bei tiefen Temperaturen. *Planta*, 39, 500-526.
- Ziegler, J. (1988): The effect of SO₂ pollution on plant metabolism. *Resid. Rev.*, 56, 79-105.

Summary

MOMČILO KOJIĆ, RANKA POPOVIĆ, MIROSLAVA MITROVIĆ

COMPENSATION POINT OF LIGHT AND ITS ECOLOGICAL SIGNIFICANCE

Institute for Biological Research „Siniša Stanković“, Beograd, Yugoslavia

In this work the very essence and significance of the compensation point of light especially from an ecological aspect are emphasized. In addition, a brief survey of the relevant data of other authors and our own results are presented.

Among forest ecosystems, compensation point of light was studied in several forest communities of *Festuco-Quercetum petraeae* Jank. and *Quercu-Carpinetum serbicum* Rudski at Fruška Gora Mt. In all plant species studied, the highest compensation points of light were recorded at the beginning of the vegetation period. After that a gradual decline was observed and during the summer months the lowest values of the compensation point of light were found. Certain increase of these values was registered at the end of the vegetation season. The values of the compensation point of light ranged between 260 and 4980 Lux, i.e. 200 and 4232 Lux, for the woody plants and herbaceous plants, respectively.

Compensation point of light for the weed plants varied between 310 and 1080 Lux. Compensation point of the leaves of the same weed plant depended on the leaf age and was reached at different light intensities. In younger leaves it was reached at much higher light intensity than in those of moderate age and in old leaves.

In an urban environment, compensation point of light varied between very broad limits, from 1180 to 9950 Lux.

Air pollution affects compensation point of light in large measure. Connected to that, compensation points of light were comparatively studied in an urban environment characterized by high pollution level (city of Belgrade, industrial zone) and in natural forest communities at Fruška Gora Mt. taken as an unpolluted zone. In all plant species examined, compensation points were reached at much higher light intensity in urban environment comparing to the same species growing in an uncontaminated area. For example, compensation point of *Tilia argentea* was reached at light intensity of 1740 to 2300 Lux, i.e. of 300-480 Lux for the trees from Belgrade and Fruška Gora Mt., respectively.